

Министерство сельского хозяйства
Российской Федерации

Технологический институт-филиал ФГБОУ ВО Ульяновский ГАУ

Гирфанова Ю.Р., Сергаченко С.Н.

БОТАНИКА
Краткий курс лекций



Дмитровград-2021

Гирфанова Ю.Р., Сергатенко С.Н. Ботаника: краткий курс лекций / Ю.Р. Гирфанова, С.Н. Сергатенко,- Димитровград: Технологический институт - филиал ФГБОУ ВО УГЛУ имени П.А. Столыпина, 2021 г. -84 с.

Рецензент, к. с.-х. наук, доцент кафедры биологии, химии и технологии хранения и переработки продукции растениеводства Решетникова С.Н., ФГБОУ ВО Ульяновский ГАУ

Ботаника: краткий курс лекций предназначено для студентов очной и заочной формы обучения, обучающихся по направлению 35.03.07. «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции».

Утверждено
на заседании кафедры «Технологии производства,
переработки и экспертизы продукции АПК»

ФГБОУ ВО Ульяновский ГАУ,
протокол № 10 от 11 мая 2021г.

Рекомендовано
к изданию методическим советом
Технологического
института – филиала
ФГБОУ ВО Ульяновский ГАУ
Протокол № 10 от 11 мая 2021г.

© Гирфанова Ю.Р., 2021

© Технологический институт - филиал ФГБОУ ВО Ульяновский ГАУ, 2021

Введение

Ботаника — это наука, которая занимается изучением растений. Она является разделом более обширной науки биологии, которая изучает все живые организмы на Земле. Предметом изучения ботаники являются внешнее и внутреннее строение растений, их жизнедеятельность на различных уровнях (клеточном, организменном и др.), эволюция, систематика, условия произрастания, зависимость растений от экологии, их роль в жизни человека и многое другое. Другими словами, ботаника является комплексной дисциплиной, состоящей из подразделов.

Ботаника является фундаментальной наукой для изучения физиологии растений, агрохимии, растениеводства, плодоводства, виноградарства, овощеводства, кормопроизводства, луговодства, фитопатологии и других дисциплин, создающих научную основу агрономии. Задачи курса ботаники - дать студенту знания в области морфологии, анатомии, систематики, экологии, географии растений на основе диалектико-материалистического учения, познакомить с методами научно-ботанических исследований. Ботанические знания необходимы при разработке вопросов рационального использования растительных богатств нашей страны, при их исследовании, преобразовании и охране. Вопросы сельскохозяйственной практики можно решать только на основе глубоких ботанических знаний.

Согласно учебному плану студенты бакалавриата в ходе обучения должны получить практические навыки по изучению растений, познакомиться с особенностями их анатомического строения и морфологии, получить представление об основах их географического распространения и экологии. Лабораторные занятия по части курса «Анатомия и морфология растений» строятся по единому плану: сначала студенты знакомятся с заданием и записывают его в альбом, затем по каждому заданию занятия зарисовывают объекты изучения и подписывают их части. Лабораторные занятия по части курса «Систематика высших растений» строятся по тому же плану, что и по «Анатомии и морфологии растений», только сначала студенты, используя схему филогенетических взаимоотношений таксонов растений, записывают соподчиненную иерархию изучаемого таксона в альбом. Кроме этого, на занятиях по систематике цветковых растений студенты рассматривают гербарные образцы изучаемых видов растений, делают их морфологическое описание в тетради по плану. В учебном пособии к каждой изучаемой теме даются контрольные вопросы, которые позволяют сделать самостоятельную работу студента более эффективной.

МЕСТО ДИСЦИПЛИНЫ В СТРУКТУРЕ КОМПЕТЕНЦИИ ОБУЧАЮЩЕГОСЯ, ФОРМИРУЕМЫЕ В РЕЗУЛЬТАТЕ ОСВОЕНИЯ ДИСЦИПЛИНЫ

В результате освоения дисциплины обучающийся должен:

а) **знать:** принципы сбора, отбора и обобщения информации, необходимой для решения поставленной задачи; методики системного подхода для решения профессиональных задач; основные понятия ботаники; основные закономерности строения растений на разных уровнях их структурной организации; систему растительного мира и основные правила ботанической номенклатуры.

б) **уметь:** осуществлять сбор, отбор и обобщение информации; сравнивать возможные варианты решения задач, оценивать их преимущества и недостатки; формулировать собственную позицию в рамках поставленной задачи; оценивать результаты решения поставленных задач; удовлетворительно ориентироваться в терминологической системе.

в) **владеть:** навыками научного поиска и практической работы с информационными источниками; методами принятия решений в рамках поставленной задачи; методами оценки полученного результата в рамках поставленной задачи; навыками работы с микроскопом и разными типами препаратов; навыками работы с гербарным материалом.

1. КУРС ЛЕКЦИЙ

Тема 1. Ботаника как наука. Предмет, методы, задачи, связь с другими науками. Клетка как основная структурная и функциональная единица живой материи. Отличие растительной клетки от животной.

Вопросы

1. Ботаника как наука.
2. Строение клетки. Прокариотические и эукариотические клетки.
3. Группы органоидов.
4. Пластиды растений.
5. Отличие растительной клетки от животной.
6. Строение и функции вакуолей, химический состав клеточного сока.
7. Органические вещества клетки.
8. Строение и состав клеточной стенки, ее видоизменения

1. Клетка представляет собой основную структурную единицу всех представителей царства Растения — одноклеточных, колониальных, многоклеточных. Типичная растительная клетка, выполняющая все жизненные функции организма, характерна только для одноклеточных водорослей. У высших растений клетки выполняют только какие-то определенные функции, поэтому они сильно различаются по формостроению. Обычно клетки представляют собой четырнадцатигранники, у которых восемь граней — шестиугольники и шесть — четырехугольники. Однако встречаются клетки, форма которых не поддается геометрическому описанию. Размер растительных клеток варьируется от 10 до 100 мкм (микрометр — одна тысячная доля миллиметра). Многообразие форм растительных клеток принято сводить к двум основным типам: паренхимным и прозенхимным клеткам.

Паренхимные клетки называют изодиаметрическими, так как все их диаметры примерно одинаковы. Паренхимные клетки, в которых происходит отложение запасных веществ, особенно велики. Например, клетки запасающей ткани плодов апельсина, арбуза, томата могут достигать размера более 1 мм. Прозенхимные клетки вытянуты в длину, которая превышает их ширину в 5 раз и более (до 100!). Примером прозенхимной клетки может служить волосок хлопчатника, который при длине в 5—6 см имеет диаметр всего в 50 мкм. Типичными прозенхимными клетками представлены волокна конопли, крапивы, льна.

2. Несмотря на большое разнообразие клеток высших растений, все они представляют собой в той или иной степени измененные варианты единого типа организации, унаследованного от своих предшественников — зеленых водорослей. Прежде всего эти клетки эукариотические, т.е. имеющие ядро. Основные отличия растительной клетки от клеток других эукариотических организмов — грибов и животных — заключаются в следующем:

наличии жесткой целлюлозо-пектиновой клеточной стенки;

наличии пластид;

хорошо развитой системе вакуолей с клеточным соком;

отсутствии центриолей при делении;

использовании в качестве запасного вещества крахмала;

преобладающем образовании молекул АТФ в хлоропластах тез

Живое содержимое растительной клетки — протопласт, включающий ядро и цитоплазму. Именно в нем проходят основные процессы обмена веществ. Продуктами жизнедеятельности протопласта, его производными являются клеточная стенка, физиологически активные вещества, продукты обмена веществ.

Протопласт представляет собой сложную коллоидную систему, состоящую из жидкой дисперсионной среды — воды, в которой находится дисперсная фаза — крупные молекулы или группы молекул органических веществ. Химический состав протопласта очень сложен, постоянно изменяется и зависит от функций, выполняемых клеткой. Для протопласта характерно большое содержание воды (до 90%). Основные органические вещества протопласта — белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы.

От продуктов своей жизнедеятельности протопласт отделен биологическими мембранами: от клеточного сока — тонопластом, от клеточной стенки — пазмалеммой. Биологические мембраны играют большую роль в организации и функционировании протопласта (в наиболее активных

клетках они составляют до 90% их сухого вещества). Биологические мембраны образованы липидами и белками, но в их состав также могут входить полисахариды и пигменты (Вода составляет 30% массы мембраны. Она определяет структурную ориентацию молекул веществ, входящих в состав мембраны, и способствует переносу через мембрану гидрофильных веществ. Мембрана представляет собой тончайшую пленку (5-10 нм), основу которой составляет бимолекулярный слой фосфолипидов. Неполлярные гидрофобные концы молекул фосфолипидов располагаются в середине мембраны, а их полярные гидрофильные группы ориентированы наружу. Молекулы мембранных белков мозаично расположены по обеим сторонам липидного слоя или частично внедрены в него на различную глубину; некоторые из них пронизывают мембрану насквозь (транспортные, туннельные белки), обеспечивая перенос через мембрану определенных веществ. Набор липидов и белков, их соотношение и расположение у разных мембран определяется их функциями. Большинство мембранных белков — ферменты. Разные стороны мембраны могут отличаться составом белков и их функциями.

Важнейшее свойство биологических мембран — полупроницаемость, т.е. они способны проводить одни вещества и задерживать другие. Благодаря такой избирательной проницаемости мембраны способны пропускать вещества даже против градиента концентрации, если они необходимы клетке. Эти свойства позволяют самым крупным мембранам клетки — плазмалемме и тонопласту — осуществлять барьерные функции для протопласта в целом.

Являясь местом локализации биологически активных веществ (ферментов, световоспринимающих пигментов), мембраны обеспечивают синтез многих жизненно важных веществ, например образование АТФ на мембранах митохондрий и хлоропластов. Крупнейшая мембрана клетки — плазмалемма не только регулирует проникновение веществ в клетку, но и обеспечивает полимеризацию и ориентацию молекул целлюлозы при формировании клеточной стенки. Мембрана вакуоли — тонопласт, играя барьерную роль, во многом определяет ход физиологических процессов в клетке.

С помощью биологических мембран, образующих оболочки органелл протопласта, достигается дискретность (самостоятельность) последних. Мембраны также разделяют протопласт на отдельные изолированные отсеки, в которых независимо друг от друга могут идти различные биохимические процессы. Таким образом, мембраны обеспечивают компартментацию протопласта — распределение функций между его участками и органеллами, т.е. разделение функций на субклеточном уровне.

3. Ядро— центральная органелла клетки, регулирующая все процессы

жизнедеятельности. В ядре находится и воспроизводится наследственная информация, зашифрованная в хромосомах и определяющая все признаки не только клетки, но и всего организма в целом. Ядро контролирует работу всех органелл клетки, определяет интенсивность и направление проходящего в ней обмена веществ. Вся жизнь клетки зависит от состава и количества ферментов. Так как все ферменты — белки, то передача наследственных признаков и свойств от клетки к клетке заключается в передаче сведений именно о тех белках, которые клетке придется синтезировать в ее жизни. Среди органелл клетки полуавтономны лишь митохондрии и пластиды, способные выполнять часть своих функций независимо от ядра. При удалении ядра клетка погибает.

Обычно в клетке находится только одно, окруженное цитоплазмой ядро. Размер его зависит от типа клетки, вида растения и варьируется в пределах 10-25 мкм. Наиболее крупные ядра у делящихся клеток образовательных тканей. Ядро, как и цитоплазма, представляет собой коллоидную систему, но более вязкой консистенции. По химическому составу оно значительно отличается от других органелл клетки очень высоким (15-30%) содержанием ДНК. Ядро содержит 99% ДНК клетки. В нем находятся также рибонуклеиновые кислоты. Рибосомальная РНК (рРНК) входит в состав ядрышка и образующихся в ядре субъединиц рибосом. Информационная РНК (иРНК) несет информацию о строении молекул белков клетки. Функция также синтезируемой в ядре транспортной РНК (тРНК) — доставка аминокислот, необходимых для синтеза молекулы белка. В ядре много белков, с которыми ДНК образует соединения — дезоксирибонуклеопротеиды.

Строение ядра одинаково у всех ядерных организмов. Оно состоит из ядерной оболочки, ядерного сока (кариолимфы, или нуклеоплазмы), ядрышка и хроматина.

Ядерная оболочка состоит из двух мембран, между которыми находится перинуклеарное пространство, заполненное матриксом. Внешняя мембрана ядерной оболочки, к которой часто прикрепляются рибосомы, соединена с канальцами ЭР, благодаря чему ядро оказывается связанным

не только с цитоплазмой, но и с другими клетками. Ядерная оболочка не сплошная, а прерывистая — в ней есть ядерные поры. Эти поры могут открываться и закрываться, регулируя связь между ядром цитоплазмой (кариолимфой и гиалоплазмой). Число открытых пор зависит от интенсивности процессов синтеза, происходящих в клетке.

Ядерный сок (кариолимфа, нуклеоплазма) — активный компонент ядра, в котором осуществляется деятельность остальных компонентов ядра. Это прозрачный коллоидный раствор, содержащий ферменты, необходимые для синтеза всех трех видов РНК, а также для образования субъединиц рибосом.

Хромосомно-ядрышковый комплекс. Важнейшая часть ядра — хроматин, который представляет собой молекулы ДНК, заключенные в белковые футляры. Скручивание этих структур (дезоксирибонуклео-протеидов) в спираль позволяет размещаться в ядре очень длинным (до 2 см) молекулам ДНК. Хроматин представляет собой диспирализованные и гидратированные хромосомы, сохраняющие свою индивидуальность.

Таким образом, хроматин — это особая форма существования хромосом, их функционально активная форма. Хромосомы можно наблюдать в клетке лишь во время ее деления, когда происходит спирализация нитей (фибрилл) хроматина, в результате чего хромосомы утолщаются, укорачиваются и становятся хорошо заметными.

Ядрышко — плотное сферическое тельце, обычно образующееся области вторичной перетяжки спутничных хромосом. В ядре содержится от одного до нескольких ядрышек диаметром 1—3 мкм. Размеры ядрышек зависят от интенсивности процесса биосинтеза белков. Главная функция ядрышка — синтез рРНК. Соединяясь с белками, поступающими из гиалоплазмы, рРНК образует субъединицы рибосом, которые через поры в ядерной оболочке перемещаются в цитоплазму, где из них на молекулах и РНК происходит самосборка рибосом.

Таким образом, ядрышки играют немаловажную роль в биосинтезе белков клетки. При делении клетки, когда хроматин трансформируется в хромосомы, ядрышки распадаются, а после окончания деления формируются вновь.

К органеллам, не имеющим мембранного строения, относятся рибосомы — универсальные органеллы, содержащиеся во всех клетках. Функция рибосом — биосинтез белка. Каждая рибосома состоит из двух субъединиц — большой и малой. В состав рибосомы ядерных организмов входят четыре молекулы рибосомальной РНК (рРНК) белки (около 100 видов). Образование субъединиц рибосом происходит в ядре. Покидая ядро, они поступают в цитоплазму, где на молекулах информационной РНК (иРНК) происходит их сборка в рибосому. Одни рибосомы при помощи специфических белков связаны большой субъединицей с эндоплазматическим ретикуломом. Они синтезируют белки, которые через эндоплазматический ретикулум поступают в аппарат Гольджи и выделяются за пределы клетки (секретируются). Другие рибосомы, находящиеся в гиалоплазме и не связанные с эндоплазматической сетью, синтезируют белки, необходимые самой клетке. Совокупность рибосом (в числе от четырех до 40), располагающихся на одной молекуле иРНК, называют полирибосомой, или полисомой. Чем активнее идет в клетке синтез белка, тем больше в ней полисом.

К одномембранным органеллам клетки относятся эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы.

Эндоплазматический ретикулум (ЭР), или эндоплазматическая сеть, — непрерывно изменяющаяся трехмерная система субмикроскопических цистерн, канальцев и пузырьков, отделенных от гиалоплазмы элементарной мембраной и заполненных бесструктурной энхилемой. Канальцы ЭР непосредственно переходят в наружную мембрану ядерной оболочки, благодаря чему осуществляется связь ядра с цитоплазмой. Канальцы ЭР, переходящие из одной клетки в другую и обеспечивающие связь между ними, называют плазмодесмами. Таким образом, эндоплазматическая сеть обеспечивает транспорт веществ как внутри клетки, так и между клетками.

Длинные канальцы с гладкой поверхностью (агранулярный, или гладкий, ЭР) принимают участие в синтезе углеводов, жиров, эфирных масел, смол, каучука, стероидных гормонов, а также в накоплении и выведении ядовитых веществ. Цистерны, короткие канальцы и пузырьки, на поверхности которых располагаются рибосомы, представляют собой гранулярный, или шероховатый, ЭР. Его главная функция — транспорт и накопление белков, синтезированных рибосомами. Агранулярный ЭР в клетках обычно развит слабо, но в клетках выделительных тканей он выражен очень хорошо.

Аппарат Гольджи получил свое название в честь открывшего эту органеллу итальянского ученого К. Гольджи. Аппарат Гольджи состоит из отдельных диктиосом (телец Гольджи) и пузырьков Гольджи. Диктиосомы представляют собой стопки плоских круглых цистерн (пять — семь, иногда до 20), отделенных от гиалоплазмы одной мембраной заполненных матриком. По краям цистерны переходят в состоящую из трубочек сеть, от которой отчленяются пузырьки Гольджи. Диктиосомы имеют два полюса. С одной их стороны (образующей) происходит постоянное образование новых цистерн из канальцев ЭР; с другой (секретирующей) — старые цистерны распадаются на пузырьки Гольджи, которые направляются к плазмалемме или тонопласту — двум пограничным мембранам клетки.

В цистернах диктиосом завершаются многие обменные реакции, проходящие в клетке. В них, в частности, накапливаются, конденсируются и упаковываются для транспортировки вещества, которые необходимо удалить из цитоплазмы, например ядовитые, — пузырьки Гольджи переносят их в вакуоли. Одна из важнейших функций аппарата Гольджи — синтез полисахаридов (пектинов, гемицеллюлоз, слизей), идущих на построение клеточной стенки. Упакованные в пузырьки, эти вещества доставляются к плазмалемме. Мембраны пузырьков встраиваются в плазмалемму, обеспечивая ее поверхностный рост, а их содержимое, поступая за пределы плазмалеммы, используется для построения клеточной стенки. Важна роль пузырьков Гольджи при образовании новых плазмалемм и клеточных стенок после деления клетки.

Лизосомы — одномембранные органеллы округлой формы, в матриксе которых содержатся гидролитические ферменты — гидролазы, способные расщеплять органические вещества, в том числе и биополимеры. В отличие от грибов и животных в клетках растений лизосомы встречаются реже. В растительной клетке гидролитические ферменты могут находиться в разных ее органеллах и зонах, образуя так называемый лизосомный клеточный компартмент. Основная функция лизосом — внутриклеточное переваривание, автолиз: разрушение отдельных участков цитоплазмы собственной клетки, заканчивающееся образованием на их месте цитоплазматической вакуоли. Лизосомы очищают клетку от уже не работающих органелл. Образующиеся при лизисе низкомолекулярные соединения могут снова использоваться в процессе обмена веществ, поддерживая жизнеспособность клетки. Гидролитические ферменты лизосом способны очищать полость клетки после отмирания протопласта, например при формировании члеников сосудов.

Пероксисомы (микротельца) встречаются в большинстве типов клеток растений и грибов. Они представляют собой мелкие (0,2—1,5 мкм) одномембранные органеллы сферической формы. Их плотный матрикс состоит в основном из окислительно-восстановительных ферментов. Функции определяются типом клеток, в которых они находятся. Например, при прорастании семян пероксисомы, находящиеся в клетках запасяющих тканей, обеспечивают превращение жирных масел в сахара; в клетках же фотосинтезирующих тканей в них проходят реакции светового дыхания — поглощение кислорода, выделение двуокси углерода, синтез аминокислот.

Органеллы цитоплазмы двумембранного строения — митохондрии и пластиды.

Митохондрии — постоянно перемещающиеся органеллы округлой, цилиндрической или нитевидной формы. Относительно крупный размер (длина — до 10 мкм, диаметр — 0,2-1 мкм) позволяет видеть их световой микроскоп. Число, расположение, форма и размеры митохондрий постоянно меняются. Совокупность митохондрий клетки называют хондриомом. Внутренняя мембрана митохондрии образует выступающие в ее матрикс трубковидные выросты — кристы, что увеличивает внутреннюю активную поверхность органеллы. В матриксе находятся кольцевые молекулы митохондриальной дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), специфические иРНК и тРНК и рибосомы прокариотического типа, отличающиеся от цитоплазматических меньшими размерами. Это позволяет митохондриям самостоятельно синтезировать белки для своих мембран.

Митохондрии — энергетический центр клетки. На поверхности внутренней мембраны, в матриксе и межмембранном пространстве идут процессы внутриклеточного дыхания — окисление органических веществ кислородом воздуха до диоксида углерода и воды. Значительная часть выделяемой при этом энергии накапливается в синтезируемых молекулах аденозинтрифосфата (АТФ) — универсального аккумулятора переносчика энергии в живых клетках. Образование АТФ происходит в результате присоединения остатка фосфорной кислоты к молекуле аденозиндифосфата (АДФ). Молекулы АТФ переносят энергию в места наиболее активного обмена веществ, где она высвобождается при отсоединении остатка фосфорной кислоты и превращении молекулы АТФ снова в молекулу АДФ. При отсоединении от АТФ остатка фосфорной кислоты разрываются

фосфорно-кислородные связи, в результате чего высвобождается много энергии. Поэтому эти связи называют макроэргическими.

В митохондриях химическая энергия метаболитов трансформируется в энергию макроэргических фосфатных связей АТФ и АДФ, которая используется клеткой в процессе жизнедеятельности. В клетке митохондрии обычно располагаются около ядра, хлоропластов, жгутиков, т.е. там, где особенно велики расходы энергии.

Увеличение числа митохондрий в клетке происходит в результате деления перешнуровкой по кристам, которому предшествует рост этих органелл и самоудвоение их ДНК. Несмотря на то что в митохондриях есть собственная ДНК, деятельность их находится под контролем ядра клетки.

Пластиды. Пластиды — двумембранные органеллы, встречающиеся в любой растительной клетке. По окраске и строению выделяют три типа пластид: бесцветные — лейкопласты, зеленые — хлоропласты, желтые, оранжевые или красные — хромопласты. Совокупность всех пластид клетки называют пластидомом. Форма, размеры и строение пластид каждого типа неодинаковы. Обычно в клетке присутствует лишь один тип пластид.

Пластиды образуются из пропластид — двумембранных округлых структур, заполненных матриксом. В матриксе содержатся кольцевая ДНК и мелкие рибосомы прокариотического типа. Пропластиды передаются в новый растительный организм через яйцеклетку, т.е. от материнского организма. Обычно они содержатся в клетках зародыша образовательных тканей. Пропластиды могут делиться. Из них образуются все три типа пластид. На свету в клетках листьев, стеблей, плодов из пропластид формируются хлоропласты. В клетках запасающих тканей из пропластид образуются лейкопласты. Хромопласты обычно образуются из хлоропластов и лейкопластов, но иногда могут формироваться и из пропластид.

Хлоропласты содержатся во всех клетках растения, находящихся на свету. Особенно много их в клетках листьев и незрелых плодов, где они могут занимать основной объем клетки. Основная функция хлоропластов — фотосинтез. Фотосинтез — процесс, проходящий за счет использования энергии света, в результате которого из диоксида углерода воды образуются углеводы и выделяется свободный кислород. Общебиологическое значение фотосинтеза огромно и заключается в том, что в результате только этого процесса энергия света преобразуется в химическую энергию углеводов, а впоследствии и в энергию всех остальных органических веществ организмов, населяющих нашу планету.

Хлоропласты высших растений имеют форму двояковыпуклой линзы. Их размер сопоставим с размером митохондрий: длина 5—10 мкм, диаметр 2–4 мкм. Число хлоропластов в клетках высших растений сильно варьируется — от пяти до 100 и более. Более разнообразные по форме, размеру и набору пигментов хлоропласты водорослей называют хроматофорами. Положение хлоропластов в цитоплазме зависит от степени освещенности — при прямом солнечном свете они перемещаются к боковым стенкам клетки и поворачиваются к источнику света ребром.

Хлоропласты содержат до 75% воды, белки, липиды, нуклеиновые кислоты, ферменты. Они содержат зеленый пигмент морофилл, существующий в нескольких формах, а также пигменты из группы каротиноидов: желтый ксантофилл и оранжевый каротин. Каротиноиды хлоропластов, а также синие, красные и бурые пигменты хроматофоров водорослей называют вспомогательными ферментами, так как они могут передавать поглощенную световую энергию молекулам хлорофилла. Хлорофилл поглощает энергию красно-оранжевой части светового спектра, каротиноиды — сине-фиолетовой.

В процессе эволюции хлоропласты приобрели достаточно сложное строение. При их развитии из пропластид происходит образование большого числа хорошо выраженных выпячиваний (складок) их внутренней мембраны, называемых тилакоидами. Система тилакоидов состоит из гран — стопок дисковидных тилакоидов и отдельных уплощенных канальцевидных тилакоидов стромы, связывающих граны между собой. Хлорофилл и каротиноиды находятся только в тилакоидах, входящих в состав гран. В строме (матриксе) хлоропластов имеется кольцевая ДНК и прокариотические рибосомы, т.е. они способны самостоятельно синтезировать свои белки, необходимые для роста тилакоидной системы. Кроме этого в строме хлоропластов встречаются пластоглобулы — включения жиров, зерна первичного крахмала, белковые кристаллы.

Хлорофилл и каротиноиды хлоропласта поглощают энергию света, которая обеспечивает прохождение как светозависимых (световая фаза фотосинтеза), так и темновых (темповая фаза фотосинтеза) реакций.

В световую фазу на мембранах тилакоидов гран осуществляется преобразование энергии света в химическую энергию макроэргических связей АТФ и восстановленного НАДФН₂. Проходит фотолиз воды — расщепление ее молекулы на водород и кислород. Водород присоединяется к универсальному переносчику энергии — НАДФ, восстанавливая его, а кислород выделяется в атмосферу. Темновая фаза проходит в строме хлоропласта, где за счет энергии, накопленной в световую фазу молекулах АТФ и НАДФН₂, происходит восстановление С₀ до глюкозы, а затем и крахмала. В процессе фотосинтеза могут образовываться жиры, жирные кислоты, аминокислоты, органические кислоты.

Лейкопласты — бесцветные пластиды сферической формы, в которых накапливаются запасные питательные вещества. По строению лейкопласты сходны с пропластидами, из которых они образуются. Тилакоиды, образованные внутренней мембраной, развиты очень слабо. Кроме ДНК и рибосом в строме лейкопластов содержатся ферменты, осуществляющие синтез и расщепление (гидролиз) запасных веществ, главным образом крахмала. В лейкопластах запасной крахмал синтезируется из водорастворимых углеводов, образовавшихся в хлоропластах в процессе фотосинтеза. Лейкопласты, в которых синтезируется запасается крахмал, называют амилопластами, или крахмальными зёрнами, белки — протеинопластами, масла — олеопластами. Лейкопласты обычны в клетках запасяющих тканей клубней, корневищ, семян. Транспорт углеводов из клеток фотосинтезирующих органов в клетки запасяющих тканей обеспечивают проводящие ткани растения.

Хромопласты характерны для клеток лепестков, плодов, корнеплодов, осенних листьев. Это пластиды оранжево-красного и желтого цвета, образующиеся из лейкопластов и хлоропластов в результате накопления в их строме каротиноидов. Накапливаясь в большом количестве, каротиноиды способны кристаллизоваться. Такие кристаллы разрывают двумембранную оболочку, и хромопласты принимают их форму: зубчатую, игловидную, пластинчатую, ромбическую и т.д.

В хромопластах клеток осенних листьев образуются крупные пластоглобулы, в жирных маслах которых растворены каротиноиды.

Значение хромопластов заключается в привлечении животных для опыления цветков и распространения плодов и семян.

6. Цитоплазма — основная часть протопласта клетки, в которой проходят все процессы клеточного обмена веществ, кроме синтеза нуклеиновых кислот, происходящего в ядре. Основу цитоплазмы, ее бесструктурный матрикс называют гиалоплазмой. Гиалоплазма — бесцветная коллоидная система, обладающая ферментативной активностью и обеспечивающая взаимодействие всех органелл цитоплазмы. Гиалоплазму пронизывают микротрубочки и микрофиламенты, совокупность которых составляет цитоскелет растительной клетки. Цитоскелет влияет на перемещение внутриклеточных структур и определяет форму растущей клетки. Микротрубочки — надмолекулярные агрегаты длиной в несколько микронов с упорядоченным расположением молекул белка тубулина. Способны к самосборке и самораспаду. Принимают участие во внутриклеточном транспорте веществ, а также в формировании жгутиков, ресничек, ахроматинового веретена деления. Микрофиламенты — способные сокращаться нити белка актина. Образование и распад микротрубочек и микрофиламентов вызывают обратимые переходы участков цитоплазмы из золь в гель.

С гиалоплазмой связано важное свойство цитоплазмы — способность к движению, которое регулирует обмен веществ. Скорость движения цитоплазмы — 1—2 мм/с. С повышением интенсивности деятельности цитоплазмы скорость ее движения увеличивается. Различают два типа движения цитоплазмы: струйчатое (в молодых клетках) и вращательное, или круговое (в более старых клетках с большой вакуолью в центре).

Многообразные функции цитоплазмы клетки выполняют располагающиеся в ее гиалоплазме обособленные структуры — органеллы (органойды). Цитоплазма одной растительной клетки может содержать 220 пластид, 700 митохондрий, 400 диктиосом, 500 тыс. рибосом. Все органеллы клетки можно разделить на три группы: не имеющие мембранного строения, одномембранные и двумембранные.

Клеточный сок — водный раствор различных веществ. В основном это продукты жизнедеятельности протопласта, появляющиеся и исчезающие на разных этапах жизни клетки. Химический состав и концентрация клеточного сока зависят от вида растения и типа ткани, к которой относится клетка. Обычно клеточный сок имеет кислую реакцию. В его состав входят

водорастворимые органические и неорганические вещества. В клеточном соке широко представлены запасные питательные вещества: простые белки и водорастворимые углеводы; вещества, обеспечивающие защиту клетки и ее контакты с другими организмами: алкалоиды, гликозиды, пигменты; осмотически активные соединения: соли неорганических и органических кислот. Здесь же изолируются ненужные протопласту конечные продукты обмена веществ. Среди веществ, входящих в состав клеточного сока, больше всего водорастворимых углеводов. Особое значение имеют сахара: глюкоза, фруктоза, сахароза. Они служат основными источниками энергии клетке и представляют собой типичные запасные вещества. В вакуолях клеток запасяющих тканей клубней топинамбура (подсолнечника клубненосного) и стахиса Зибольда накапливается много водорастворимого полисахарида инулина, что, значительно повышая концентрацию клеточного сока, предотвращает его замерзание в зимний период и позволяет клубням зимовать в почве.

Роль содержащихся в клеточном соке гликозидов (эфироподобных соединений моносахаридов со спиртами и другими веществами) не совсем ясна. Некоторые из них, безусловно, могут защищать растения от поедания животными своей токсичностью (амигдалин, дигиталин), горьким вкусом (синигрин) или неприятным резким запахом (кумарин). Относящиеся к гликозидам пигменты клеточного сока обеспечивают окраску цветков и плодов, способствуя соответственно их опылению и распространению. Наибольший интерес представляют пигменты антоцианы, способные изменять окраску в зависимости от реакции клеточного сока. В кислой среде она красная, в нейтральной — фиолетовая, в щелочной — синяя. Именно этими пигментами обычно обусловлена столь разнообразная окраска цветков (василек, герань, дельфиниум, мак, пион, шиповник) и плодов (виноград, вишня, слива, смородина). Красно-фиолетовый пигмент бетаин окрашивает листья и корнеплоды столовой свеклы.

Накапливающиеся в клеточном соке дубильные вещества, обладая антисептическими свойствами, защищают растения от патогенных бактерий и грибов. Очень много дубильных веществ содержится в коре дуба и в листьях чая (до 20%). Благодаря противовоспалительному и вяжущему действию их применяют при лечении ожогов, кожных болезней, воспалительных процессов в ротовой полости, горле, пищеварительной системе. Издавна дубильные вещества используются для дубления кож.

Алкалоиды (органические основания, содержащие азот) находятся в клеточном соке в виде солей органических кислот. Сильноядовитые и жгучие на вкус, они, очевидно, как и гликозиды, защищают растения от травоядных животных. Обладая высокой физиологической активностью, оказывают сильное воздействие на организм человека. Широко применяются в медицине как лекарства разного действия: болеутоляющего (кокаин, морфин), антималярийного (хинин), сосудорасширяющего (атропин) и др. Инсектицидными свойствами обладают анабазин и никотин.

Вакуоли. Клеточный сок накапливается в вакуолях — полостях, образуемых цистернами ЭР. В образовании вакуолей принимает участие и аппарат Гольджи, в диктиосомах которого изолируются продукты вторичного обмена. С помощью пузырьков Гольджи они доставляются вакуоли, где содержимое пузырька пополняет состав клеточного сока, мембрана пузырька обеспечивает поверхностный рост мембраны вакуоли — тонопласта. В процессе жизнедеятельности клетки многочисленные мелкие вакуоли сливаются между собой, образуя одну большую центральную вакуоль. В зрелой клетке она занимает до 70—90% ее объема (протопласт располагается в такой клетке постепенно).

Вакуоль — не только место хранения разнообразных веществ. Она играет важную роль в поддержании клетки в состоянии тургора и регуляции водно-солевого обмена. При достаточной оводненности клетки вода поступает в вакуоль путем диффузии — движением молекул из области их высокой в область их низкой концентрации, т.е. по градиенту концентрации. При выравнивании концентрации движение молекул останавливается. Диффузию воды через мембрану по градиенту концентрации называют осмосом. В результате осмоса молекулы воды перемещаются из раствора с низкой концентрацией растворенных веществ (гипотонического) в раствор с более высокой их концентрацией (гипертонический) до тех пор, пока концентрации растворов не сравняются (они станут изотоническими).

Ведущую роль в осуществлении осмоса в растительной клетке играет вакуоль. Если концентрация клеточного сока выше, чем у гиалоплазмы, то вода из нее будет поступать в вакуоль. Увеличиваясь при этом в размерах, вакуоль начинает давить на протопласт, прижимая его к клеточной стенке и тем самым создавая так называемое тургорное давление. Достаточно упругая

клеточная стенка оказывает в этом случае обратное давление на протопласт — тургорное натяжение. Оно увеличивается по мере поступления воды в клетку. Поступление воды в клетку лимитируется растяжимостью эластичной клеточной стенки — при достижении ее предела вода перестает поступать в клетку. Напряженное состояние клеточной стенки, создаваемое внутриклеточной жидкостью, называется тургором. Клетка в состоянии тургора имеет наибольший объем, наименьшую концентрацию клеточного сока и максимальное тургорное натяжение.

7. У растений в отличие от животных нет специализированных органов выделения. Поэтому каждой клетке растительного организма приходится хранить в себе (в гиалоплазме, органеллах, вакуоле и даже клеточной стенке) все продукты обмена веществ: как временно выведенные из обмена (запасные вещества), так и конечные его продукты (ненужные «отбросы»). Избыточное накопление таких веществ сопровождается их отложением в аморфном виде или в виде кристаллов — клеточных включений. Запасные питательные вещества — продукты первичного обмена, все остальные — вторичного.

Запасные питательные вещества откладываются в клетке в виде крахмальных и белковых (алеироновых) зерен, капель жира. Как правило, они накапливаются в клетках запасяющих тканей плодов, семян, корневищ, побеговых и корневых клубней, луковиц, клубнелуковиц.

Основное запасное вещество растений — крахмал. Он запасается во всех органах растений. Легко расщепляясь до растворимых в воде сахаров, которые в виде раствора могут перемешаться по всему растению, крахмал широко используется растением для синтеза других органических веществ и как источник энергии. Различают ассимиляционный (первичный) и запасной (вторичный) крахмал. Первичный крахмал синтезируется в хлоропластах из молекул глюкозы, запасной — откладывается лейкопластах (амилопластах). Крахмал, гидролизуемый до сахаров и в их виде перемещающийся по растению, называют транзиторным.

Заполненные вторичным крахмалом лейкопласты называют амилопластами, или крахмальными зернами. Выделяют три типа крахмальных зерен: простые, полусложные и сложные. В простых зернах — один центр крахмалообразования, вокруг которого откладываются слои крахмала. В полусложных зернах несколько центров, вокруг каждого из которых образуются сначала индивидуальные слои крахмала, а позднее — общие. В сложных зернах каждый центр имеет только свои слои крахмала — общих нет. Простые крахмальные зерна типичны для кукурузы, пшеницы, ржи; сложные — для гречихи, овса, риса. В клетках запасяющей ткани клубня картофеля можно встретить все три типа крахмальных зерен. Размер, форма и тип крахмальных зерен специфичны для каждого вида растения. Проведя анализ муки, состоящей основном из крахмала, можно по виду крахмальных зерен определить, из какого растения она получена и есть ли в ней примеси муки иного происхождения. Наблюдаемая в микроскоп слоистость крахмальных зерен объясняется различным содержанием воды в слоях: в темных — ее меньше, в светлых — больше. Это связано с неравномерностью поступления крахмала в течение суток, определяющейся в свою очередь интенсивностью проходящего в листьях фотосинтеза. Особенно большое значение в жизни человека играет крахмал, содержащийся в зерновках злаков (кукуруза, пшеница, рис, рожь), запасяющих тканях клубней картофеля и батата, плодов банана.

Жиры (липиды) — второй по значимости для растений тип запасяющих веществ. Будучи вдвое калорийнее белков и углеводов, они представляют наиболее энергетически эффективную (выгодную) группу органических веществ и преобладают в клетках запасяющих тканей относительно мелких органов растения — семян, реже — плодов. Жиры как основное запасное вещество содержатся в семенах растений подавляющего числа видов (около 90%) покрытосеменных растений. Например, семена арахиса могут содержать более 40% масел от массы сухого вещества, подсолнечника — более 50%, клещевины — более 60%. В плодах маслины доля масла может достигать 50%.

Жиры откладываются в цитоплазме, как правило, в виде липидных капель, которые иногда рассматривают как одномембранные органеллы и называют в этом случае сферосомами. Могут они откладываться в лейкопластах (олеопластах). Во время прорастания семян жиры гидролизуются с образованием растворимых углеводов, необходимых для развития проростка.

Из семян получают основную массу растительных масел, многие из которых используются как пищевые: подсолнечное, кукурузное, льняное, горчичное, конопляное. Особо высоко ценится масло, извлекаемое из плодов маслины, — оливковое масло.

Запасные белки (протеины) обычно встречаются в виде алеироновых зерен (белковых телец).

Алейроновые зерна имеют разную форму и размеры (от 0,2 до 20 мкм) и представляют собой многочисленные мелкие высохшие вакуоли, заполненные белками, находящимися в аморфной и кристаллической формах. Алейроновые зерна бывают простыми сложными. Простые алейроновые зерна содержат только аморфный белок и типичны для бобовых растений, гречихи, кукурузы, риса. Сложные алейроновые зерна содержат аморфный белок альбумин, в который погружены кристаллоиды белка глобулина и глобулоиды фитина — вещества, содержащие важные для растения ионы фосфора, калия, магния кальция. Такие алейроновые зерна образуются в клетках запасующих тканей семян льна, тыквы, подсолнечника.

При прорастании семян алейроновые зерна, находящиеся в клетках их запасующих тканей, набухают, и белки с фитином расщепляются на более простые вещества, необходимые для формирования проростка.

Продукты вторичного обмена. Часть конечных продуктов обмена веществ может накапливаться в специализированных клетках или особых вместилищах. Среди них наиболее распространены эфирные масла, смолы, оксалат кальция и др.

Эфирные масла представляют собой смесь органических безазотистых летучих соединений (терпенов и их производных — альдегидов, кетонов, спиртов и др.). Они содержатся в тканях цветков, листьев, семян, плодов, не участвуя в обмене веществ. Насчитывают около 3 тыс. видов растений, образующих эфирные масла. Многие из них используют в медицине, косметологии, парфюмерной промышленности. Особо высоко ценятся эфирные масла лаванды, розы, мяты, цитрусовых растений и др.

Смолы — комплексные соединения, накапливающиеся в виде капель в цитоплазме или клеточном соке. Они могут выделяться и за пределы клеток. Будучи непроницаемыми для воды и обладая антисептическими свойствами, смолы выполняют функции защиты растения, покрывая иногда поверхности его органов. Растительные смолы используют в промышленности и медицине. Особо ценится окаменевшая смола вымерших хвойных растений — янтарь.

8. Клеточная стенка является производным протопласта, т.е. образуется в процессе его жизнедеятельности. Она придает клетке определенную форму, защищает протопласт и, противостоя внутреннему давлению, предотвращает разрыв клетки. Выполняя функции внутреннего скелета растения, стенки клеток придают его органам необходимую механическую прочность.

Клеточные стенки хорошо пропускают солнечный свет, по ним легко перемешаются вода и растворенные в ней минеральные вещества. Между стенками соседних клеток находится срединная пластинка — пектиновая прослойка, которая, являясь, по сути, межклеточным веществом, скрепляет между собой стенки соседних клеток. В тех местах, где клеточные стенки соседних клеток не смыкаются, образуются заполненные водой межклетники.

В состав клеточной стенки входят полисахариды: пектины, геми-целлюлоза и целлюлоза. Очень длинные молекулы целлюлозы упорядоченно располагаются параллельно друг другу (по 40—60), образуя мицеллы. Мицеллы собраны в пучки — микрофибриллы, представляющие собой основную структурную единицу целлюлозы.

Образовавшаяся в результате деления новая клетка начинает расти, при этом объем ее может увеличиваться в 100 и более раз. Рост клетки идет в основном путем растяжения за счет поглощения воды и увеличения объема вакуолей. После завершения роста клетки ее стенка может оставаться тонкой первичной (у клеток образовательных тканей) или начинать расти толщину (у клеток постоянных тканей). Рост клеточной стенки в толщину называется вторичным утолщением. В результате его на внутреннюю поверхность первичной стенки откладывается вторичная стенка, которая растет путем аппозиции — наложения мицелл целлюлозы на уже имевшуюся стенку. При этом наиболее молодые слои вторичной клеточной стенки располагаются рядом с плазмалеммой. Вторичная клеточная стенка выполняет в основном опорные, механические функции. Все составе значительно меньше воды, чем в первичной, а в сухом веществе преобладает целлюлоза (до 50%). Например, во вторичных стенках одноклеточных волосков хлопчатника и лубяных волокон льна содержание целлюлозы может достигать 95%.

Вторичное утолщение клеточной стенки происходит неравномерно. Участки вторичной клеточной стенки в местах расположения первичных поровых полей обычно остаются неутолщенными. Такие неутолщенные места клеточной стенки называют порами. Поры в стенках двух соседних клеток, как правило, совпадают, формируя пару пор. Поровый канал, образованный парой пор, перегорожен замыкающей пленкой поры — перегородкой, состоящей из срединной

пластинки и двух первичных стенок соседних клеток. Замыкающая пленка поры пронизана многочисленными плазмодесменными каналцами, через которые проходят плазмодесмы.

Видоизменения клеточной стенки. В зависимости от выполняемых клеткой функций ее стенка может видоизменяться благодаря отложению в ней каких-либо веществ. Обычные ее видоизменения: одревеснение, опробковение, кутинизация, минерализация и ослизнение.

Одревеснение клеточной стенки, или лигнификация, происходит в результате отложения в межмицеллярные промежутки лигнина — вещества ароматической природы со сложным химическим строением. Прочность и твердость стенки при этом возрастают, но эластичность уменьшается. Одревесневшие стенки способны пропускать воду и воздух. При одревесневшей клеточной стенке протопласт клетки может оставаться живым, но обычно отмирает. У некоторых древесных растений в древесине накапливается до 30% лигнина. Лигнин может накапливаться и в стенках клеток стареющих побегов трав, что значительно снижает их кормовую ценность и определяет сроки заготовки сена. В процессе получения из древесины целлюлозной массы, необходимой для производства бумаги, проводят искусственное раздревеснение. Естественное раздревеснение клеточной стенки возможно, но встречается редко.

Опробковение, или суберинизация, — отложение в клеточную стенку стойкого жироподобного аморфного вещества суберина (гидрофобного полимера). Опробковевшие стенки клетки непроницаемы для газов и воды, что вызывает гибель протопласта. Клетки с опробковевшими стенками надежно защищают растения от потери воды, экстремальных температур, патогенных бактерий и грибов.

Кутинизация — отложение в стенках клеток кутина (вещества, близкого по химическому составу к суберину). Кутин обычно откладывается в поверхностных слоях наружных стенок клеток и на их поверхности.

В виде пленки — кутикулы — он покрывает, например, поверхность клеток покровной ткани — эпидермы.

Минерализация стенки клетки происходит благодаря отложению в ней солей кальция и кремнезема. Эти вещества придают стенке твердость и хрупкость. Особенно хорошо выражен процесс минерализации в стенках клеток эпидермы побегов злаков, осок, хвощей. По этой причине побеги осок и злаков рекомендуется скашивать до их цветения — позднее из-за сильной минерализации они грубеют, что снижает качество сена.

Ослизнение — превращение целлюлозы и пектинов клеточной стенки в особые полисахариды — слизи и камеди, способные к сильному набуханию при соприкосновении с водой. Ослизнение стенки наблюдается у клеток кожуры семян, например у айвы, льна, огурца, подорожника. Клейкая слизь может способствовать распространению семян (подорожник); при прорастании семян слизь, поглощая и удерживая воду, защищает их от высыхания. В корневом чехлике слизи играют роль смазки, облегчающей прохождение корня между комочками почвы. Слизь и камеди могут образовываться в значительных количествах при растворении клеточных стенок вследствие их повреждения. У вишни и сливы часто наблюдается выделение камеди при поранении ветвей и стволов. Так называемый вишневый клей представляет собой застывающую в виде наплывов камедь, которая покрывает поверхность ран, морозобоин, предотвращая проникновение в них инфекции. Ослизнение такого характера называют гумозом и считают явлением патологическим.

ЛЕКЦИЯ 2

Классификация растительных тканей. Состав и функции флоэмы и ксилемы. Типы проводящих пучков.

Вопросы

1. Классификация растительных тканей.
2. Образовательные ткани.
3. Покровные ткани.
4. Основные ткани.
5. Механические ткани.
6. Проводящие ткани.
7. Выделительные ткани.
8. Понятие о флоэме и ксилеме.
9. Типы проводящих пучков.

1. Понятие о ткани. Классификация растительных тканей.

Переход растений от относительно однообразных условий жизни водной среде к наземным сопровождался процессом разделения их тела на органы — корень и побег. Это стало предпосылкой к глубокой внутренней дифференциации тела растения и появлению в нем устойчиво повторяющихся комплексов клеток, имеющих специфическое строение и выполняющих определенные функции, — тканей. Ткань — это устойчивый, закономерно повторяющийся комплекс клеток, сходных по происхождению, строению, местоположению в теле растения и выполнению одной или нескольких функций. Существует несколько классификаций тканей. Наиболее распространена классификация, построенная на функциональной основе еще середине XIX в., однако и она в достаточной степени условна, так как многие ткани полифункциональны. Тем не менее у растения реально существуют четко различимые ткани с рядом характерных признаков. Ткань, состоящую из одинаковых однотипных клеток, называют простой. Если ткань состоит из клеток разных типов, располагающихся строгой закономерности относительно друг друга, ее называют сложной. Кроме того, в теле растения выделяют устойчивые сочетания тканей — комплексы тканей. В настоящее время у находящихся на вершине эволюции растительного мира покрытосеменных растений выделяют около 80 различных типов клеток. Клетки специфического вида, с определенными функциями, располагающиеся поодиночке среди клеток какой-либо ткани другими функциями, называют идиообластами.

Наука, изучающая ткани, называется гистологией.

Классификация тканей. Как правило, сегодня различают следующие типы тканей: 1) образовательные (меристемы); 2) покровные; 3) поглощающие (всасывающие); 4) ассимиляционные; 5) проводящие; 6) механические; 7) выделительные, 8) воздухоносные и 9) запасающие. Все ткани за исключением образовательных называют постоянными. Конечно, полный набор тканей встречается далеко не у всех растений.

2. Образовательные ткани, или меристемы.

Цитологические особенности меристем. Рост в течение всей жизни растениям обеспечивают образовательные ткани, клетки которых, делясь митозом, образуют все новые и новые клетки организма. Деятельность меристем в течение всей жизни растения (иногда тысячи лет) объясняется наличием у них инициальных клеток (инициалей), способных делиться неограниченное число раз. Клетки меристем — изодиаметрические, не разделены межклетниками. Клеточная стенка первичная, тонкая, с низким содержанием целлюлозы. Густая цитоплазма окружает крупное, расположенное в центре протопласта ядро. В цитоплазме много митохондрий и рибосом, обеспечивающих синтез белков и других веществ, и мелких вакуолей. Клетки меристем потенциально благодаря своей тотипотентности могут превращаться в клетки любой ткани растения.

Классификация меристем. В зависимости от происхождения образовательные ткани делят на первичные и вторичные, хотя это подразделение довольно условно.

Первичные меристемы происходят непосредственно из меристем зародыша, развивающегося из зиготы, и характеризуются изначальной способностью к делению. В результате деления клеток предзародыша (эмбриональных клеток) на двух полюсах формирующегося зародыша — зародышевом корешке и зародышевой почке — обособляются группы инициалей, обеспечивающие рост главного корня и главного побега в длину — апикальные (верхушечные меристемы). У взрослых растущих корней и побегов они находятся только на их верхушках. У побега первичные меристемы сохраняются также в основаниях междоузлий стебля, черешках листьев и пазушных почках. Первичные меристемы, обеспечивающие рост корня и стебля побега в толщину, возникают в непосредственной близости от апикальных меристем этих органов и в связи с ними. Эти меристемы представлены прокамбием и перициклом.

Вторичные меристемы возникают позже первичных. Образуются они или из переставших функционировать первичных меристем — прокамбия и перицикла, — или из клеток постоянных тканей, прошедших дедифференциацию. Они представлены камбием, феллогеном и раневыми меристемами.

Постоянные ткани, образованные первичными или вторичными меристемами, называют соответственно первичными или вторичными.

Второй принцип классификации меристем — по положению в теле растения. Различают верхушечные (апикальные), боковые (латеральные), вставочные (интеркалярные) и раневые меристемы.

Верхушечные (апикальные) меристемы, как уже отмечалось выше, располагаются на верхушках корня и побега, образуя их конусы нарастания, или апексы. Эти меристемы выражены уже у зародыша (первичны по происхождению) и обеспечивают верхушечный, или апикальный, рост органов растения: удлинение корня и образование новых метамеров побега.

Боковые (латеральные) меристемы располагаются по окружности корня или стебля побега в виде тонкостенного полого цилиндра и обеспечивают их рост в толщину. Первичные боковые меристемы — прокамбий и перицикл, вторичные — камбий и феллоген. Из прокамбия камбия образуются проводящие ткани, из феллогена — покровный комплекс тканей перидерма, из перицикла в стебле образуется механическая ткань склеренхима, в корне же его роль более значима и разнообразна (см. анатомия корня).

Вставочные (интеркалярные) меристемы — первичные меристемы, находящиеся в основаниях междоузлий стебля, реже — черешков листьев и обеспечивающие их рост в длину (вставочный рост). Особенно хорошо выражены у представителей семейства Мятликовые (Злаки), в частности у бамбука, обуславливая совместно с верхушечной меристемой очень быстрый рост его побегов.

Раневые меристемы возникают при повреждении органов растения. Клетки постоянных тканей, окружающие травмированный участок, дедифференцируются и начинают делиться, т.е. образуется вторичная раневая меристема. В результате ее деятельности формируется каллус — плотная белая ткань, состоящая из беспорядочно расположенных паренхимных клеток, покрывающая поврежденное место. В каллусе могут образовываться придаточные корни и почки. Каллус образуется при размножении растений прививками, обеспечивая срастания подвоя привоя. При размножении растений с помощью черенков побегового или листового происхождения каллус образуется на их основании — на месте среза. Клетки каллуса используют также при размножении растений методом культуры тканей.

3. Покровные ткани

Покровными называют ткани, располагающиеся на поверхности органов растения и защищающие их от потери воды и воздействия неблагоприятных условий внешней среды. Исходя из происхождения из разных меристем и особенностей строения, можно выделить две покровные ткани: эпидерму и феллему.

Эпидерма. Эпидерма — первичная покровная ткань, состоящая обычно из одного слоя клеток и образующаяся из наружного слоя клеток конуса нарастания побега. Эпидермой покрыты листья, зеленые стебли молодых побегов, части цветков, плоды и семена. Эпидерма не только препятствует испарению воды из тела растения, но и защищает его от болезнетворных организмов, выделяет во внешнюю среду воду, соли, эфирные масла и др. Эпидерма может придавать дополнительную прочность органам растения и даже функционировать как поглощающая ткань.

Эпидерма — сложная ткань. Она состоит из основных клеток, замыкающих и побочных клеток устьиц, трихом.

Основные клетки эпидермы плотно сомкнуты — межклетников нет. Боковые их стенки (перпендикулярные поверхности органа) обычно извилистые, что обеспечивает более плотное их смыкание и прочность сцепления. Наружные стенки толще остальных. Вся внешняя поверхность эпидермы покрыта сплошной кутикулой, состоящей в основном из кутина, а также воска. Воск хорошо заметен (в виде сизой пленки) на плодах винограда, сливы, листьях позднеспелой капусты. Удаление воскового слоя негативно сказывается на сохранности плодов. У растений, обитающих в засушливых условиях, кутикула наиболее толстая; у водных растений ее нет.

Стенки основных клеток эпидермы могут одревесневать (кукуруза, рожь), пропитываться кремнеземом (острые края листьев осок и злаков), содержать слизи (семена мальвы, льна, огурца).

Протопласт основных клеток эпидермы отличается развитым ЭПР аппаратом Гольджи, в нем нет пластид. Эти клетки хорошо пропускают свет.

Устьица — специализированные структуры эпидермы, осуществляющие газообмен и транспирацию. Устьице состоит из двух замыкающих клеток, между которыми находится устьичная щель. Под ней располагается подустьичная, или дыхательная, полость — большой межклетник. К замыкающим клеткам примыкают две или несколько побочных клеток. Совокупность замыкающих и побочных клеток — устьичный аппарат. Исходя из количества и характера расположения побочных клеток, выделяют несколько типов устьичных аппаратов, встречающихся у растений разных видов. Стенки замыкающих клеток устьица утолщены неравномерно: обращенные к

устыичной щели значительно толще остальных. Кроме этого протопласты этих клеток содержат хлоропласта. Эти структурные особенности замыкающих клеток позволяют устьицу открываться закрываться. На свету в процессе фотосинтеза в замыкающих клетках повышается концентрация сахаров, в результате чего в них увеличивается осмотическое давление. За счет всасывания воды из основных клеток эпидермы (фотосинтез в них не проходит) объем замыкающих клеток значительно возрастает и тонкие участки стенки сильно растягиваются, увлекая за собой ее утолщенный участок. Это приводит к значительному увеличению устьичной щели — устьице открывается. В темноте при прекращении

фотосинтеза сахара покидают замыкающие клетки, концентрация клеточного сока в них снижается, а вслед за ней и осмотическое давление. Из-за потери воды замыкающие клетки приобретают первоначальный объем, и устьичная щель уменьшается — устьице закрывается.

Устьица обычно открыты на свету и при достаточной насыщенности тканей растения водой. Они очень эффективно регулируют транспирацию — выделение воды в парообразном состоянии. При полностью открытых устьицах транспирация идет с такой же эффективностью, как если бы эпидермы вовсе не было. Число устьиц на единице поверхности листа у разных растений сильно варьируется — от нескольких десятков до нескольких тысяч на 1 мм². У большинства культивируемых растений оно колеблется от 100 до 700.

Трихомы — различные по размерам, форме, строению и функциям одно- или многоклеточные выросты эпидермы. Трихомы бывают кроющими и железистыми. Кроющие трихомы представлены простыми (яблоня, картофель), ветвящимися (коровяк) и звездчатыми (лох) волосками. В железистых волосках образуются различные вещества, которые могут выделяться в окружающую среду. Поэтому их рассматривают в составе выделительных тканей.

Отмершие волоски обычно заполняются воздухом и защищают растение от сильной инсоляции, излишнего испарения воды и колебаний температуры. Особенно сильным опушением отличаются высокогорные растения (эдельвейс). Отмершие волоски эпидермы семян хлопчатника достигают длины 6 см и используются текстильной промышленностью. Волоски способствуют распространению плодов (одуванчик) семян (ива, тополь). Жесткие и густые волоски способны защитить растения от насекомых-вредителей. Кроме волосков у эпидермы образуются эмергенцы, в формировании которых участвуют не только клетки эпидермы, но и более глубоко лежащие ткани (субэпидермальные). К эмергенцам относят шипы ежевики, крыжовника, малины, шиповника.

Эпидерма обычно живет лишь один вегетационный период. В конце лета — начале осени она замещается образовавшейся под ней феллемой (пробкой). У некоторых тропических растений (бегония, фикус), живущих в условиях непостоянной обеспеченности водой, эпидерма может состоять из нескольких слоев клеток (2—15). Предполагают, что многослойная эпидерма выполняет водозапасающую функцию. От многослойной эпидермы следует отличать гиподерму — слой клеток, прилегающих к эпидерме изнутри, но возникающий независимо от нее отличающийся по строению от глубже лежащих тканей. Гиподерма усиливает защитные и механические свойства эпидермы.

Феллема (пробка). Феллему — вторичную покровную ткань — образует вторичная латеральная меристема — феллоген («пробковый камбий»), Он возникает из клеток фотосинтезирующей паренхимы, расположенных непосредственно под эпидермой (бузина) или глубже (вишня, малина, смородина), реже — из клеток самой эпидермы (груша, ива). Как правило, феллоген закладывается в стеблях побегов древесных растений в середине лета. Клетки феллогена делятся параллельно поверхности стебля (тангентально), образуя наружу от себя несколько слоев (2—25) клеток покровной ткани феллемы, внутрь — один-два (редко больше) слоя клеток фотосинтезирующей паренхимы — феллодермы. Феллема (покровная ткань), феллоген (боковая меристема) и феллодерма (фотосинтезирующая паренхима) — три разные по функциям простые ткани — вместе представляют собой единый покровный комплекс тканей — перидерму. В учебной ботанической литературе можно встретить и иное толкование термина «перидерма». Одни авторы называют ее сложной тканью. Другие, подчеркивая нелогичность трактовки перидермы как ткани, предлагают определять ее как анатомо-топографическую зону.

Функции перидермы определяются феллемой (пробкой), представляющей ее основную часть. Клетки феллемы плотно сомкнуты — межклетники не выражены. Стенки образовавшихся клеток быстро утолщаются. Формирующиеся при этом вторичные стенки состоят из чередующихся слоев суберина и воска, не пропускающих воздух и воду. В результате этого протопласты клеток

отмирают и разрушаются — клетки оказываются заполненными воздухом. В процессе замены эпидермы пробкой первоначально зеленый цвет стебля побегов изменяется на коричневый. Побеги, у которых к зиме сформировалась многослойная пробка, считаются вызревшими и готовыми к зимовке. Заполненные воздухом клетки феллемы имеют низкую теплопроводность и более эффективно по сравнению с эпидермой защищают растение от потери воды и перепадов температур, что особенно актуально зимний период. Газообмен и транспирация через перидерму осуществляются с помощью чечевичек. Чечевички представляют собой участки перидермы рыхло расположенными паренхимными клетками. Формирование чечевички начинается весной, когда феллоген в некоторых местах (обычно там, где были устьица у эпидермы) начинает вместо клеток пробки образовывать очень рыхло расположенные паренхимные клетки — выполняющую ткань чечевички. Под напором этих клеток располагающиеся над ними слои пробки разрываются, обеспечивая прохождение по межклетникам выполняющей ткани газов и водяных паров. На поверхности стебля молодых побегов древесных растений чечевички выглядят как небольшие бугорки округлой или вытянутой (чечевицевидной) формы, с чем связано, очевидно, их название. Все лето чечевичка функционирует, а осенью феллоген перекрывает ее, образуя под ней слой пробки — замыкающий слой. Весной этот слой пробки снова будет разорван образующимися клетками выполняющей ткани. Таким образом, в отличие от устьица с его суточным ритмом работы у чечевички ритм работы сезонный — она открывается весной и закрывается осенью.

По мере утолщения ветвей дерева чечевички могут растягиваться: осины они становятся ромбовидными, у березы — в виде штрихов. У березы клетки пробки заполнены белым смолоподобным веществом — бетулином, придающим перидерме (бересте) белый цвет. У древесных голосеменных и двудольных растений перидермой покрыты ветви, стволы, корни, почечные чешуи. У двудольных трав она образуется на корнях, корневищах, клубнях. Проведенные недавно исследования показали, что перидермой могут быть покрыты и зрелые плоды позднеспелых сортов яблони — яблоки, чем, очевидно, и объясняется их лучшая сохранность в период хранения.

Степень сформированное™ перидермы оказывает влияние на сохранность овощей. Корнеплоды моркови с тонким слоем пробки из-за опасности высыхания рекомендуется хранить в песке. От толщины пробкового слоя зависит сохранность побеговых клубней картофеля. У клубней позднеспелых сортов пробковый слой толще. У молодых растущих клубней пробку легко снять — тонкостенные клетки феллогена рвутся, обеспечивая ее отрыв. В зрелых, закончивших рост клубнях феллоген полностью дифференцируется в постоянные ткани, и перидерма с них уже не снимается. А в период хранения перидерма надежно защищает вызревшие клубни картофеля от проникновения в их ткани патогенных организмов. В отличие от клубней картофеля клубни топинамбура покрыты эпидермой и в выкопанном виде хранятся очень плохо — они высыхают и гниют. В промышленных масштабах используют пробку средиземноморского пробкового дуба. Первую высококачественную пробку срезают с тридцатилетних деревьев, а затем делают это через каждые 10-15 лет. Лучшей считается пробка, получаемая от марокканских дубов. В нашей стране в народных промыслах широко используют перидерму березы — бересту. У некоторых деревьев (бук, осина, платан, эвкалипт) стволы покрыты перидермой в течение всей жизни растений. У большинства же из них на смену перидерме приходит третичный покровный комплекс ритидом, или корка. У стволов яблони она формируется на восьмой — десятый год жизни, березы, дуба, сосны — на 20—25-м году. Ритидом, или корка, образуется результате формирования в коровой части стволов нескольких перидерм, каждая из которых находится глубже предыдущей. Располагающиеся между ними живые ткани коры, изолированные мертвой пробкой, также отмирают. Таким образом, корка представляет собой совокупность нескольких перидерм находящихся между ними вынужденно отмершими тканями коры.

Различают два типа корки: кольцевую и чешуйчатую. Кольцевая корка образуется, когда каждая из перидерм полностью опоясывает.

Чешуйчатая корка формируется, если перидермы закладываются не по всей окружности ствола, а отдельными полудугами. Это наиболее распространенный тип корки.

По мере утолщения ствола не способная растягиваться мертвая корка растрескивается и ее наиболее старые внешние участки постепенно сбрасываются. Корка надежно предохраняет стволы, старые ветви корни деревьев от механических повреждений и лесных пожаров. Особенно надежна в этом отношении корка деревьев-великанов — секвойи и секвойядендрона, толщина которой может достигать 30 см.

2. Основные ткани. (Ассимиляционные ткани)

Основная функция ассимиляционных тканей — фотосинтез. Поэтому их еще называют фотосинтезирующими паренхимами. Располагаются они в листьях и в стеблях молодых побегов под прозрачной эпидермой, а также в цветках и плодах. Фотосинтезирующую паренхиму можно встретить и в воздушных корнях растений-эпифитов (орхидей), корнях водных растений, т.е. корнях, которые развиваются на свету. Именно эти ткани придают зеленую окраску листьям и стеблям. Ассимиляционную паренхиму стебля называют паренхимой, листа — мезофиллом. В верхней части листовой пластинки обычно располагается столбчатый, или палисадный, мезофилл, состоящий из плотно сомкнутых клеток, вытянутых перпендикулярно поверхности листа и располагающихся в один или несколько рядов; в нижней части пластинки сосредоточен губчатый мезофилл, отличающийся более или менее изодиаметрическими клетками и большим числом крупных межклетников.

Фотосинтезирующие паренхимы первичны по происхождению и имеют простое строение. Они состоят из относительно однородных паренхимных клеток с тонкими стенками. В посменном слое цитоплазмы много хлоропластов, общий объем которых может достигать 80% объема протопласта. В зависимости от условий освещенности хлоропласта могут перемешаться в цитоплазме, занимая наиболее оптимальное положение (недостаточное или избыточное освещение тормозит процесс фотосинтеза). Иногда увеличение поверхности постепенного слоя цитоплазмы, а следовательно, и числа хлоропластов в клетках мезофилла листа достигается образованием вдающихся внутрь клетки складок стенки. Это можно наблюдать у многолетних игловидных листьев (хвоинок) сосны. Такой мезофилл называют складчатым.

Запасающие ткани накоплению запасных веществ способны все живые клетки растения. Когда же запасающая функция является для клеток ткани основной, говорят о запасающих тканях (запасающих паренхиммах). Запасающие паренхимы могут быть первичными и вторичными по происхождению. Они состоят из живых тонкостенных изодиаметрических клеток, особенности строения которых зависят от типа запасных веществ. Если это крахмал, то клетки содержат много лейкопластов (амилопластов, или крахмальных зерен)¹, если сахара или инулин, то в клетках есть крупная вакуоль, а если белок — много мелких вакуолей, образующих со временем алейроновые зерна. В качестве запасного вещества стенках клеток может откладываться гемицеллюлоза (у семян финиковой пальмы). У растений-суккулентов, обитающих в засушливых местах (агава, алоэ, кактусы), в клетках запасающей паренхимы накапливается вода. В этом случае в вакуолях водоносных клеток часто содержатся слизи, обладающие высокой водоудерживающей способностью.

В запасающих тканях растений накапливаются вещества, широко используемые человеком. Пищевые сортовые растения обычно отличаются очень хорошо развитыми запасающими паренхиммами, находящимися в разных их органах. В запасающей паренхиме корнеплодов моркови, редьки, репы, свеклы, корневых клубней батата, кочанов капусты, луковиц лука, стеблей сахарного тростника накапливаются сахара; побеговых клубнях стахиса и топинамбура — инулин, в таких же клубнях картофеля, зерновках кукурузы, пшеницы, риса и других культивируемых злаков — крахмал. Благодаря усилиям селекционеров в запасающих тканях семян масличных сортов подсолнечника содержится более 50% масла — намного больше, чем у их дикорастущих родственников.

Аэренхима (воздухоносная ткань) в растениях довольно часто встречается ткань с большим числом очень крупных межклетников — аэренхима. Соединяясь между собой, ее межклетники образуют единую вентиляционную сеть. Поэтому эту ткань иногда называют вентиляционной. Газовый состав межклетников значительно отличается от состава атмосферного воздуха, так как клетки в процессе своей жизнедеятельности выделяют в межклетники одни газы и поглощают другие. От условий обитания и особенностей строения того или иного растения зависит характер циркуляции газов по межклетникам, обеспечивающий нормальную жизнедеятельность растительного организма. Проходя по всему телу растения от корней до листьев, аэренхима выполняет вентиляционные и отчасти дыхательные функции, обеспечивая близлежащие ткани растения кислородом. Газы в аэренхиме перемещаются только путем диффузии.

Аэренхиму можно рассматривать как модификацию паренхимы. Однако форма ее клеток очень разнообразна. Они могут быть округлыми (цветоножка кубышки), звездчатыми (стебель ситника) и др.

3. Механические ткани

Освоение растениями суши было связано с образованием у них специализированных механических тканей. Прочность этих тканей обусловлена либо повышенным тургорным давлением (гидроскелетом), либо прочностью стенок их клеток. Механические ткани обеспечивают необходимую прочность органам растения, позволяя им занимать необходимое положение в пространстве и противостоять действию факторов внешней среды: ветру, снегу, вытаптыванию животными и т.д. Подвергаясь постоянным меняющимся нагрузкам, органы растений благодаря механическим тканям действуют подобно пружинам, возвращаясь в исходное состояние после снятия нагрузки. Механические ткани обычно выполняют свои функции только в сочетании с другими тканями растения, образуя среди них жесткий каркас, или арматуру. Поэтому эти ткани называют арматурными. В корне побега механические ткани располагаются по-разному. У корня, испытывающего в основном нагрузки на разрыв, они сконцентрированы в центре; у стебля побега, подвергающегося нагрузкам на излом — по периферии.

Характерная особенность клеток механических тканей — сильно утолщенная клеточная стенка, которая сохраняет опорную функцию после отмирания протопласта. У высших растений в ходе эволюции сформировались два типа механических тканей: колленхима и склеренхима.

Колленхима. Колленхима — первичная ткань, развивающаяся в побегах двудольных растений (у однодольных — редко). Обычно она располагается в виде сплошного тонкостенного цилиндра по периферии стебля или отдельными тяжами вдоль его ребер. Колленхима состоит из живых клеток — удлинённых, т.е. типично прозенхимных. Основной их объем занимает центральная вакуоль, в постенной цитоплазме много хлоропластов, благодаря чему колленхима фотосинтезирует, но менее активно, чем хлоренхима.

Прочность колленхимы обусловлена главным образом тургором ее клеток. Дополнительную прочность ей придают неравномерно утолщенные стенки клеток. В утолщенных участках стенок слои целлюлозы чередуются с сильнообводненными слоями, богатыми гемицеллюлозой пектинами. Долго растущие, с целлюлозными стенками, клетки колленхимы не только придают необходимую прочность молодым растениям, но и в зависимости от характера утолщения стенок и особенностей их соединения различают угловую, пластинчатую и рыхлую колленхиму. Угловая колленхима имеет стенки, утолщенные в углах клеток. Утолщения трех, четырех или пяти соседних клеток сливаются, образуя трех-, четырех- и пятиугольники. Этот вид колленхимы обычно встречается под эпидермой над главной жилкой листа, по ребрам травянистых стеблей (стебли георгины и тыквы, черешки листьев свеклы и др.). Пластинчатая колленхима отличается утолщением стенок, параллельных поверхности органа (тангентальных), и чаще встречается в виде сплошного тонкостенного цилиндра по периферии стебля (баклажан, клевер, подсолнечник и др.).

Склеренхима. Склеренхима отличается от колленхимы тем, что состоит из клеток с равномерно утолщенными, обычно одревесневшими стенками и рано отмирающим протопластом. Таким образом, склеренхима выполняет свои механические функции, будучи уже мертвой тканью. Механические ее свойства полностью обусловлены прочностью клеточных стенок, толщина которых может занимать до 90% площади поперечного сечения клетки. Склеренхима — первичная или вторичная ткань, свойственная большинству семенных и высших споровых растений. Выделяют два типа клеток склеренхимы: волокна — длинные веретеновидные клетки склереиды — клетки паренхимной формы (округлые, удлинённые, ветвистые). Склеренхимные волокна обеспечивают сохранение целостности органов растений при воздействии на них нагрузок на разрыв, сжатие, изгиб. Прочность волокон близка к прочности стали обусловлена тем, что фибриллы целлюлозы располагаются в их стенках, винтообразно закручиваясь. Концы волокон могут быть заостренными (лен), тупыми (крапива), ветвистыми (конопля).

Склеренхимные волокна могут располагаться в растении в виде отдельных клеток (элементарное волокно) или, соединяясь друг с другом (по 10-50), образовывать пучок волокон (техническое волокно). Для получения волокна используют стебли рами с длиной волокон до 40 см (!), льна (4-6 см), кендыря (5 см), конопли (до 4 см), кенафа (12 мм). Волокна из побегов растений выделяют с помощью вымачивания («мочки») или механическим путем. Лучший результат дает вымачивание, при котором окружающие волокна паренхимные ткани разрушаются бактериями. Получаемые из двудольных растений волокна используют обычно для изготовления тканей. Из листовых волокон однодольных растений (абака, новозеландский лен, сизаль) делают канаты,

веревки, маты.

Склерейды — паренхимные клетки первичного происхождения — могут располагаться в растении плотными группами или поодиночке. Это мертвые клетки с очень толстыми одревесневшими клеточными стенками. Стенки настолько утолщены, что соседние поровые каналы могут сливаться друг с другом, образуя ветвистые поровые канаты. Склерейды могут быть представлены каменистыми клетками и ветвистыми клетками. Каменистые метки, или брахисклерейды, — располагающиеся группами изодиаметрические клетки. Из них состоят косточки абрикоса, вишни, сливы, околоплодник ореха лещины. Встречаются они и в мякоти сочных плодов айвы, груши, рябины, среди тонкостенных клеток корней хрена. При созревании плодов у некоторых сортов груш можно наблюдать раздревеснение клеточной стенки каменистых клеток. Ветвистые клетки, или астросклерейды, отличаются многолучевой звездообразной формой. Как правило, они встречаются поодиночке среди клеток других тканей (как идиобласты) в листьях камелии, маслины, чая, в стеблях побегов водных растений, где выполняют опорную функцию.

6. Проводящие ткани и комплексы

Проводящие ткани обеспечивают передвижение веществ по телу растения. Возникли они вследствие приспособления растений к жизни на суше, когда у них четко обособились два полюса питания: почвенный и воздушный. В связи с этим появилась необходимость обеспечивать транспорт веществ в двух противоположных направлениях. От корней к побеговой системе растениям нужно проводить воду с растворенными в ней минеральными солями (восходящий ток веществ). Из побегов к корням, обеспечивая их рост, необходимо транспортировать органические вещества, образованные листьями в процессе фотосинтеза (нисходящий ток веществ). Ткани, обеспечивающие восходящий ток веществ, представлены трахеальными элементами, а нисходящий ток ситовидными элементами. При изучении проводящих тканей следует учитывать, что понятия «восходящий ток» и «нисходящий ток» довольно условны. Например, у ампельных растений со свешивающимися вниз побегами эти понятия приобретут совершенно противоположное толкование: нисходящим будет ток воды с минеральными веществами, восходящим — ток органических веществ от листьев к корням. Проводящие ткани обеспечивают дальний транспорт веществ.

На небольшие расстояния (например в пределах одной ткани) вещества могут перемещаться по симпласту и апопласту. Такое медленное эффективное только на коротких расстояниях перемещение веществ называют ближним транспортом.

Трахеальные элементы. К трахеальным элементам относятся трахеиды и трахеи (сосуды). Трахеиды представляют собой типично прозенхимные клетки с заостренными или округлыми концами, одревесневшими стенками и быстро отмирающим протопластом. Вода переходит из трахеиды в трахеиду только через окаймленные поры, сосредоточенные на их концах. Трахеиды встречаются у всех высших растений, но у большинства плаунов, хвощей, папоротников и голосеменных растений вода проводится только ими, т.е. они являются у этих растений единственной водопроводящей тканью.

Трахеи (сосуды) — многоклеточные трахеальные элементы. Они образованы вертикальным рядом клеток, каждая из которых представляет собой членик сосуда. Обычная длина сосуда — около 10 см. В соприкасающихся поперечных стенках члеников сосуда имеются сквозные отверстия — перфорации, через которые вода переходит из одного членика в другой. Поперечные (концевые) стенки члеников сосудов с перфорациями называют перфорационными пластинками. Наиболее совершенна простая перфорация, которая образуется в результате полного растворения поперечной стенки у членика сосуда и занимает почти всю площадь перфорационной пластинки.

По сосудам передвижение воды идет значительно легче и быстрее, чем по трахеидам. Сосуды сформировались в процессе эволюции из трахеид в результате уменьшения их длины, увеличения диаметра, замены пор на поперечных стенках перфорациями. Сосуды типичны для покрытосеменных растений. В виде исключения они встречаются некоторых плаунов, хвощей и папоротников, а также голосеменных растений (класс Гнетовые).

По трахеальным элементам растворы могут перемещаться и в горизонтальном направлении — через окаймленные поры, имеющиеся в их боковых стенках, и через неутолщенные участки стенок. Так они попадают из одного трахеального элемента в другой или в живые клетки соседних тканей. Вторичные стенки трахеальных элементов неравномерно утолщены, что придает им прочность. В зависимости от характера утолщений и формы окаймленных пор на боковых стенках

выделяют кольчатые, спиральные, лестничные и точечно-поровые трахеальные элементы .

Трахеальные элементы могут функционировать достаточно долго, но не бесконечно. Рано или поздно их полости закупориваются различными веществами. У трахеид хвойных они заполняются живицей (раствором смол в эфирных маслах), у лиственных пород — минеральными или органическими веществами. У ряда лиственных деревьев (например робинии, или белой акации) в полость трахеальных элементов через поры врастают расположенные рядом клетки паренхимы, образуя пузырьвидные тилы, перекрывающие ток веществ.

После того как сосуды перестают проводить воду, они выполняют только опорные функции.

8 .Ксилема, или древесина. В проведении воды с растворенными в ней минеральными веществами участвуют не только проводящие ткани, представленные трахеидами и трахеями, но и другие ткани растения. Весь комплекс тканей, обеспечивающий восходящий ток веществ, называется *ксилемой*, или *древесиной*. В ксилеме находятся живые *клетки древесинной паренхимы* и *древесинные волокна*, которые выполняют в ней механические функции (их совокупность называют либриформом). По окружающей трахеальные элементы паренхиме идет радиальный транспорт веществ, в ее клетках накапливаются запасные вещества. Весной эти вещества, превращаясь в сахара, поступают в сосуды по ним поднимаются к пробуждающимся почкам. Таким образом, весной сосуды, отступая от правил, проводят не воду, а растворы органических веществ — так называемую пасоку (например всем известный березовый сок). Исходя из особенностей строения, ксилему называют либо проводящим комплексом тканей, либо сложной тканью.

По происхождению ксилема может быть первичной и вторичной. Первичную ксилему образует прокамбий, вторичную — камбий.

Несмотря на то что транспорт воды обеспечивают неживые трахеиды и сосуды, ксилема выполняет свою водопроводящую функцию только до тех пор, пока в ней содержатся живые клетки.

Ситовидные элементы. Ситовидные элементы представлены в теле растения ситовидными клетками и ситовидными трубками. В отличие от трахеальных элементов они представлены живыми клетками, по протопластам которых осуществляется транспорт органических веществ (нисходящий ток). Ситовидными их называют потому, что в их стенках имеются группы мелких сквозных отверстий (перфораций), похожих на сито. Участок стенки с группой перфораций обычно бывает окружен утолщением в виде валика называется ситовидным полем. Ситовидные клетки — прозенхимные (сильно вытянуты в длину), с ситовидными полями, располагающимися по боковым стенкам. Это наиболее примитивные ситовидные элементы, характерные для высших споровых и голосеменных растений.

Ситовидная трубка — многоклеточная структура, представляющая собой вертикальный ряд удлиненных клеток — ее члеников. Ситовидные трубки значительно короче сосудов (150-300 мкм). Поперечные стенки члеников ситовидной трубки преобразованы в *ситовидные пластинки* с несколькими (реже одним) ситовидными полями с более широкими перфорациями. Если на ситовидной пластинке имеется несколько ситовидных полей, ее называют *сложной*, если только одно — *простой*. На боковых стенках члеников сохраняются ситовидные поля. Ситовидная пластинка обеспечивает лучший контакт между протопластами члеников ситовидной трубки, чем одиночные ситовидные поля на продольных стенках ситовидных клеток. Естественно, что транспорт ассимилятов по ситовидным пластинкам идет более активно. Рядом с каждым члеником ситовидной трубки находится клетка-спутница, тесно связанная с ним и структурно, и физиологически.

Флоэма, или луб. Ситовидные элементы (как и трахеальные) обычно не располагаются в теле растения сами по себе, а входят в состав проводящего комплекса тканей — *флоэмы*, или *луба*. По составу тканей флоэма близка к ксилеме: кроме проводящих тканей в ней представлены *лубяная паренхима* и *лубяные волокна*. Тонкостенные клетки паренхимы участвуют в ближайшем транспорте веществ или выполняют запасные функции. Лубяные волокна имеют опорное значение. Однако по набору гистологических элементов флоэма все же отличается от ксилемы наличием клеток-спутниц. Как и ксилему, флоэму можно рассматривать как сложную проводящую ткань.

Как и ксилема, флоэма может быть первичной или вторичной по происхождению, образуясь соответственно из прокамбия или камбия.

Понятия «флоэма» и «луб» — равнозначны, также как понятия «ксилема» и «древесина». Но термины «луб» и «древесина» принято применять по отношению к древесным растениям. Совокупность тонкостенных неодревесневших элементов флоэмы называют мягким лубом, совокупность ее толстостенных одревесневших элементов — твердым лубом.

Важно подчеркнуть, что в эволюции высших растений возникновение и развитие трахеальных элементов ксилемы и ситовидных элементов флоэмы шло параллельно. Одноклеточные трахеиды и ситовидные клетки преобразовались в многоклеточные проводящие структуры — сосуды и ситовидные трубки. Перфорации сосудов и перфорированные участки стенок члеников ситовидных трубок сконцентрировались на их поперечных стенках (да и сами эти стенки из косых стали горизонтальными). На поперечных стенках члеников (перфорационных пластинках) наиболее совершенных сосудов образовались простые перфорации, а наиболее совершенных ситовидных пластинок — простые ситовидные пластинки.

9. Проводящие пучки. В теле растения ксилема и флоэма, как правило, располагаются рядом, образуя так называемые *проводящие пучки*. Образуются они из *прокамбия*, закладывающегося в конусе нарастания корня и побега. Клетки прокамбия, располагающиеся ближе периферии органа, дифференцируются в элементы первичной флоэмы, остальные — в элементы первичной ксилемы. Если все клетки прокамбия превращаются в клетки постоянных тканей, то дальнейший рост такого пучка невозможен и его по этой причине называют *закрытым пучком*. Закрытые пучки типичны для большинства споровых растений и для всех однодольных цветковых растений, встречаются они и в органах двудольных покрытосеменных (например в листьях). Однако у пучков, находящихся в корнях и стеблях побегов двудольных растений, между первичными ксилемой и флоэмой сохраняется слой клеток прокамбия. Из этих клеток образуется вторичная латеральная меристема — камбий. Клетки камбия делятся параллельно поверхности органа (тангентально), образуя снаружки от себя элементы вторичной флоэмы, а внутрь от себя — элементы вторичной ксилемы, в результате чего размеры проводящего пучка начинают увеличиваться. Такой способный к росту пучок называют открытым.

Выделяют несколько типов проводящих пучков, различающихся расположением ксилемы и флоэмы относительно друга друга. В наиболее часто встречающихся коллатеральных пучках ксилема и флоэма располагаются рядом (бок о бок), причем флоэма всегда снаружки от ксилемы. Эти пучки могут быть закрытыми и открытыми. В открытых биколлатеральных пучках, типичных для растений семейств Бьюнковые, Пасленовые, Тыквенные, кроме внешней флоэмы (первичной вторичной) есть еще и внутренняя (первичная), находящаяся внутрь от ксилемы. В закрытых концентрических пучках либо ксилема окружает флоэму (*амфиазальный пучок*), либо наоборот (*амфирибральный пучок*). Концентрические пучки типичны для корневищ. В корнях всех растений образуются *радиальные пучки*, в которых ксилема и флоэма располагаются по радиусам. По числу участков (лучей) ксилемы флоэмы радиальные пучки бывают *диархные* (по два участка ксилемы флоэмы), *тетрархные* (по четыре), *пентархные* (по пять) и *полиархные* (более пяти участков флоэмы и ксилемы). Для однодольных покрытосеменных растений характерны полиархные пучки, у двудольных чаще встречаются тетрархные и пентархные (диархные — редко).

6. Выделительные ткани

Выделительными называют ткани, которые выделяют вещества, исключаящиеся из дальнейшего обмена веществ, проходящего в растительном организме. Обычно это конечные или побочные продукты метаболизма, подлежащие либо выделению во внешнюю среду, либо изоляции внутри тела растения. Выделительные ткани сильно различаются по строению и местоположению в растениях. Химическая природа выделяемых ими веществ очень разнообразна, а о значении многих из них в жизни растений можно только догадываться. Какие-либо общие цитологические особенности этих тканей назвать трудно. Обычно это клетки с тонкими стенками, паренхимные или прозенхимные. Набор их органелл определяется спецификой выделяемых веществ. Например, в клетках, где идет синтез смол, каучука, эфирных масел, хорошо развит ЭР, а где синтезируются слизи — много диктиосом.

Выделяемые растениями вещества представлены эфирными маслами, смолами, бальзамами и даже каучуком. Назначение эфирных масел заключается в привлечении насекомых-опылителей, отпугивании травоядных животных, уменьшении прозрачности и теплопроводности воздуха с целью защиты растений от перегрева и излишней транспирации. Смолы и бальзамы могут предотвращать загнивание тканей растения. Роль каучука в жизни растений до настоящего времени не ясна.

Растения могут выделять воду, соли, сахара (например в составе нектара). Образующиеся в процессе метаболизма ядовитые вещества (например оксалат кальция, алкалоиды, гликозиды) изолируются во внутренних структурах.

Процесс отделения выделяемых веществ от протопласта называют секрецией, а сами эти вещества — секретами. Нужно подчеркнуть, что термин «секреция» здесь применяется в широком его значении, включая экскрецию — выделение веществ за пределы организма.

Выделительные ткани делят (достаточно условно) на две группы зависимости от того, выделяют ли они секретируемые вещества во внешнюю среду или оставляют их в своем теле.

Наружные выделительные структуры. Эти структуры представлены железистыми волосками, желёзками, нектарниками, осмофорами, гидатодами и переваривающими желёзками. Все они эволюционно связаны с покровными тканями.

Железистые волоски и желёзки представляют собой многоклеточные трихомы (волоски) эпидермы. Они состоят из живых клеток, образующих их длинную одно- или многоклеточную ножку и такую же по строению округлую головку. Клетки головки выделяют секрет под покрывающую ее кутикулу. При повреждении кутикулы вещества вытекают наружу. После образования новой кутикулы процесс повторяется. Железистые волоски обычно выделяют эфирные масла (пеларгония, душистый табак и др.). Сидячие волоски с одноклеточной головкой, образующие мучнистый налет на листьях мари и лебеды, выделяют воду и соли. Желёзки отличаются от волосков очень короткой ножкой, образованной несекретирующими клетками, и многоклеточной головкой (имеют вид щитка на ножке). Желёзки типичны для лаванды, мяты, полыни, черной смородины.

Когда в формировании желёзок участвует не только эпидерма, но и клетки более глубоко лежащих (субэпидермальных) тканей, такие желёзки называют эмергенцами (например жгучие волоски крапивы).

Нектарники. Эти выделительные структуры очень разнообразны по форме (представлены дисками, чашами, головками, нитями и т.д.). Обычно они образованы клетками эпидермы, реже — и клетками суб-эпидермальных тканей и покрыты кутикулой. Нектарники состоят из живых клеток с густой цитоплазмой и высокой интенсивностью обмена веществ. Вырабатываемый ими нектар — водный раствор сахаров (глюкозы, фруктозы и сахарозы), содержание которых сильно варьируется, с небольшой примесью белков, спиртов и ароматических веществ. К нектарникам могут подходить проводящие пучки.

Обычно нектарники образуются в цветках, но у ряда растений их можно обнаружить на цветоножках, осях соцветия, прилистниках даже листьях (растения из семейства Яснотковые). У одних растений нектарники располагаются в цветке открыто и доступны для большинства насекомых (у сельдерейных), у других глубоко спрятаны и «обслуживают» только избранных (клевер). Нектароносные растения, охотно посещаемые домашними пчелами, называют медоносами (гречиха, донник, иван-чай, липа и др.).

Осмофоры представляют собой или специализированные клетки эпидермы, или особые желёзки, в которых синтезируются ароматические вещества. Эти вещества состоят из смеси сложных органических соединений, основу которой составляют эфирные масла, и придают цветкам растений разных видов их неповторимый индивидуальный аромат.

Гидатоды, или водяные устьица, в отличие от обычных устьиц выделяют капельно-жидкую воду с растворенными в ней солями. Если в теле растения накапливаются избытки воды, через гидатоды осуществляется гуттация — выделение воды из внутренних тканей растения на его поверхность. Вода к гидатодам поступает по трахеидам, находящимся на концах проводящих пучков. Обычно гидатоды представлены устьицами, утратившими способность регулировать ширину устьичной щели (настурция, рожь). Более сложное строение можно наблюдать, например, у гидатод, находящихся между зубцами края листа земляники и камнеломки. Здесь под гидатодой образуется многоклеточная ткань — эпитема, через которую проходит вода по пути из трахеиды к самому водяному устьицу. Эпитема играет очень важную роль — она предохраняет растение от проникновения в него патогенных микроорганизмов.

Переваривающие желёзки типичны для листьев насекомоядных растений (венериной мухоловки, непентеса, росянки и др.). В выделяемой ими жидкости содержатся пищеварительные ферменты и кислоты, способные расщеплять белки и другие органические вещества жертвы. Расщепление белков позволяет растениям получить столь необходимый для их нормальной жизнедеятельности азот.

Внутренние выделительные структуры. Внутренние выделительные ткани или отдельные секреторные клетки, находящиеся среди клеток других тканей (идиобласты), накапливают синтезированные вещества, не выделяя их за пределы растения. Эти вещества очень разные по

химической природе. Особенно часто встречается оксалат кальция в виде друз, рафид и кристаллов. В тканях хвойных накапливаются смолы бальзамы, у растений из семейства Бобовые — слизи, камеди и смолы. Внутренние выделительные структуры очень разнообразны по строению, наиболее часто они представлены секреторными вместилищами млечниками.

Выделяют два типа секреторных вместилищ: схизогенные и лизигенные). Схизогенные вместилища возникают вследствие расхождения клеток и формирования большого межклетника, выстланного живыми эпителиальными клетками и заполненного выделяемыми ими веществами. К ним относятся смоляные ходы хвойных растений среди покрытосеменных растений — у представителей семейств Аралиевые, Астровые, Сельдереиные. Лизигенные вместилища образуются на месте группы клеток, растворившихся (автолизис) после накопления продуктов секреции. Лизигенные вместилища с эфирными маслами типичны для околоплодника плода цитрусовых — гесперидия, или померанца (апельсин, грейпфрут, лимон, мандарин).

Млечники (млечные трубки) могут быть нечленистыми и членистыми. Нечленистый млечник представляет собой одну гигантскую живую клетку, которая, возникнув в зародыше, непрерывно растет, удлиняясь и ветвясь (молочайные, тутовые и др.). Членистые млечники формируются из многих клеток, у которых растворяются смежные стенки, а протопласты и вакуоли сливаются (астровые, колокольчиковые, маковые). В сформировавшемся млечнике протопласт занимает постенное положение, а полость млечника заполнена млечным соком — латексом.

Лекция 3

Органы высшего растения. Корень. Стебель и побег.

Почки. Лист Вопросы

1. Виды корней. Функции корня. Типы корневых систем.
2. Первичное и вторичное строение корня.
3. Метаморфозы корня.
4. Микориза.
5. Побег и стебель.
6. Основные типы ветвления и нарастания.
7. Типы почек, строение почек.
8. Морфология листа. Простые и сложные листья, группы сложных листьев.
9. Анатомия листа.

1. Корень — один из основных вегетативных органов растения. Функции его весьма разнообразны. Главные из них — почвенное питание и закрепление растения в почве. Корень не только поглощает из почвы воду растворенными в ней минеральными веществами, но и проводит ее по побеговую систему растения. Вода в побеге поступает из корня уже под давлением, которое называют корневым и которое, по сути, представляет собой осмотическое давление. Закрепляя растение в почве, корень дает возможность вертикально растущим побегам (ортотропным) достигать большой высоты и огромной массы. Например, корневой системе одного из самых высоких растений в мире — секвойи удается удерживать 100-метровый ствол массой выше 1 тыс. т!

Кроме выполнения этих важнейших функций корень может служить местом отложения запасных веществ, обеспечивать вегетативное размножение (у корнеотпрысковых растений), синтезировать многие органические вещества (гормоны, аминокислоты, алкалоиды и др.), которые поступают в другие органы растений или выделяются во внешнюю среду. Например, такие гормоны, как *цитокинины* и *гиббереллины*, синтезируемые меристемой корня, активно участвуют в регуляции развития побеговой системы растения. Выделение корнями в почву органических веществ — основной фактор формирования *ризосферы* — сферы прикорневой жизни. Рядом с корнями не только охотно живут, но и вступают с ними в контакт почвенные грибы и бактерии. Необычными функциями отличаются корни, встречающиеся у растений-эпифитов, живущих в кронах деревьев дождевых тропических лесов. Эти воздушные корни могут зеленеть и как побеги заниматься фотосинтезом!

Являясь осевым органом, корень обладает *радиальной симметрией*. Теоретически он может неопределенно долго нарастать в длину за счет деятельности апикальной (верхушечной) меристемы. *Основные отличия корня от побега, отсутствие метамерного строения, невозможность образовывать листья (почки на корне могут быть.), наличие корневого чехлика, защищающего*

верхушечную меристему, эндогенное ветвление (боковые корни закладываются во внутренних тканях корня предыдущего порядка).

Классификация корней

Существует два принципа классификации корней — по происхождению по внешнему строению (морфологии). По происхождению корни бывают главными, боковыми и придаточными. Главный корень у растения всегда один — он развивается в начале онтогенеза растения из зародышевого корешка. Придаточные корни образуются на побеге (на стебле, листьях и почках). Эти корни играют особенно большую роль в жизни многолетних травянистых растений (особенно однодольных) и кустарников, у которых корневая система представлена в основном этим типом корней. Выраженная склонность к образованию придаточных корней обычно связана с высокой способностью растений к вегетативному размножению. Это свойство высоко ценится и у культивируемых растений, особенно у тех, которые самостоятельно вегетативно размножаться не могут, но легко размножаются искусственным путем (побеговыми или листовыми черенками). Придаточные корни на стебле закладываются эндогенно — у двудольных из камбия паренхимного происхождения в зоне сердцевинных лучей, у однодольных — из паренхимы, окружающей проводящие пучки. Важно подчеркнуть, что придаточные корни в эволюции высших растений появились первыми.

Существует точка зрения, что корни, образующиеся в нижней зоне старых, обычно многолетних корней тоже можно рассматривать не как боковые, а как придаточные.

Третий тип корней по происхождению — боковые корни. Они образуются на главном и придаточных корнях в результате их ветвления. Первые боковые корни считаются корнями второго порядка; в результате их ветвления образуются корни следующего — 3-го порядка и т.д. Обычно ветвление корней идет до 4 -5 -го порядков. Естественное отмирание или повреждение верхушки корня способствует более интенсивному его ветвлению. В растениеводстве это свойство корней обычно учитывают при выращивании декоративных растений — для получения более разветвленной корневой системы обрезают кончики корней.

По внешнему строению корни могут быть цилиндрическими, шнуровидными, нитевидными, четковидными, коническими, шаровидными, веретеновидными и др.

Классификация корневых систем

Корневая система — совокупность всех корней растения. Формируется она главным образом за счет ветвления корней. Ветвление — процесс образования однотипных элементов растения, связанных между собой в той или иной степени повторяющихся друг друга. Существуют два типа ветвления корня — верхушечное и боковое. При верхушечном ветвлении (более примитивном, архаичном) новые корни образуются в результате разделения конуса нарастания (апекса) корня предыдущего порядка обособления новых корневых апексов. Если апекс корня делится на два новых (наиболее часто встречающийся вариант), ветвление называют дихотомическим, на три — трихотомическим. Среди высших растений дихотомическое ветвление корней встречается редко, например у плаунов, саговников.

Для большинства высших растений типично боковое ветвление корней, при котором новые корни занимают боковое положение на корне предыдущего порядка. Образуются боковые корни в результате деятельности перicycle — первичной боковой меристемы, располагающейся достаточно глубоко от поверхности корня. Поэтому говорят, что для корня характерно эндогенное боковое ветвление.

Как и корни, корневые системы разделяют на типы по происхождению и внешнему строению (форме). По происхождению выделяют следующие типы корневых систем.

Система придаточных корней — наиболее древний и примитивный тип корневой системы. Появившись в ходе эволюции растений первой, она свойственна высшим споровым растениям. Среди высших семенных растений только придаточную корневую систему имеют представители семейства Орхидные, у которых в семени отсутствует четко дифференцированный зародыш, в связи с чем развитие их начинается с формирования протокорма (зародышевого клубня), на котором и образуются первые придаточные корни.

Система главного корня формируется в результате ветвления главного корня, развивающегося из зародышевого корешка, и его боковых корней. Типична для семенных растений. Только система главного корня развивается у многих деревьев, однолетних (реже многолетних) двудольных трав.

Наиболее распространенный тип корневой системы — смешанная корневая система. У растения, развивающегося из семени, сначала формируется система главного корня, но очень быстро начинают образовываться придаточные корни. Обычно придаточные корни по мощности развития превосходят главный. У многих многолетних растений система главного корня через несколько лет отмирает, и они живут только за счет деятельности придаточных корней. Таким образом, в онтогенезе таких растений происходит изменение типа корневой системы: система главного корня — смешанная корневая система — система придаточных корней.

По форме корневые системы делят на стержневую и мочковатую. Стержневой называют корневую систему, у которой главный корень по длине и диаметру значительно превосходит боковые, а при смешанной корневой системе — и придаточные корни. Если все корни, образующие корневую систему (главный, боковые или придаточные), примерно одинаковы по величине, то такая корневая система называется мочковатой. Система главного корня и смешанная корневая система по форме могут быть разными, а придаточная корневая система всегда мочковатая.

В пределах корневой системы растения корни могут отличаться функциями и формой. Выделяют скелетные корни — наиболее крупные и прочные, которые выполняют опорную функцию, удерживая растение в почве. Слабоветвящиеся *ростовые корни* отличаются быстрым ростом. Тонкие *сосущие корни* поглощают из почвы воду и минеральные вещества, они интенсивно ветвятся, но недолговечны. Глубина проникновения корней в почву зависит от типа почвы, на которой обитает растение. Например, на тяжелых подзолистых почвах лесной зоны основная часть корней располагается в поверхностном их слое — на глубине 10—20 см. А вот корневые системы растений степей и пустынь добывают дефицитную здесь влагу по-разному. Поверхностные корневые системы используют талую воду и ранневесенние осадки (растения эфемеры и эфемероиды). Корни, проникающие на глубину до 10-20 м, достигают уровня грунтовых вод (верблюжья колючка). У саксаула корни, располагаясь в разных горизонтах почвы, могут поглощать из них воду, как поверхностную, так и грунтовую.

2.Первичное и вторичное строение корня. Верхушечная меристема откладывает клетки наружу и внутрь. Наружу формируются клетки корневого чехлика, внутрь — ткани остальной части корня. У покрытосеменных растений апекс корня содержит несколько инициальных клеток. У двудольных они расположены тремя слоями (в каждом слое может быть одна — четыре инициальные клетки). Самый наружный слой формирует первичную меристему, протодерму, или дерматоген. Он дает начало всем клеткам чехлика и эпиблеме, или ризодерме. Средний слой инициальных клеток формирует основную меристему, или периблему, которая дает первичную кору. У типичных однодольных и голосеменных растений дерматоген образует только чехлик (его называют калиптроген), а ризодерма формируется из самого наружного слоя периблемы. Внутренний слой инициалей формирует прокамбий, или плерому, из которой развивается центральный цилиндр.

Первичное строение корня — дифференциация тканей корня происходит в зоне всасывания. По происхождению это первичные ткани, так как они образуются из первичной меристемы зоны роста. Поэтому микроскопическое строение корня в зоне всасывания называют первичным. При первичном строении в корне различают центральный цилиндр и первичную кору, покрытую одним слоем клеток с корневыми волосками — эпиблемой, или ризодермой.

Клетки ризодермы вытянуты по длине корня. При их делении в плоскости, перпендикулярной продольной оси, образуются два вида клеток: трихобласты, развивающие корневые волоски, и атрихобласты, выполняющие функции покровных клеток. В отличие от клеток эпидермы они тонкостенные и кутикулы не имеют.

Корневые волоски появляются в виде небольших выростов трихобластов. Рост волоска происходит у его верхушки. Благодаря образованию волосков общая поверхность всасывающей зоны увеличивается в десять раз и более. Их длина 1...2 мм, а у злаков и осок она достигает 3 мм. Корневые волоски недолговечны. Продолжительность их жизни не превышает 10... 20 дней. После их отмирания ризодерма постепенно сбрасывается. К этому времени подстилающий ее слой клеток первичной коры дифференцируется в защитный слой — экзодерму. Ее клетки плотно сомкнуты, после опадения ризодермы их стенки опробковевают. У некоторых растений, например у финиковой и других пальм, клетки экзодермы до появления в стенках суберина могут делиться тангентальными перегородками, и эта ткань становится многослойной. Нередко опробковевают и примыкающие к ней клетки мезодермы. Экзодерма функционально сходна с пробкой, но отличается от нее

происхождением (не из феллогена) и расположением клеток.

Остальная часть первичной коры — мезодерма, за исключением самого внутреннего слоя, дифференцирующегося в эндодерму, состоит из паренхимных клеток, наиболее плотно расположенных в наружных слоях. В средней и внутренней частях коры клетки мезодермы имеют более или менее округлые очертания, нередко самые внутренние клетки составляют радиальные ряды. Между клетками возникают межклетники, а у некоторых водных и болотных растений — довольно крупные воздухоносные полости.

Клетки коры снабжают ризодерму пластическими веществами и сами участвуют в поглощении и проведении веществ, которые перемещаются как по системе протопластов (симпласту), так и по стенкам клеток (апопласту). Самый внутренний слой коры — эндодерма, которая выполняет роль барьера, контролирующего перемещение веществ из коры в центральный цилиндр и обратно.

Эндодерма состоит из плотно сомкнутых клеток, слегка вытянутых в тангентальном направлении и почти квадратных в поперечном сечении. В молодых корнях ее клетки имеют пояски Каспари — участки стенок, характеризующиеся наличием веществ, химически сходных с суберином и лигнином. Пояски Каспари опоясывают поперечные и продольные радиальные стенки клеток посередине. Вещества, откладывающиеся в поясках Каспари, закрывают отверстия находящихся в этих местах плазмодесменных каналцев, однако симпластическая связь между клетками эндодермы на этой стадии ее развития и клетками, прилегающими к ней с внутренней и наружной сторон, сохраняется. У многих двудольных и голосеменных растений дифференциация эндодермы обычно заканчивается образованием поясков Каспари.

У однодольных растений, не имеющих вторичного утолщения, со временем эндодерма изменяется. Процесс опробковения распространяется на поверхность всех стенок, перед этим сильно утолщаются радиальные и внутренние тангентальные стенки, а наружные почти не утолщаются. В этих случаях говорят о подковообразных утолщениях. Утолщенные стенки клеток впоследствии одревесневают, протопласты отмирают. Некоторые клетки остаются живыми, тонкостенными, только с поясками Каспари, их называют пропускными. Они обеспечивают физиологическую связь между первичной корой и центральным цилиндром. Обычно пропускные клетки расположены против тяжелой ксилемы.

Центральный цилиндр корня состоит из двух зон: перициклической и проводящей. Перицикл может быть однослойным и многослойным. Перицикл представляет собой меристему, так как он играет роль корнеродного слоя — в нем закладываются боковые корни, а у корнеотпрысковых растений — придаточные почки. У двудольных и голосеменных растений он участвует во вторичном утолщении корня, образуя феллоген и частично камбий. Клетки его долго сохраняют способность к делению. Выше зоны ветвления стенки клеток перицикла у некоторых растений одревесневают.

Первичные проводящие ткани корня составляют сложный проводящий пучок, в котором радиальные тяжи ксилемы чередуются с группами элементов флоэмы. Его образованию предшествует заложение прокамбия в виде центрального тяжа. Дифференциация клеток прокамбия в элементы протофлоэмы, а затем и протоксилемы начинается на периферии, т. е. ксилема и флоэма закладываются экзархно, в дальнейшем эти ткани развиваются центростремительно.

Если закладывается один тяж ксилемы и соответственно один тяж флоэмы, пучок называют монархным (такие пучки встречаются у некоторых папоротников), если по два тяжа — диархным, как у многих двудольных, у которых могут быть также три-, тетра- и пентархные пучки, причем у одного и того же растения боковые корни по строению проводящих пучков могут отличаться от главного. Корням однодольных свойственны полиархные пучки.

В каждом радиальном тяже ксилемы внутрь от элементов протоксилемы дифференцируются более широкопросветные элементы метаксилемы.

Первичная флоэма, как правило, состоит из тонкостенных элементов, лишь у некоторых растений (фасоль) развиваются протофлоэмные волокна.

У однодольных и папоротниковидных первичное строение корня сохраняется в течение всей жизни (вторичное строение у них не формируется). С увеличением возраста однодольных растений у корня происходят изменения первичных тканей. Так, после слущивания эпиблемы покровной тканью становится экзодерма, а затем, после ее разрушения, — последовательно слои клеток мезодермы, эндодермы и иногда перицикл, стенки клеток которых опробковывают и одревесневают. В связи с этими изменениями старые корни однодольных имеют меньший диаметр, чем молодые.

В корнях двудольных и голосеменных рано закладываются камбий и феллоген, и происходит вторичное утолщение, приводящее к значительному изменению их структуры. Отдельные участки камбия в виде дуг возникают из прокамбия или тонкостенных паренхимных клеток с внутренней стороны тяжей флоэмы между лучами первичной ксилемы. Число таких участков равно числу лучей первичной ксилемы. Клетки перицикла, находящиеся против тяжей первичной ксилемы, делясь в тангентальной плоскости, дают начало участкам камбия, замыкающего его дуги.

Обычно еще до появления камбия перициклического происхождения дуги камбия начинают откладывать внутрь клетки, дифференцирующиеся в элементы вторичной ксилемы, прежде всего широкопросветные сосуды, а наружу — элементы вторичной флоэмы, отодвигающие к периферии первичную флоэму. Под давлением образовавшейся вторичной ксилемы камбиальные дуги выпрямляются, затем становятся выпуклыми, параллельными окружности корня.

В результате деятельности камбия снаружи от первичной ксилемы между концами ее радиальных тяжей возникают коллатеральные пучки, отличающиеся от типичных коллатеральных пучков стеблей отсутствием в них первичной ксилемы. Камбий перициклического происхождения продуцирует паренхимные клетки, совокупность. Которых составляет довольно широкие лучи, продолжающие тяжи первичной ксилемы

— первичные радиальные лучи.

В корнях с вторичным строением первичной коры, как правило, нет. Это связано с заложением в перицикле по всей его окружности пробкового камбия — феллогена, отделяющего при тангентальном делении наружу клетки пробки (феллемы), а внутрь — клетки феллодермы. Непроницаемость пробки для жидких и газообразных веществ вследствие суберинизации стенок ее клеток и является причиной отмирания первичной коры, теряющей физиологическую связь с центральным цилиндром. Впоследствии в ней появляются разрывы, и она опадает — происходит линька корня.

Ткани, расположенные кнаружи от камбия (флоэма, основная паренхима, феллодерма и пробковый камбий), называют вторичной корой.

Снаружи корни двудольных растений, имеющие вторичное строение, покрыты пробкой, а корка образуется на старых корнях деревьев.

Формирование боковых корней — у некоторых растений (гиацинт) корни не ветвятся, но у большинства ветвятся. На молодой части главного корня и придаточных корней боковые корни формируются эндогенно (внутриродно) в результате деятельности перицикла. Заложение боковых корней происходит очень близко к конусу нарастания (обычно в зоне всасывания). Боковые корни закладываются в диархном, триархном, тетраархном корнях

— напротив ксилемы; в полиархном корне (однодольных) — напротив флоэмы. Таким образом, боковые корни образуют вертикальные ряды, число которых равно или кратно числу лучей первичной ксилемы.

Первые этапы развития зачатков боковых корней проходят под защитой первичной коры и эпиблемы. Выход их на поверхность корня совершается на значительном расстоянии (выше зоны всасывания) — иногда на расстоянии 10 см от его верхушки.

Анатомические исследования характера заложения таких корней показали, что образование их происходит в меристеме первичных радиальных лучей (против участков первичной ксилемы). У двудольных на более старой части корня молодые боковые корни появляются между функционирующими и отмирающими боковыми корнями первой генерации, в результате чего правильность расположения их (в виде вертикальных рядов) нарушается.

3. Метаморфозы корня

У многих растений корни способны менять свой обычный вид в связи с выполнением определенных функций. Наследственно закрепленное видоизменение корня, вызванное сменой функций, называют метаморфозом. Среди метаморфозов корня наиболее распространены следующие.

Запасающие корни. Отложение в корнях запасных веществ вызывает значительное изменение их формы — они становятся очень толстыми, иногда даже шаровидными из-за мощного развития основной ткани — запасающей паренхимы. Чаще всего утолщается нижняя (базальная) часть корня, а на остальном протяжении он имеет обычное строение. В качестве запасных веществ в корнях могут откладываться: крахмал (у батата, маниока, кислицы клубненосной), инулин (у георгины, цикория), сахара (глюкоза у батата, сахароза у моркови, репы, свеклы).

Различают два типа запасяющих корней — корневые клубни и корне- плоды. Корневые клубни (иногда их называют корневыми шишками) — видоизменения придаточных, реже — боковых корней. Клубень представляет собой утолщенную часть корня, в которой откладываются запасные вещества. Растения, образующие корневые клубни, часто выращивают как ценные пищевые культуры. Например, батат, или слад- кий картофель, — представитель семейства Бьюнковые — настолько и распространен в тропических странах, что входит в пятерку наиболее важных пищевых растений мира. Родина батата — тропическая Америка. На его ползучих побегах длиной до 5 м образуются узловые придаточные корни, в нижней зоне которых и откладываются запасные вещества — крахмал и глюкоза (последняя придает клубням сладковатый вкус).

Среди растений, образующих корневые клубни и культивируемых в условиях умеренного климата, наиболее известны георгина и лилейник. Клубни у них формируются в результате утолщения придаточных корней. Так как на клубнях этих растений не образуются придаточные почки, вегетативное размножение их клубнями невозможно. При искусственном вегетативном размножении у отделенной части растения должна обязательно сохраняться нижняя часть прош- логоднего побега с пазушными почками возобновления.

Корнеплод — метаморфоз смешанного происхождения, в формировании которого в большей или меньшей степени принимает участие утолщенная базальная часть главного корня. Кроме главного корня в состав корнеплода входит утолщенный *гипокотиль* и разросшаяся *базальная часть стебля главного побега*. В агрономии часть корнеплода, развивающуюся из стебля главного побега, называют *головкой* (на ней располагается розетка листьев). Часть корнеплода, формирующуюся из гипокотыля, называют *шейкой*, а нижнюю его часть, образующуюся из базальной части главного корня, — *собственно корнем*. Корневая часть корнеплода определяется по наличию на ней боковых корней. Соотношение частей корнеплода разного происхождения сильно варьируется не только у растений разных видов, но и среди сортов одного вида. У округлых по форме корнеплодов большинства сортов свеклы, репы и редьки основная их часть формируется из гипокотыля (рис. 6, Г, Д). Удлиненные (часто конусообразные) корнеплоды моркови, сахарной свеклы, редьки развиваются в основном из главного корня — доля гипокотыля и стебля главного побега в них незначительна.

В корнеплодах в качестве запасных веществ обычно откладываются сахара. Особенно велико их содержание у созданных селекционерами современных сортов сахарной свеклы — более 20%. Желтую и оранжевую окраску корнеплодам моркови и репы придают жирорастворимые пигменты — каротиноиды. Корнеплод свеклы окрашен пигментом бетаином из группы водорастворимых пигментов-антоцианов.

Контрактильные (втягивающие) корни. Так называют корни, способные, сокращ аясь по длине, втягивать побеги растения в почву на оптимальную глубину. Это необходимо для создания оптимальных условий развития растений, защищает их почки возобновления от вымерзания в зимний период. Обычно в почву втягиваются основания надземных побегов с почками возобновления, луковицы, клубнелуковицы, корневища. Процесс заглубления этих органов в почву называют *геофилией*. Происходит он благодаря закреплению верхней, сильно разветвленной части корня в почве и сокращению его неветвящейся базальной части, что обычно внешне выражается в появлении на последней поперечных складок. Втягивающие корни могут сокращаться очень сильно — на 10-70% от их первоначальной длины. Геофилия — обычное явление для многолетних травянистых растений, как дикорастущих, так у культивируемых. Она начинает проявляться уже с первых этапов развития растений. За счет деятельности контрактильных корней ро- зеточные побеги одуванчика и подорожника всегда плотно прижаты к почве, а луковицы луков, лилий, тюльпанов, клубнелуковицы шафранов и гладиолусов, корневищ а ириса и купены всегда расположены на нужной глубине. Иногда слиш ком интенсивная геофилия приводит к негативным последствиям. Например, у растущих на хорошо окультуренной рыхлой почве тюльпанов луковицы заглубляются так сильно, что развивающиеся из них побеги не цветут. Именно поэтому луковицы этих растений рекомендуется ежегодно выкапывать и высаживать заново на оптимальную глубину.

Ряд метаморфозов корня отличается более ярко выраженными опорными функциями. Столбовидные корни (корни-подпорки) развиваются у некоторых тропических фикусов, например фикуса бенгальского (баньяна). У этого фикуса некоторые из придаточных корней, образующихся на его ветвях довольно высоко над землей, растут вниз, внедряются в почву и интенсивно в ней ветвятся. Со временем сильно утолщаясь (могут быть диаметром больше 1 м!), они превращаются в мощные столбовидные опоры. Благодаря таким корням крона фикуса разрастается вширь и может

покрывать площадь более 1 га.

Опорную функцию выполняют и досковидные корни, характерные для деревьев верхнего и среднего ярусов тропических дождевых лесов. Эти корни представляют собой метаморфозы боковых корней, у которых сверху по всей длине образуется плоский гребневидный вырост. Наибольшей высоты этот вырост достигает на базальной части корня — возле ствола дерева. Разрастаясь, он достигает ствола и поднимается вдоль него вверх на 3—5 м, обеспечивая ему дополнительную опору. Постепенно уменьшаясь в высоту, досковидные корни отходят в стороны от ствола примерно на такое же расстояние. Толщина досковидных выростов не превышает 10 см. Вокруг ствола обычно образуется несколько досковидных корней, имеющих вид огромных треугольных пластин. Местное население охотно использует досковидные корни как ценный строительный материал.

Назначение **ходульных корней** — поддерживать и удерживать кроны растений мангров, обитающих на постоянно затопленной почве. Манграми называют сообщество растений, живущих во влажных тропиках в приливно-отливной полосе океанов. Основные обитатели мангров — вечнозеленые деревья высотой 5–7 м, которые постоянно подвергаются воздействию огромных волн и сильных ветров. Ходульные корни — метаморфозы придаточных корней, которые образуются на главном побеге с первых этапов его развития. У типичных обитателей мангров — растений видов рода ризофора эти корни могут образовываться на их стволе на высоте 2—3 м — по уровню прилива. Так как у взрослых растений часто происходит отмирание главного корня и нижней части ствола, сохраняющаяся крона растения удерживается после этого только сильноветвящимися придаточными корнями, т.е. стоит как бы на ходулях.

Дыхательные корни (пневматофоры) образуются у растений, обитающих на сильно заболоченных, бедных кислородом почвах. Они представляют собой боковые корни с отрицательным геотропизмом. Выходя на поверхность почвы, пневматофоры достигают высоты 0,5 м. У одного растения может образовываться несколько десятков даже сотен таких корней. У дыхательных корней хорошо развита воздухоносная паренхима — аэренхима с большими межклетниками. Их функция — обеспечение газообмена и снабжение корневой системы кислородом. Пневматофоры встречаются у растений мангров, например авицении, у болотного кипариса, живущего на болотистых почвах полуострова Флорида.

Воздушные корни типичны для тропических травянистых эпифитов — главным образом представителей семейств Бромелиевые и Орхидные. Эпифитами называют растения, обитающие на ветвях высоких деревьев влажных тропических лесов. Не являясь паразитами, эпифиты используют их как средство приближения к солнечному свету. Воздушные корни представляют собой придаточные корни, которые свободно висят в воздухе, никогда не достигая почвы. Они способны поглощать воду в виде дождя или росы благодаря образованию на их поверхности особой губчатой ткани — веламена. Веламен — мертвая многослойная ткань, стенки клеток которой имеют спиральные или сетчатые утолщения. Так как клетки этой ткани мертвы, они заполнены воздухом, который легко может замещаться водой, что и объясняет поглощающую способность веламена. Из веламена вода по коре корня поступает в проводящие ткани, которые разносят ее по всем органам растения.

К метаморфозам часто относят видоизменения корней, связанные со вступлением их в симбиоз с почвенными организмами — грибами или бактериями. Симбиоз с грибами приводит к образованию микоризы, или грибокорня, а симбиоз с бактериями — к образованию на корнях клубеньков.

4. Микориза. Под микоризой понимают совокупность тонких окончаний корней и оплетающих их гиф грибов. Благодаря сильному ветвлению гиф гриба у корней с микоризой значительно повышается всасывающая поверхность. Из гиф грибов растение получает воду и минеральные вещества, а гетеротрофные грибы добывают из растения продукты фотосинтеза — органические вещества. Кроме этого грибы снабжают растения стимуляторами роста, гормонами, витаминами и ферментами.

Обычно микориза развивается с участием всасывающих корней и локализована в коровой части их зоны всасывания (зоны деления роста грибами, как правило, не затрагиваются). Выделяют два типа микоризы — внешнюю и внутреннюю. Если мицелий гриба (совокупность гиф) покрывает корень только снаружи и проникает лишь в некоторые поверхностные межклетники, то микоризу называют наружной, или эктомикоризой. Она чаще встречается у древесных растений. Когда же

гифы проникают внутрь клеток тканей корня, говорят об эндомикоризе. Она типична для кустарничков (брусники, черники, вереска) и многих трав. Корни с эндомикоризой внешне мало отличаются от обычных всасывающих корней.

Микоризообразующие грибы обычно к самостоятельной жизни не способны. Растения, приспособившиеся к микоризным грибам, без них тоже растут плохо. Однако бывает и так, что гифы гриба перевариваются клетками корня, в которые они проникли. Иногда и грибы поглощают из растения слишком много органических веществ, угнетая его развитие. В этих случаях взаимоотношения растения и гриба носят характер *взаимного паразитизма*.

Микориза распространена очень широко. Обычно к каждому виду растения приспособлен определенный вид гриба. Знакомые многим съедобные шляпочные грибы (боровики, подберезовики, маслята, рыжики, лисички и др.) тоже способны образовывать микоризу с определенными видами лесных деревьев. Опытные грибники знают, под каким деревом какой гриб искать.

Клубеньки. В корнях бобовых растений поселяются азотфиксирующие бактерии из рода *Rhizobium*. Они проникают в кору корня через корневые волоски. Поселяясь в паренхимных клетках и быстро размножаясь, бактерии вызывают активное деление этих клеток, что приводит к образованию бактериальной ткани. Образование такой ткани сопровождается формированием на поверхности корня желваков, которые называют клубеньками. Поселившись в корне и используя для своей жизнедеятельности органические вещества растения, бактерии начинают фиксировать азот почвенного воздуха, переводя его в связанное состояние: сначала образуя аммиак, из него — аминокислоты. Синтезируемых азотистых веществ достаточно и для бактерий, и для бобового растения. После отмирания растения клубеньки разрушаются и обогащают почву азотом. Симбиоз бобовых растений с азотфиксирующими бактериями высоко ценится в практическом растениеводстве. Растения семейства Бобовые — ценные пищевые и кормовые культуры; получая дополнительные азотистые вещества, они отличаются повышенным содержанием белка и в вегетативных органах, и в семенах. Кроме этого выращивание бобовых культур обогащает почву азотом. Однолетние виды люпина (л. белый, л. желтый, л. узколистный) обычно выращивают в качестве растений-сидератов. Сидератами называют растения, которые возделывают именно для обогащения почвы азотом. Как только эти растения зацветают, их запахивают в почву.

5. Функции, образование и особенности строения побега

Побег — вегетативный орган растения, состоящий из стебля с расположенными на нем листьями и почками. Основная функция побега — фотосинтез. Кроме этого побег может обеспечивать вегетативное размножение растений, быть местом отложения запасных питательных веществ, выполнять защитные функции и даже участвовать в снабжении растения азотосодержащими веществами.

Каждый побег развивается из почки. Первый побег растения, развивающийся из почечки зародыша, называют *главным побегом*. Все остальные побеги — *боковые побеги*. Одни из них, формирующиеся из почек в пазухах листьев, называют *пазушными побегами*. Вторые, образующиеся из придаточных почек, формирующихся на любой части растения кроме пазухи листа, называют *придаточными побегами*. Побег, формирующийся в течение одного периода вегетации, называют *годовым побегом*. Если побег живет несколько лет, то его называют многолетним. Рост годового и многолетнего побегов осуществляется за счет деятельности верхушечной (апикальной) меристемы, находящейся в верхушечной почке побега. В отличие от корня для побега характерно *метамерное строение* — повторяемость слагающих его элементов вдоль оси от основания до верхушки. *Метамером*, или *фитомером*, называют структурную единицу побега, состоящую из междоузлия, узла, листа (нескольких листьев) и пазушной почки (нескольких почек). По особенностям роста и положению в пространстве побеги разделяют на прямостоячие (лен, подсолнечник, рожь), вьющиеся (вьюнок, хмель), цепляющиеся (горох, виноград, чина), стелющиеся (арбуз, клюква, тыква) и ползучие (клевер ползучий, вербейник монетчатый). В отличие от стелющихся ползучие побеги способны укореняться — на их стебле образуются придаточные корни.

Развитие побега обычно завершается формированием верхушечного цветка или соцветия. Если побег зацветает в первый же год жизни, то его называют *моноциклическим*, если зацветает на второй год — *бициклическим*, на третий год — *трициклическим*. Побеги, развивающиеся в течение нескольких лет, называют *полициклическими*. Побег, цветущий и плодоносящий один раз в жизни,

называют *монокарпическим*, несколько раз (за счет формирования пазушных цветков) — *поликарпическим*.

Стебель

Стебель — осевая часть побега. Он обеспечивает оптимальное расположение в пространстве листьев и цветков. По стеблю осуществляется передвижение воды, минеральных и органических веществ между корневой системой и листьями. Во внешнем строении стебля четко выделяются узлы — места отхождения от стебля листьев и расположенные между узлами междоузлия. По форме стебель у большинства растений *цилиндрический*, но он может быть *четырёхгранным* (крапивные, яснотковые) или *трехгранным* (осоковые). Часто встречаются *ребристые* стебли (хвощ, тыква). У некоторых растений на стеблях образуются плоские продольные выросты, увеличивающие фотосинтезирующую поверхность побега; такие стебли называют *крылатыми* (чина, картофель). Обычно стебель бывает выполненным, т.е. заполненным тканями, но встречаются и полые стебли — с хорошо выраженной полостью внутри (злаки, сельдерейные). Полый стебель злаков принято называть *соломиной*. В зависимости от степени выраженности междоузлий по длине стебля у травянистых растений выделяют несколько типов побегов. У *безрозеточного* побега все междоузлия стебля хорошо заметны (подсолнечник, георгина). У *розеточного* побега междоузлия стебля очень короткие, едва заметные; поэтому все листья такого побега располагаются почти на одном уровне — скученно, как говорят, в виде розетки (одуванчик, подорожник). Так как все листья розеточного побега располагаются близко к корням, то их розетку называют прикорневой. Редко можно встретить розетку листьев на верхушке побега — присоцветную розетку (циперус). У многих растений образуются *полурозеточные* побеги, у которых большинство листьев образует прикорневую розетку, но некоторые располагаются и на расположенной выше удлиненной (цветоносной) части стебля (земляника, салат, щавель, укроп, редис). Безлистную удлиненную часть стебля розеточных побегов, несущую на себе соцветие, иногда называют *стрелкой* (лук, одуванчик, подорожник). Стрелку, несущую соцветие, не следует путать с длинной цветоножкой одного цветка (тюльпан). У древесных растений по степени выраженности междоузлий стебля различают удлиненные побеги — ауксипласты и укороченные побеги — брахипласты. Брахипласты образуются не у всех растений. Обычно с образованием брахипластов связана генеративная функция растения — у покрытосеменных растений на них формируются цветки, затем и плоды. Хорошо, например, выражены брахипласты у наших плодовых растений — яблони и груши. В плодоводстве они известны под названием плодушек.

Листорасположение (филлотаксис). Побеги отличаются закономерностями расположения листьев на стебле — *филлотаксисом*. Наиболее распространено *очередное*, или *спиральное*, *листорасположение*, при котором от каждого узла стебля отходит лишь один лист (яблоня, горох, морковь, картофель, подсолнечник). Если при очередном листорасположении все листья располагаются в одной плоскости, то говорят о *двурядном очередном листорасположении* (мятликовые, ирисовые). На трехгранном стебле листья располагаются в три ряда (*трехрядное очередное листорасположение*).

При супротивном листорасположении от каждого узла отходят два листа, располагающихся напротив друг друга (клен, сирень, георгина).

У растений с четырехгранным стеблем выделяют особый тип супротивного листорасположения — *накрест супротивное* (мята, шалфей, крапива). Реже встречается *мутовчатое листорасположение*, при котором от каждого узла стебля отходят более двух листьев (хвощ, молочай).

6. Ветвление побега и нарастание побеговых систем.

Ветвление побега. Увеличение числа побегов у растения происходит в результате ветвления побегов (см. ветвление корня). Как и у корня, выделяют два типа ветвления побега — верхушечное и боковое. При *верхушечном ветвлении* (более примитивном, древнем) новые побеги образуются в результате деления конуса нарастания (апекса) побега предыдущего порядка и обособления новых апексов. Если апекс побега делится на два новых (наиболее часто встречающийся вариант), ветвление называют *дихотомическим*, на три — *тритомиическим*, на много — *полигамическим*. Среди высших растений дихотомическое ветвление побегов встречается редко, например у плаунов, папоротников. (У низших растений — водорослей — за счет верхушечного ветвления происходит увеличение осей у многоклеточных талломов.)

При *боковом ветвлении* побега новые побеги образуются из боковых почек. Так как почки, из

которых развиваются новые побеги, находятся на поверхности стебля, то боковое ветвление побега (в отличие от корня) называют экзогенным. В зависимости от интенсивности развития боковых дочерних побегов выделяют три типа бокового ветвления: *базитонию*, *мезотонию* и *акротонию*. При базитонном типе ветвления наиболее мощные боковые побеги развиваются из пазушных почек нижней (базальной) зоны материнского побега, при мезотонном — средней, при акротонном — верхней. Базитонное ветвление типично для многолетних трав и полукустарников — оно обеспечивает расположение почек возобновления вблизи поверхности почвы, что позволяет им пережить зимний период под защитой листового опада и снежного покрова. У древесных растений чаще встречается акротония, при которой боковые побеги оказываются расположенными ближе к свету. Мезотония более характерна для плагиотропных побегов — стелющихся и ползучих, а также для корневищ.

Базитонный тип бокового ветвления характерен и для побегов многих культивируемых злаков (пшеница, рожь, ячмень). В растениеводстве нижнюю часть главного побега этих растений, на которой происходит активное образование боковых побегов, называют узлом кущения. Так как боковые побеги развиваются не на одном, а на нескольких сближенных узлах, то правильнее говорить не об узле, а о зоне кущения. Все три типа бокового ветвления (акротония, мезотония и базитония) встречаются у плодовых растений (яблоня, груша) и учитываются как важные сортовые признаки, позволяющие (с учетом ряда других особенностей побегообразования) отличить один сорт от другого даже в зимний период.

Нарастание побеговой системы. Нарастание побеговой системы растения происходит за счет образования новых побегов в результате ветвления уже имеющихся. Так как растения в отличие от животных растут в течение всей жизни, и нарастание побеговой системы происходит непрерывно вплоть до старения и отмирания растительной особи. В процессе эволюции у высших растений сложились два типа нарастания побеговых систем — *моноподиальное* и *симподиальное*.

При *моноподиальном нарастании* главный побег (реже один из боковых побегов) нарастает неограниченно долго, формируя единственную основную хорошо выраженную ось побеговой системы растения. Боковые побеги значительно уступают главному по мощности развития. Потому же принципу нарастают боковые системы побегов (ветви) растения. Моноподиальный тип нарастания прекрасно выражен у ели, сосны, пихты. Среди покрытосеменных растений он встречается как у деревьев (дуб, осина), так и у трав (клевер луговой, гравилат). Деревья с моноподиальным нарастанием побеговой системы особо высоко ценятся в лесном хозяйстве и деревообрабатывающей промышленности — из их длинных ровных стволов (у секвойи длиной более 100 м!) можно получать высококачественный строительный материал. Издавна хорошо известны корабельные сосны, из стволов которых изготовляли длинные и прочные доски для постройки кораблей.

При *симподиальном нарастании* побеговой системы каждый побег, начиная с главного, относительно быстро завершает развитие формированием верхушечного цветка или соцветия (реже его апекс отмирает), а процесс нарастания продолжается за счет одного из боковых побегов следующего порядка — *побега продолжения*, который растет в том же направлении, что и предыдущий побег. Говорят, что при таком типе нарастания побеговой системы постоянно идет процесс *перевер-шинивания*. Так как обычные боковые побеги мало отличаются от побегов продолжения, то хорошо выраженной главной оси у побеговой системы в этом случае нет.

Симподиальное нарастание наблюдается у большинства древесных и травянистых растений, в том числе и культивируемых (земляника, картофель, вишня, смородина, яблоня и др.). Биологическое значение этого типа нарастания побеговой системы весьма велико — оно значительно повышает жизнеспособность растения за счет увеличения числа реализующихся в побеги почек. Это приводит к росту числа листьев и цветков, а в конечном итоге к возрастанию продуктивности растения. При симподиальном типе нарастания побеговая система растения легче и быстрее восстанавливается после нанесения каких-либо повреждений (засыхание, обмораживание, объедание животными).

Иногда в учебной и научной литературе можно встретить неудачный термин «ложно дихотомическое ветвление». Следует помнить, что в этом случае речь идет не о ветвлении побега, а о симподиальном нарастании побеговой системы при супротивном листорасположении. У таких растений (клен, конский каштан, сирень) на верхушке каждого побега продолжения развиваются не один, а два супротивных побега продолжения следующего порядка. Так как находящаяся между

ними верхняя часть побега предыдущего порядка (обычно верхушечное соцветие), на котором они образовались, быстро засыхает и разрушается, то внешне создается видимость дихотомического ветвления побега.

В онтогенезе многих растений, как древесных, так и травянистых, можно наблюдать смену типов нарастания побеговой системы: в первые годы жизни оно может быть моноподиальным, а позднее смениться на симподиальное. Нарастание побеговой системы растения следует отличать от нарастания побега. Побег, являясь одноосным органом, нарастает в длину, во-первых, за счет образования новых метамеров в его конусе нарастания и, во-вторых, благодаря удлинению междоузлий стебля в результате деятельности вставочной меристемы. Излишне (что иногда встречается в литературе) говорить о моноподиальном нарастании побега — как одноосный орган, развивающийся из одной верхушечной меристемы, побег по-другому — симподиально — нарастать не может. Термины «моноподиальное» и «симподиальное» нарастание можно применять только для характеристики особенностей формирования побеговой системы растения.

7. Почка

Почка — зачаточный побег. Она состоит из конуса нарастания (верхушечной меристемы) и нескольких молодых метамеров побега, у которых очень короткие междоузлия, а листья представлены в виде зачатков — листовых примордиев; в их пазухах уже заложены пазушные почки. При развитии из почки побега междоузлия метамеров сильно удлиняются, а из листовых примордиев развиваются взрослые листья. Благодаря делению клеток конуса нарастания формируются новые метамеры побега, т.е. происходит его рост.

Зимующие почки защищены снаружи почечными чешуями — листьями низовой формации (катафиллами), которые обычно покрыты снаружи слоем пробки и восковой кутикулой. Такие чешуи полностью перекрывают доступ воздуха внутрь почки и надежно защищают ее от иссушающего действия мороза. У некоторых растений (береза, конский каштан, тополь) для более надежной защиты зимующие почки снаружи покрываются смолистыми клейкими веществами, а чешуи почечки ивы густо опушены волосками. В летний период почки покрыты более тонкими чешуями, защищающими их от высыхания и солнечных ожогов.

У древесных и кустарниковых растений новые побеги развиваются из почек побегов предыдущих порядков ветвления, располагающихся над уровнем почвы. Образование молодых побегов обеспечивает нарастание побеговой системы — ее дальнейшее распространение в пространстве. У травянистых многолетних растений надземные побеги ежегодно осенью почти полностью отмирают. На следующий год новые побеги — *побеги возобновления* формируются из почек подземных органов растения — корневищ, клубней, луковиц или остающихся живыми нижних частей прошлогодних побегов. Почки, дающие начало побегам возобновления, называют *почками возобновления*.

Классификация почек. Существует несколько принципов классификации почек. Почки разделяют по местоположению на растении, по составу, по степени защищенности, по функциям и т.д. По *местоположению* почки бывают *верхушечными* и *боковыми*. Верхушечные находятся на верхушках побегов. Боковые почки представлены *пазушными* и *придаточными (адвентивными)*. Пазушные почки развиваются в пазухах листьев — обычно по одной, но иногда и группами. У двудольных растений (аморфа, жимолость, грецкий орех) группа почек в пазухе листа располагается в виде вертикального ряда — друг над другом. Такое расположение почек называют *серийным*. У однодольных растений (гладиолус, чеснок) несколько почек в пазухе листа широким основанием образуют горизонтальный ряд (коллатеральное расположение). У некоторых двудольных растений коллатеральное расположение почек может возникнуть в результате ветвления единственной почки, заложившейся в конусе нарастания побега. Например, средней части клубня картофеля в пазухе разросшегося основания листа («бровки») обычно находятся три почки, но центральная значительно превосходит по размерам боковые, которые формируются позже в пазухах нижних чешуй этой почки, т.е. они являются боковыми по отношению к ней. Такие почки иногда называют ложно коллатеральными.

У многих растений боковые почки образуются не только в пазухах листьев, но и на других органах растения — на междоузлиях стебля, листьях, корнях. Такие почки называют *придаточными*, или *адвентивными*. На стебле они образуются из камбия, на листьях — из клеток фотосинтезирующей паренхимы, на корнях — из перicycle. Активное образование придаточных почек можно наблюдать на пнях срубленных деревьев (березы, вяза, дуба, липы). Из таких почек

быстро развиваются очень мощные придаточные побеги с огромными листьями — так называемые водяные побеги. Побеги на пнях могут образовываться и из спящих почек. Совокупность развивающихся на пне побегов называют пневой порослью.

Побеги, развивающиеся из придаточных почек на корнях, называют корневыми отпрысками, а растения, у которых они образуются, корнеотпрысковыми растениями. Корнеотпрысковыми растениями бывают как деревья и кустарники (вишня, слива, облепиха, боярышник, осина, сирень), так и травы (бодяк, вьюнок, осот, хрен). Корневую поросль культивируемых растений можно использовать для вегетативного размножения растений. Некоторые корнеотпрысковые многолетние травы — трудноискореняемые сорняки, сильно засоряющие поля (осот, бодяк).

Придаточные почки на листьях образуются редко (каланхоэ, сердечник). При искусственном вегетативном размножении растений специальными приемами можно вызвать формирование придаточных почек на листьях распространенных декоративных растений: бегонии, глоксинии, сенполии.

По составу различают почки вегетативные, генеративные (цветочные) и вегетативно-генеративные (смешанные). Вегетативные почки содержат только зачатки метамеров побега. Поэтому растения с таким типом почек зацветают обычно не ранее второй половины лета (липа, георгина, хризантема).

В генеративных почках находятся только зачатки соцветий, которые развиваются в соцветия сразу же после сбрасывания почечных чешуй; такие почки типичны для растений, зацветающих ранней весной одними из первых (ива, волчегодник).

Смешанные (вегетативно-генеративные) почки содержат как зачатки метамеров с листьями срединной формации, так и зачатки цветков или соцветий (яблоня, сирень, ландыш, черемуха).

По степени защищенности в зимний период почки делят на закрытые и открытые (*голые*). Закрытые почки защищены почечными чешуями, а у открытых их нет. Голые почки встречаются у растений нашей флоры редко. Они характерны для бузины, барбариса, калины-гордовины, крушины ломкой. Отсутствие у растений почек с защитными чешуями свидетельствует о происхождении их из областей с более теплым климатом. У тропических и субтропических растений почки обычно голые.

Некоторые пазушные почки, длительное время (несколько десятков лет!) оставаясь живыми, не развиваются в побеги. Они ежегодно нарастают стеблевой частью на величину годичного прироста ветви или ствола, оставаясь вблизи от их поверхности. Такие почки называют *спящими почками*. Функция их весьма важна — побеги из них образуются после сильного повреждения побеговой системы растения.

В результате подмерзания, обгорания, объедания животными и т.д. побеги, развивающиеся на старых стволах или ветвях из спящих почек, называют *волчками*. Появление большого числа волчков у плодовых деревьев — признак их старения. Сильная обрезка таких деревьев позволяет сформировать у них новую крону на базе оставленных наиболее мощно развитых волчков. Обрезка, стимулирующая образование большого числа волчков, применяется в декоративном садоводстве при создании загущенных живых изгородей.

1. Лист

Функции листа. Лист — боковой плоский структурный элемент побега (часть метамера), выполняющий функции фотосинтеза, газообмена транспирации. В процессе фотосинтеза в листьях образуются из воды диоксида углерода органические вещества, главным образом сахара. Побочный продукт фотосинтеза — кислород выделяется в атмосферу. Сахара в виде раствора переносятся по проводящим тканям растения ко всем растущим органам, где служат источниками энергии и строительного материала. Интенсивность фотосинтеза — основа продуктивности сельскохозяйственных растений. Чем лучше будет развита листовая поверхность растения, чем меньше она будет повреждена болезнями и вредителями, тем более высокий урожай можно получить.

Транспирация — регулируемое испарение, обеспечивающее подъем воды с растворенными минеральными веществами из корневой системы в листья. Кроме этого транспирация обеспечивает охлаждение растения на 5—7 °С по сравнению с температурой окружающего воздуха, что создает оптимальные условия для процесса фотосинтеза (при слишком высокой температуре он прекращается). Транспирация идет очень активно — например, одна береза испаряет в день до 200 л воды.

Газообмен обеспечивает фотосинтез и дыхание растений. При дыхании растение поглощает кислород, а выделяет в атмосферу диоксид углерода. Для осуществления фотосинтеза растение поглощает из воздуха диоксид углерода, а выделяет в него кислород. Фотосинтезирующие растения — основные поставщики кислорода в атмосферу нашей планеты.

Кроме основных, названных выше, листьям свойственны и другие функции. Видоизменяясь в чешуи, они могут стать местом отложения запасных веществ (луковицы) или защищать зимующие почки от иссушающего действия мороза. С помощью листьев, превратившихся колючки, растения защищаются от травоядных животных. Усики листового происхождения, прикрепляя побеги к опорам, обеспечивают им нужное расположение в пространстве.

Размер листьев. Размер листьев сильно варьируется: от нескольких миллиметров (у растений-эфемеров) до 10-15 м (у некоторых пальм). Общая листовая поверхность культивируемых растений может быть очень большой. На одном гектаре кукурузного поля общая поверхность листьев может достигать 12 га, а картофельного — 40 га. Отношение площади поверхности листьев растений к единице площади, которую они занимают, называют *индексом листовой поверхности*. У кукурузы он равен 12, у картофеля — 40. Среди лесных растений один из самых высоких у ели — до 12 (недаром еловый лес — самый темный).

Продолжительность жизни листьев. У большинства листопадных растений умеренного климата листья живут недолго: от нескольких дней до нескольких месяцев, и осенью все они массово отмирают и опадают. У вечнозеленых растений продолжительность жизни листьев тоже ограничивается несколькими месяцами, реже годами, но смена листьев там менее заметна, так как происходит постепенно. Наиболее долго живущие листья у голосеменного растения вельвичии удивительной: они функционируют всю жизнь растения, т.е. более 200 лет!

Строение листа. Лист обычно состоит из основания, черешка и пластинки. Пластинка — плоская расширенная часть листа, в которой происходит процесс фотосинтеза. *Черешок* — относительно узкая часть листа, соединяющая пластинку с основанием. Благодаря неравномерному росту черешка обеспечивается оптимальное расположение пластинки по отношению к свету. Листья с черешком называют *черешчатыми*, а без него — *сидячими*. *Основание* — часть листа, соединяющая его со стеблем. Оно может быть незаметным или разросшимся виде валика, в последнем случае его называют *листовой подушкой*.

В результате разрастания основания у листа могут образовываться еще некоторые части. *Листовое влагалище* представляет собой трубку, охватывающую на том или ином протяжении вышележащее междоузлие. Функции его: защита вставочной меристемы, находящейся в основании междоузлия, и пазушной почки (почек). Если края влагалища не срастаются между собой, его называют *открытым* (у мятликовых), в случае их срастания — *закрытым*, или *замкнутым* (осоковые). Листовое влагалище чаще встречается у однодольных растений — в семействах Лилейные, Мятликовые, Осоковые, среди двудольных оно выражено у растений семейства Сельдерейные. У банана, лука-порей и других растений листовые влагалища, охватывая друг друга, формируют ложный стебель.

Прилистники — боковые выросты основания листа. Известны только двудольных растений (семейства Розовые, Бобовые и др.). Как правило, лист имеет два прилистника, которые могут быть свободными (вика) или прирастать к черешку листа (клевер). У растений семейства Гречишные в результате разрастания основания листа формируется пленчатый *раструб*, охватывающий основание вышележащего междоузлия. По характеру края пластинки листья делят на цельнокрайние (сирень), зубчатые (яблоня), пильчатые (вишня), выемчатые (осина), городчатые (герань) и др.

В зависимости от степени рассеченности пластинки простые листья бывают лопастными, раздельными и рассеченными. Если глубина выреза меньше 1/3 полуширины пластинки, лист называют лопастным, больше 1/3, но меньше 2/3 — раздельным, более 2/3 — рассеченным. В названии листа учитывается и характер рассечения пластинки — тройчатый, пальчатый или перистый. В итоге выделяют 11 типов простых листьев: с цельной пластинкой, тройчато-лопастный, тройчато-раздельный, тройчато-рассеченный, пальчато-лопастный, пальчатораздельный, пальчато-рассеченный, перисто-лопастный, перисто-раздельный, парноперисторассеченный и непарноперисторассеченный. Части пластинки лопастных листьев называют лопастями, раздельных — долями, рассеченных — сегментами.

Среди сложных листьев различают тройчато-сложные, пальчато-сложные, парноперистосложные, непарноперистосложные. У перисто-сложных листьев выделяют еще одну

часть листа — рахис, от которого отходят листочки. Листочки могут быть сидячими или иметь черешочек. Жилкование листа. Характер прохождения проводящих пучков (жилок) по листовой пластинке называется жилкованием. У листьев однодольных растений жилкование бывает параллельным (пшеница, кукуруза, просо) и дуговым (ландыш, купена, тюльпан); двудольных — перистое (яблоня, вишня) и пальчатое (герань, клен). При перистом жилковании хорошо выражена крупная главная жилка, от которой отходят меньшие боковые. При пальчатом жилковании одинаковые по размерам жилки расходятся от основания пластинки в разных направлениях. В обоих случаях разветвления жилок соединены между собой перемычками. Типы жилкования листьев у двудольных растений считаются более совершенными.

Формации листьев. Совокупность листьев одного побега, рассматриваемых в порядке их образования, называют листовым рядом. При этом на разных этапах развития побега у него развиваются разные по строению и размерам листья.

9. Анатомия листа.

Эпидерма сохраняется на листе в течение всей его жизни. Клетки эпидермы плотно соединены друг с другом. Этому способствуют их извилистые очертания. Плотность эпидермы связана с ее ролью — защитой от излишней потери воды и обеспечением механической опоры. Эпидерма — прочный и упругий футляр листа. По краям пластинки и в глубине выемок листа клетки кожицы имеют особенно сильно утолщенные стенки. Структура стенок клеток эпидермы сильно варьирует. Наиболее общие черты — наличие в них кутина и кутикулы на поверхности. Что касается толщины стенок, то у ксероморфных растений наружная стенка эпидермы очень толстая, одревесневшая, а у растений влажных местообитаний стенки могут быть относительно тонкими. В клетках эпидермы обычно хлоропластов нет, они есть в замыкающих клетках устьиц. Устьица чаще располагаются на нижней стороне листа, но могут встречаться и на обеих сторонах или только на верхней (у некоторых водных растений с плавающими листьями). Обычно они распределены более или менее равномерно, но на вытянутых листьях однодольных — в виде правильных рядов между жилками, а их щели ориентированы вдоль оси листа. У ксероморфных растений устьица погруженные, у обитающих в воде — выступающие над эпидермой.

Основная паренхима, заключенная между верхней и нижней эпидермами, — это мезофилл листа, или ассимиляционная паренхима (хлоренхима). Мезофилл в типичном случае дифференцирован на палисадную (столбчатую) и губчатую паренхимы. К

эпидерме верхней стороны листа примыкают клетки палисадной паренхимы. Это наиболее высокоспециализированная ткань, приспособленная к выполнению функции фотосинтеза. Число рядов составляющих ее клеток один — три и более. Это длинные цилиндрические клетки, расположенные перпендикулярно поверхности листа и соответственно параллельно солнечным лучам. Между ними есть межклетники для газообмена и транспирации. Вследствие этого мезофилл имеет очень большую поверхность — она называется внутренней поверхностью листа и во много раз превышает его наружную поверхность. Стенка клеток тонкая, целлюлозная; в постенном слое цитоплазмы имеются многочисленные хлоропласты, расположенные в один слой. При чрезмерном освещении хлоропласты собираются на вертикальных стенках и затеяют друг друга; при недостатке света перемещаются на горизонтальные стенки. В дневные часы хлоропласты собираются также у той части стенки, которая прилегает к межклетнику, т. е. поближе к диффундирующему в клетку CO_2 , который растворяется в воде стенки. Под эпидермой нижней части листа располагается губчатая паренхима. Это рыхлая ткань, состоящая из двух — семи слоев клеток разнообразной неправильной (лопастной) формы с крупными межклетниками, подходящими к устьицам эпидермы. Эта ткань выполняет функции газообмена и транспирации, хотя участвует и в фотосинтезе. Число хлоропластов в ее клетках в 2...6 раз меньше, чем в клетках палисадной ткани. С этим часто связана разная окраска листа: сверху он ярко-зеленый, нижняя сторона вследствие содержания меньшего числа хлоропластов и обилия воздухоносных межклетников бледно-зеленая.

У ксерофитов и листьев, растущих под острым углом к стеблю, палисадная ткань часто располагается по обеим сторонам листа, а губчатая — сильно редуцирована или отсутствует. В этом случае лист — изолатеральный, т. е. обе стороны его одинаковы.

Проводящая система в листьях представлена жилками, которые ветвятся в пластинке. В жилке может быть один или несколько проводящих пучков. Большинство пучков закрытые, лишь более крупные — открытые, но камбий работает слабо. Обычно камбиальная активность сильнее выражена у вечнозеленых растений (камелия). В черешке может быть несколько коллатеральных

пучков, расположенных в виде кольца (платан), или одиночные разных типов: коллатеральный (бересклет, камелия), биколлатеральный (тыква), концентрический (цитрусовые).

В проводящих пучках листовой пластинки ксилема обращена к верхней поверхности листа. В пучках, за исключением самых мелких, имеются трахеи, а во флоэме — ситовидные трубки. В мелких пучках трахеи сменяются трахеидами, во флоэме — паренхимными клетками. Окончания жилок листа состоят обычно из одной-двух трахеид (простые пучки). Проводящие пучки не примыкают к клеткам мезофилла. Обычно они окружены обкладкой из паренхимы — окаймляющей паренхимой. Иногда к ней присоединяется также склеренхима. Наличие обкладки увеличивает область контакта между мезофиллом и проводящими элементами ксилемы и флоэмы. Крупные проводящие пучки погружены в паренхиму и отделены от мезофилла. Мелкие жилки проходят в толще мезофилла обычно под клетками палисадной паренхимы, т.е. в верхнем слое губчатой паренхимы. Мелкие проводящие пучки пронизывают мельчайшие подразделения мезофилла и свободно (слепо) там заканчиваются. Они обычно так же окружены слоем плотно сомкнутых паренхимных клеток обкладки. Опорные структуры листа. В листьях с плоскими пластинками нежный мезофилл укрепляется проводящей системой, которая пронизывает пластинки. У крупных жилок склеренхима иногда со всех сторон окружает жилку, иногда обрамляет ее с двух сторон. У двудольных под эпидермой над крупными жилками и часто по краю листа обычно располагается в виде тяжей колленхима. В толще мезофилла встречаются склереиды и астросклереиды. В листьях однодольных образуется много склеренхимы в виде обкладки проводящих пучков и в виде обособленных тяжей (пальмы). Тяжи склеренхимы и пучки образуют балки, пересекающие толщу пластинки (ковыль).

Своеобразное строение имеют листья хвойных растений (хвоя). У хвои сосны защитный покров состоит из двух слоев: эпидермы и гиподермы. Эпидерма покрыта толстым слоем кутикулы. Клетки ее в сечении почти квадратной формы, с толстыми стенками. В углублениях на уровне гиподермы на обеих сторонах листа расположены устьичные аппараты, под которыми имеется большая воздушная полость. У старых листьев стенки клеток эпидермы одревесневают. Гиподерма состоит из одного, а в углах

из двух-трех рядов клеток с менее утолщенными одревесневающими стенками. Она выполняет также водозапасающую и механическую функции. Под гиподермой находится мезофилл, состоящий из клеток, стенки которых образуют складки, заходящие в полость клетки (складчатая паренхима). Это значительно увеличивает площадь прилегающего к стенке слоя цитоплазмы с хлоропластами, а, следовательно, и фотосинтезирующую поверхность. Складчатую паренхиму пронизывают смоляные ходы. В центральной части, отделенной от складчатой паренхимы эндодермой, расположены два проводящих пучка коллатерального типа. Ксилемная часть обращена к плоской стороне хвои, флоэмная — к выпуклой. Между проводящими пучками расположена склеренхима. Остальное пространство центральной части занято трансфузионной тканью, которая обеспечивает связь пучков с мезофиллом.

Старение листьев и листопад.

После достижения предельных размеров листья довольно быстро стареют и отмирают. Видимый признак старения листа — пожелтение или покраснение, связанное с разрушением хлорофилла и накоплением каротиноидов и антоциана. В связи с преобладанием распада, а не синтеза из тканей старых листьев оттекают органические вещества (углеводы, аминокислоты) — лист как бы опустошается. Одновременно в них накапливаются некоторые соли, особенно много кристаллов оксалата кальция.

У однодольных и травянистых двудольных лист обычно отмирает и разрушается постепенно, оставаясь на стебле. У деревьев и кустарников старые листья опадают. Массовое опадение листьев называют листопадом. Ему предшествует образование вблизи основания листа отделительного слоя, который состоит из легко мацерирующейся паренхимы. По нему лист и отделяется от стебля. Предварительно сосуды жилок (листьевых следов) закупориваются тиллами, а ситовидные трубки — каллезой. Некоторое время лист еще держится на жилках. Но скоро они разрываются под действием тяжести листа и порывов ветра. После опадения на месте отделения листа от стебля остается листовый рубец, защищенный пробкой.

9.Метаморфозы листа. У многих растений можно наблюдать различные метаморфозы листьев.

Усики — это нитевидные органы, чувствительные к прикосновению и приспособленные для

лазания. У многих лазающих лиан часть листа или весь лист превращены в усики. У видов вик, чечевицы и гороха посевного в усики видоизменены верхняя часть рахиса и соответственно три—семь листочков. У чины безлистной редуцируются все листочки, рахис представляет собой единственный усик, а функцию фотосинтеза выполняют два крупных листовидных прилистника. У многих чин редукция части листочков компенсируется крыловидными фотосинтезирующими выростами, образующимися на черешках и стеблях.

Колючки свойственны растениям, обитающим в сухом и жарком климате, хотя нередко они и у растений других климатических зон. Они выполняют две основные функции: уменьшают испаряющую поверхность надземной части растений и защищают стебли, стволы и молодые листья от поедания животными. Кроме того, некоторые пальмы-ротанги с их помощью прикрепляются к опоре. Метаморфоз всего листа или какой-либо его части в колючку свойствен видам многих семейств. Листья, полностью метаморфизированные в колючку, типичны, например, для кактусов, широко распространенных в пустынях, полупустынях, каатинге и саванне Центральной и Южной Америки. Почти все кактусы — стеблевые суккуленты с превращенными в колючки листьями. Длина колючек 0,1...25 см. Колючки кактусов в ночные часы выполняют еще одну функцию — они конденсируют водяные пары из воздуха. Происходит это следующим образом. На одревесневших колючках и волосках кактусов в ветреную погоду накапливаются электрические заряды, которые притягивают к себе из воздуха капельки воды. Таким образом, колючки способствуют конденсации водяного пара в атмосфере. В тех климатических зонах, в которых по ночам отмечается образование туманов (например, в прибрежных пустынях Чили), кактусы, на 95% состоящие из воды, в состоянии успешно развиваться, даже если годами не выпадают дожди.

Колючкой может становиться рахис сложных листьев после опадения листочков. Таково происхождение колючек, например, у эспарцетов, трагакантовых астрагалов, некоторых сибирских караган. Колючки некоторых листопадных растений образуются из прилистников (например, у представителей видов акации, молочаев, диоскорей, а также робинии, унаби, держидерева и др.). Ко времени опадения черешка прилистники-колючки одревесневают и впоследствии защищают растения от животных. Иногда колючки одревесневают раньше. Так, у робинии колючки становятся твердыми еще при зеленом листе третьего листа сверху. При опадении листа между колючками-прилистниками четко виден листовой рубец.

Крупные (длиной до 5 см) полые острые колючки некоторых растений тропиков (акация-корнигера, акации-флейты и др.) служат жилищем для муравьев, которые активно защищают листья растения от муравьев-листорезов. Благодаря небольшому отверстию на верхушке колючки акации-флейты при порывах ветра возникает свистящий звук, что и получило отражение в названии растения. У многих видов барбариса листья удлиненных побегов превращены в колючки.

Филлодий — это метаморфоз черешка или основания листа в образование, подобное плоской листовой пластинке, выполняющей функции фотосинтеза. Филлодии характерны для многих видов, так называемых филлодийных акаций, обитающих в опустыненных саваннах на юго-западе Австралии, где сухой период длится восемь—десять месяцев. Для филлодийных акаций характерна экологическая гетерофиллия. Одни из листьев — мезоморфные, с тонким черешком и крупной дважды перистосложной пластинкой, многочисленные и нежные листочки которой могут функционировать только в периоды с достаточным увлажнением. При наступлении жары и засухи они засыхают и функции фотосинтеза выполняют другие листья, представленные длительно живущими филлодиями — метаморфизированными черешками, имеющими ксероморфную структуру. Филлодий похожи на листья с цельной пластинкой, плотной, кожистой, даже твердой, иногда покрытой смолистыми веществами. Метаморфоз черешка в филлодий свойствен некоторым видам Южной Европы и Кавказа.

Ловчие аппараты насекомоядных растений. У некоторых видов покрытосеменных все листья особи или часть из них метаморфизированы в ловчие аппараты. Растения этих видов автотрофные, но наряду с этим при помощи ловчих аппаратов они используют богатую азотом и фосфором органическую пищу, переваривая животных. Строение ловчих аппаратов разнообразно, при этом у растений одних видов они неподвижны, у других — обладают способностью к движению при захвате и переваривании добычи. Большинство видов рода непентес — лианы, обитающие на болотистых почвах в дождевых лесах тропической Азии. У взрослых растений развиваются длинные цепляющиеся побеги. В пределах каждого побега листья различаются: одни выполняют только функции фотосинтеза — они крупные, кожистые, узколанцетные, с усиковидной верхушкой, другие

— метаморфизированы и имеют ловчие аппараты. Нижняя часть метаморфизированных листьев подобна фотосинтезирующим — это уплощенное, имеющее вид пластинки основание листа (филлодий). Тонкая цилиндрическая часть, выполняющая функцию усика (она закручивается вокруг ветвей других растений), — черешок. Нижняя часть пластинки листа превращена в цилиндрический или кувшиновидный ловчий аппарат, который благодаря черешку- усика подвешен в воздухе. У молодых кувшинов устье (отверстие) плотно закрыто крышечкой (это верхняя часть пластинки), у вполне развитых она несколько приподнимается, располагаясь под углом, и в дальнейшем остается неподвижной. Крышечка препятствует попаданию в кувшин дождевой воды; у многих видов ее край обрамляют острые длинные волоски, преграждающие путь в ловушку животным более крупным, чем те, на которых рассчитан ловчий аппарат. Типичная длина кувшинов у большинства видов 10... 15 см, но может достигать и 30...50 см. Кувшины окрашены в яркие, часто контрастные тона, что делает их видными издалека. Желтовато- зеленатоватый основной фон испещрен пурпурными, синеватыми, фиолетовыми пятнами; снаружи около устья они иногда темно- красные, а завернутый внутрь край бледно-голубой, розовый или лиловый. Железистые клетки эпидермы на нижней стороне крышечки и у края выделяют нектар (приманку для насекомых), который обильно покрывает вздутый и часто бороздчатый край устья. Насекомые, сосущие нектар сначала по краю устья, переползают на внутреннюю поверхность кувшина, покрытую восковым налетом, выделяемым желёзками. Восковой налет двухслойный. Верхний слой состоит из черепитчато расположенных чешуек, которые прилипают к ножкам насекомых и, отрываясь от нижнего слоя, заставляют их скользить вниз. Выбраться из ловушки невозможно, так как стенка отвесная и скользкая, но если некоторые из них и добираются до верхней части кувшина, то натываются на ряды острых зубцов, направленных им навстречу.

Кувшины в нижней трети, а часто наполовину заполнены жидкостью (до 1...2л). Пищеварительные желёзки, находящиеся на стенке нижней части кувшина, выделяют протеолитический фермент непентесин и муравьиную кислоту, которая переводит фермент в активное состояние. Энергия переваривания белков у непентесов более высокая, чем у других насекомоядных растений: полная ассимиляция добычи происходит за 5...8 ч.

Разложение остатков насекомых происходит за счет деятельности бактерий, в результате чего кувшины издадут гнилостный запах, привлекающий к растению новые жертвы.

ЛЕКЦИЯ 4

Способы размножения растений. Цветок и его части: околоцветник, андроцей и гинецей. Микро- и макроспорогенез. Опыление и двойное оплодотворение.

Вопросы:

1. Общее понятие о размножении растений.
2. Бесполое размножение, способы и значение.
3. Вегетативное размножение, способы и значение.
4. Половое размножение, типы половых процессов у растений.
5. Понятие о спорофите и гаметофите, жизненном цикле.
6. Цветок - видоизмененный побег. Околоцветник. Основные круги цветка, строение и функции.
7. Андроцей. Строение тычинки и пыльцевого зерна.
8. Гинецей. Строение пестика. Типы завязей и типы плацентаций.
9. Микроспорогенез и микрогаметогенез.
10. Строение семязачатка.
11. Мегаспорогенез и мегагаметогенез.
12. Опыление: способы, значение. Отличие ветроопыляемых растений от насекомоопыляемых.
13. Двойное оплодотворение

1. Размножение — присущее всем организмам свойство воспроизведения себе подобных, обеспечивающее непрерывность и преемственность жизни. Размножение поддерживает длительное существование вида за счет смены поколений. При благоприятных условиях вид значительно увеличивает свою численность, расселяется на новые территории. В процессе размножения могут возникать организмы с иными, чем в предыдущих поколениях, свойствами, что создает условия для

действия отбора. Продолжительность жизни отдельных индивидов ограничена, лишь благодаря размножению сохраняется жизнь на Земле. Существует два типа размножения: половое и бесполое.

При половом размножении особи нового поколения появляются при участии двух физиологически различных организмов. Повышение изменчивости достигается в результате генетической рекомбинации (объединения в зиготе двух наборов хромосом). В бесполом размножении участвует лишь один организм. Образуются идентичные потомки, единственным источником генетической изменчивости служат случайные мутации. Бесполое размножение происходит в двух формах: вегетативного и собственно бесполого.

2. Собственно бесполое размножение. Происходит при помощи специализированных клеток — спор, при прорастании которых развиваются новые особи. Бесполое размножение обеспечивает увеличение численности и расселение вида. Споры растений всегда гаплоидны. Если они возникают на гаплоидном растении, то их образованию предшествует митоз материнских клеток; если на диплоидном — мейоз материнских клеток с последующим митозом. У водорослей споры образуются практически из любой клетки, которая становится спорангием. У высших растений спорангий — многоклеточный орган, внутри которого за счет мейотического деления клеток спорогенной ткани образуются споры. У большинства водорослей споры имеют подвижные жгутики (1, 2, 4 и много), их называют *зооспорами*. Полисахаридная клеточная стенка у них отсутствует. Поплавав некоторое время, зооспора останавливается, теряет жгутики и прорастает в новый организм. У наземных растений и грибов споры не имеют приспособлений для активного движения. Они переносятся ветром, животными и защищены от высыхания твердой клеточной стенкой.

Растение, на котором образуются споры, — спорофит. Различают равноспоровые организмы (все образующиеся споры одинаковы по размерам и физиологическим особенностям) и разноспоровые (споры отличаются по величине и физиологическим особенностям). Более мелкие (микроспоры) формируются в микроспорангиях, а более крупные (мегаспоры) — в мегаспорангиях. Разноспоровость чаще встречается у высших растений (некоторые плауны и папоротники, все голо- и покрытосеменные).

3. Вегетативное размножение. Это увеличение числа особей за счет отделения жизнеспособных частей вегетативного тела и их последующей регенерации (восстановления до целого организма). Способность к вегетативному размножению характерна для бактерий, грибов и растений всех уровней организации. У животных вегетативное размножение встречается лишь у наиболее примитивных. Особенно разнообразны способы вегетативного размножения у покрытосеменных растений. Вегетативного размножения в природе распространено очень широко. Оно играет огромную роль в захвате территории некоторыми видами, особенно в условиях, когда семенное размножение затруднено. Энергия вегетативного размножения велика. Чаще всего оно происходит с помощью корневищ, луковиц, клубнелуковиц, клубней, корней и усов. У многих видов вегетативное размножение имеет гораздо больший удельный вес, чем семенное. Сорные растения с горизонтальными ветвящимися корневищами (пырей ползучий) образуют очень много надземных побегов, быстро занимают большие площади и засоряют посевы ждя, сбивающего их на почву, они быстро развиваются. У некоторых лилий почки видоизменены в луковички и развиваются в пазухах листьев.

Искусственное вегетативное размножение обеспечивает получение потомков, повторяющих признаки родительского организма, поэтому его широко используют в сельском хозяйстве. При семенном размножении многие ценные признаки культурных растений, полученные путем гибридизации и селекции, могут быть утрачены. Вегетативное размножение также ускоряет получение продуктивных растений.

Черенкование — в садоводстве и цветоводстве часто используют черенки для укоренения и прививок. Черенок — отрезок вегетативного органа, служащий для искусственного вегетативного размножения. На черенке возникают раневые меристемы, формирующие каллюс, в котором могут закладываться придаточные корни и почки. Корни могут формироваться и вне каллюса в нижних узлах черенка, из боковых почек верхних узлов развиваются побеги. Стеблевыми (побеговыми) черенками размножают виноград, смородину, крыжовник, пеларгонию и др.; листовыми — бегонию, сенполию (Узумбарскую фиал-ку), глоксинию; корневыми — малину, иргу, вишню, сливу.

Разновидность черенкования — размножение деревьев и кустарников отводками — участками побегов, которые вначале специально прижимают к земле, а после развития придаточных

корней отделяют от родительского растения. Размножение с помощью отводков происходит и в природе — лежащие ветви некоторых хвойных (ели, пихты), липы и черемухи способны укореняться.

Прививка (или трансплантация) — пересадка черенка одного растения на другое с последующим их срастанием. Пересаженная часть растения (черенок) — привой; корнесобственное растение — подвой. Их срастание обеспечивается возникающим каллюсом. Существует более 100 способов прививок.

Наиболее обычный объект, размножаемый с помощью прививок, — яблоня. Ее сорта имеют сложную гибридную природу, и при семенном размножении происходит расщепление признаков. При прививке необходимо обеспечить совмещение камбия привоя и подвоя и предотвратить попадание в рану микроорганизмов. Только с помощью прививок размножают бессемянные сорта винограда, мандарина, апельсина, лимона и инжира.

успешно клонировать некоторые высшие растения.

Клонирование — получение совокупности особей из одной материнской вегетативным путем. Основой этого является тотипотентность — способность отдельной клетки обеспечивать генетическую программу, необходимую для развития целого организма. В контролируемых строго определенных условиях искусственной среды из меристем, обычно апикальных, или клеток других тканей регенерируются организмы. Этот метод назван клональным микроразмножением и используется для оздоровления посадочного материала и размножения ценных растений (из одного растения земляники, хризантемы и др. можно получить в год свыше 1 млн генетически идентичных растений).

У некоторых папоротников и цветковых растений есть специализированные органы вегетативного размножения — выводковые почки. Они возникают на растении в большом числе, а потом опадают с него, подобно семенам. У бриофиллюма — злостного сорного растения тропического поливного земледелия придаточные почки образуются в каждой выемке края зубчатого листа. У мятлика луковичного выводковые почки развиваются в соцветии, и после дождя, сбивающего их на почву, они быстро развиваются. У некоторых лилий почки видоизменены в луковички и развиваются в пазухах листьев.

4. Половое размножение. Происходит в результате слияния двух половых клеток — гамет с образованием зиготы. Процесс слияния гамет называется оплодотворением. Растение, на котором образуются гаметы, — гаметофит. Процесс формирования гамет — гаметогенез — происходит в особых органах — гаметангиях. Гаметофиты равноспоровых растений обоеполые, несут мужские и женские гаметангии. У разноспоровых растений из микроспор развиваются гаметофиты с мужскими гаметангиями, а из мегаспор — с женскими.

Гаметы всегда гаплоидны. При оплодотворении происходит слияние цитоплазмы и ядер гамет, но хромосомы сохраняют свою индивидуальность, не сливаются, и ядро зиготы содержит диплоидный набор хромосом. Биологическая роль полового процесса, возникшего на определенном этапе эволюции, состоит в обеспечении генетического разнообразия потомства. При половом процессе в одном ядре объединяются хромосомы, а, следовательно, и наследственные свойства двух разных клеток, в большинстве случаев происходящих от разных особей. В диплоидном ядре зиготы одна гомологичная хромосома каждой пары внесена первой гаметой, другая — второй. Объединение в зиготе двух наборов хромосом — генетическая основа внутривидовой изменчивости. При половом процессе создаются новые генетические сочетания, что увеличивает возможность приспособления, изменчивости и эволюции. В результате полового размножения возникают организмы, которые могут сочетать полезные признаки отца и матери. Такие организмы более жизнеспособны. В сельскохозяйственной практике человек очень широко использует половое размножение.

Если сущность и значение полового процесса едины для всех организмов, то его формы (ход гаметогенеза, тип гамет, оплодотворение, половые органы и т. д.) разнообразны и зависят от уровня эволюционного развития, среды обитания (вода, суша) и некоторых других особенностей. Различают следующие типы полового процесса.

Хологамия — слияние гаплоидных одноклеточных организмов, внешне неотличимых друг от друга. Такой простейший половой процесс существует у некоторых примитивных водорослей.

Для большинства растений характерно формирование специализированных клеток — гамет, которые и участвуют в оплодотворении. Гаметы голые (не имеют твердой клеточной стенки), зачастую со жгутиками.

Изогамия — обе гаметы одинаково малы и подвижны, их попарное слияние основано лишь на физиологическом различии.

Гетерогамия — обе гаметы подвижны, различаются по величине (одна превосходит другую в несколько раз).

Оогамия — женская гамета (яйцеклетка) неподвижна, имеет крупные размеры, запас питательных веществ; мужская гамета (сперматозоид) подвижна и мала, состоит из крупного ядра и очень небольшого количества цитоплазмы. Оогамия характерна для сложноорганизованных водорослей и высших растений. Яйцеклетки образуются или в одноклеточных оогониях (у водорослей), или в многоклеточных архегониях (у высших растений, исключая покрытосеменные).

Колбообразный архегоний состоит из удлиненной шейки, расширенного брюшка и ножки. Стенка архегония однослойная, многоклеточная. В брюшке формируются яйцеклетка и брюшная канальцевая клетка, шейка заполнена шейковыми канальцевыми клетками. К моменту оплодотворения все канальцевые клетки расслизняются и сперматозоиды беспрепятственно проникают к яйцеклетке. Происходит оплодотворение и образуется зигота.

Сперматозоиды созревают в антеридиях: одноклеточных у водорослей, многоклеточных у высших растений. Сперматозоиды подвижны лишь в воде. Наличие воды — обязательное условие для осуществления оплодотворения у всех растений, исключая семенные. У большинства семенных растений, наиболее приспособленных к условиям суши, мужские гаметы утратили жгутики и носят название спермин.

Оогамия — эволюционно наиболее продвинутый тип полового процесса, так как крупная яйцеклетка обеспечивает запас пищи для развития зиготы, а ее неподвижность способствует внутреннему оплодотворению и защите зиготы, что очень важно в условиях суши; очень мелкие сперматозоиды могут передвигаться в тонких пленках воды при выпадении росы, дождя, а увеличение их числа повышает вероятность оплодотворения.

В жизненном цикле каждого растения, имеющего половое размножение, существует смена ядерных фаз — гаплоидной и диплоидной. Переход от гаплоидного состояния к диплоидному происходит в результате полового процесса при образовании зиготы; от диплоидного к гаплоидному — в результате мейоза обычно при спорообразовании. Оплодотворение и мейоз взаимосвязаны, это две стороны жизненного процесса, поддерживающие постоянство числа хромосом.

Соотношение гаплоидной и диплоидной фаз варьирует у разных групп. У ряда водорослей зигота — единственная диплоидная клетка; она сразу же делится мейотически, восстанавливая гаплоидное состояние организма.

У высших растений и ряда водорослей происходит чередование поколений — бесполого (спорофита) и полового (гаметофита). На диплоидном спорофите за счет мейотического деления образуются гаплоидные споры. Из споры развивается гаплоидный гаметофит, производящий гаплоидные гаметы. При их слиянии в зиготе восстанавливается диплоидный набор хромосом. Из зиготы вновь развивается диплоидный спорофит.

Если спорофит и гаметофит морфологически одинаковы, то происходит изоморфное чередование поколений, если различны — гетероморфное. У водорослей существуют оба типа чередования, у высших растений — только гетероморфное.

б.Цветок - репродуктивная структура покрытосеменных растений. Орган семенного размножения. Вопрос о цветке имеет большое значение: а) практическое (с/х);б) эстетическое; в) эволюционное.

«Цветок - улыбка природы».

Цветок имеет стеблевые и листовые части. Стеблевые: цветоножка и цветоложе. На цветоложе расположены листовые по происхождению части: покровы цветка (околоцветник) и главные части цветка (пестик (гинецей) и тычинки (андроцей)). В цветке происходят процессы образования микроспор (микроспорогенез) и мегаспор (мегаспорогенез), затем формируются мужские (микрогаметогенез) и женские (мегагаметогенез) гаметы, происходит опыление и оплодотворение, после чего, в конечном итоге, формируется плод с семенами.

Определения цветка.

Биологическое: Цветок - это орган семенного размножения покрытосеменных растений.

Морфологическое: Цветок это укороченный, неразветвлённый метаморфизированный спороносный побег, обладающий неограниченным ростом и приспособленный для семенного размножения. (Это определение отражает происхождение цветка, согласно эвантово-стробилиарной

гипотезе.)

Функции цветка: опыление; оплодотворение; формирование плодов и семян.

Околоцветник - наружные покровы цветка. Околоцветник — стерильная часть цветка, защищающая более нежные тычинки и пестики. Он бывает двойной и простой. Чаще всего хорошо видно его подразделение на 2 круга: чашечку и венчик. Такой околоцветник называется двойным (гетерохламидным). Если в околоцветнике имеется только один круг листочков (только чашечка или только венчик), то такой околоцветник называют простой чашечковидный (конопля, крапива) или простой венчиковидный (тюльпан, лилия, ландыш) (гаплохламидные или монохламидные цветки). Если в простом околоцветнике многочисленные листочки расположены по спирали на выпуклом цветоложе, то такой околоцветник называют гомохламидным. Бывают цветки без околоцветника или с очень сильно редуцированным околоцветником. Такие цветки называются голыми (беспокровными, ахламидными) (например, ива).

Чашечка - состоит из чашелистиков и образует наружный круг околоцветника. Она имеет листовое происхождение. Доказано, что чашечка образовалась из приближенных к цветку вегетативных листьев. Доказательства: 1) зелёный цвет (способна к фотосинтезу);

число и тип проводящих пучков в чашелистиках такое же, как и в вегетативных листьях.

Главная функция чашечки — защита внутренних частей цветка до раскрытия бутона.

Чашечка формируется раньше других частей цветка, поэтому её основные функции: 1) защитная (защищает внутренние части цветка); после раскрытия цветка чашелистики являются опорой для лепестков; фотосинтез (вещества, образующиеся при фотосинтезе способствуют лучшему питанию развивающегося цветка); после отцветания и образования плодов у некоторых растений чашечка остаётся при плоде и может способствовать его распространению (например, физалис).

Чашелистики могут быть совершенно свободными (несросшимися) у свободно- листной (раздельнолистной) чашечки (капуста, лютик) и сросшимися между собой на большем или меньшем их протяжении у сростнолистной чашечки (табак, горох). В сростно-листной чашечке выделяют трубку чашечки и зубцы, или лопасти, и доли в зависимости от степени срастания чашелистиков, число которых соответствует числу чашелистиков. По форме трубки различают трубчатую (каланхоэ трубкоцветное), колокольчатую (некоторые яснотковые), воронковидную (Рафиолепис зонтичный) чашечку.

Чашечка называется двугубой, если она расчленена на две неравные части, каждая из которых именуется губой (бобовник, шлемник). Иногда чашечка имеет подчашие (мальва, малина, земляника). Листочки подчашия гомологичны прилистникам.

Венчик - совокупность лепестков околоцветника. Венчик — это совокупность лепестков, образующих внутренний круг двойного околоцветника. В процессе эволюции лепестки произошли из стерилизовавшихся, т. е. потерявших пыльники, тычинок. Согласно современной точке зрения (эвантово-стробиллярной гипотезе), лепестки представляют собой видоизменённые листья, стерильные микроспорофиллы (у которых редуцированы микроспорангии). Доказательством служат: 1) наличие переходов между тычинками и лепестками в цветках пиона, кувшинки; 2) появление махровых цветков у растений с многочисленными тычинками (используется в селекции, например, шиповник роза).

Венчик бывает спайнолепестным (вьюнок (подразделяется на трубку и отгиб венчика) и раздельнолепестным (вишня (лепесток имеет ноготок и пластинку)). Венчик обычно ярко окрашен.

Функции венчика: защитная; привлечение опылителей (главная!); физиологическая роль (вырабатывает некоторые физиологически активные вещества).

Т.о., не принимая прямого участия в семенном размножении, околоцветник способствует успешному опылению цветка (вспомогательная структура)

К стерильным частям цветка относятся кроме чашелистиков и лепестков нектарники, характерные для насекомоопыляемых растений. В нектаре содержатся главным образом сахара. Нектарники имеют разнообразное происхождение и форму. Это могут быть участки железистой ткани на внутренней поверхности гипантия, на базальной части тычиночных нитей, отдельные желёзки в виде бугорков или кольцеобразных валиков между тычинками и пестиком; иногда это диск в основании завязи или на ее верхушке под столбиком и т. д. Нектар экскретируется или через клеточную стенку и разорванную кутикулу, или через устьица у менее специализированных нектарников.

У некоторых растений околоцветник бывает очень редуцирован и представлен в виде щетинок (камыш) или волосков (пушица) или он отсутствует (ива, тополь). Цветок, лишенный покрова, называется беспокровным или голым.

Основные закономерности строения и эволюции цветка.

Так как цветок представляет собой видоизменённый побег, то он должен обладать определённым листорасположением. У большинства цветков мутовчатое расположение частей цветка (кругами), реже, у более примитивных цветков встречается спиральное расположение.

В зависимости от расположения листовых частей цветка на цветоложе различают 3 типа цветков: 1) ациклические (спиральные) — все части цветка расположены на выпуклом цветоложе по спирали и часто в большом количестве. Это исходный, первичный тип цветка. Встречается у примитивных, древних семейств, таких как магнолиевые, а также в таких древних семействах как лютиковые, кувшинковые, отчасти розоцветные.


2) *гемициклические* (полуспиральные) - цветки, у которых наружные части цветка располагаются мутовчато (кругами), а внутренние (многочисленные тычинки и пестики) - по спирали на выпуклом цветоложе. Такие цветки у лютика, лапчатки, шиповника и др. Как правило, это тоже древний тип цветка.

3) *циклические* (круговые) (у - цветки, все части которых расположены кругами (мутовчато). Обычно в цветке имеется 4 круга (тетрациклические цветки): чашечка, венчик, тычинки, пестик, но бывает и 5 (пентациклические цветки) - имеют 2 круга тычинок.

Циклические цветки имеют большинство растений.

Эволюция шла от ациклических через гемициклические к циклическим цветкам.

— \bigcirc
1 Симметрия цветка. По типу симметрии различают следующие виды цветков:

1) *актиноморфные* (правильные)  через цветок можно провести несколько плоскостей симметрии (такие цветки у большинства растений).

Разновидностью актиноморфных цветков являются *билатеральные* цветки крестоцветных, через которые можно провести только 2 оси симметрии.

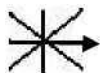


2) *зигоморфные* (неправильные) цветки - через цветок можно провести лишь одну ось симметрии (такие цветки обычно специализированы и встречаются у губоцветных, орхидных и др.).

3) *асимметричные* цветки - & нельзя провести ни одной плоскости симметрии (такие цветки встречаются редко, например, канна).

Эволюция шла от актиноморфных к зигоморфным цветкам при специализации и адаптивной эволюции последних к разным видам опылителей.

2 Количество частей цветка



1) Цветки с большим количеством однотипных частей называются *полимерными* (да). Такие цветки характерны для более древних семейств (магнолиевые, лютиковые, пионовые).

2) Цветки со строго определённым ограниченным и const числом частей цветка называются *олигомерными* (n). Такие цветки характерны для более эволюционно продвинутых семейств, число частей цветка у них обычно невелико (например, 5 чашелистиков, 5 лепестков, 5 тычинок и 1 пестик).

В результате эволюции происходит уменьшение однотипных частей цветка (олигомеризация). да

n

Таким образом, основными направлениями эволюции цветка будут:

1) изменение расположения частей цветка



2) изменение симметрии

(в связи с приспособлением к опылителям)

3) олигомеризация - уменьшение однотипных частей цветка до определённого, оптимального и const в данных условиях

— \blacktriangleright /n

4) сростание членов цветка: а) тангентальное (по периметру) - сростание членов цветка

в одном круге => образование спайнолепестного околоцветника, тычиночной трубки и ценокарпного гинецея (один пестик);

б) радиальное срастание - срастание членов соседних кругов цветка => образование нижней завязи.

7. Андроцей — это совокупность тычинок (микроспорофиллов) одного цветка. Число тычинок в цветке различно: одна (орхидные, канновые), несколько сотен (мимозовые). Однако у большинства растений их сравнительно немного: у мотыльковых десять, у пасленовых и астровых — пять, у лилейных — шесть, у ирисовых — три. Они обычно располагаются по спирали или образуют один-два круга. Как правило, число тычинок постоянно для вида. Тычинки могут быть свободными или сросшимися. По числу групп сросшихся тычинок различают разные типы андроцея: **однобратственный** — все тычинки в цветке срастаются в одну группу (люпин, камелия); **двубратственный** — тычинки срастаются в две группы (у многих бобовых девять тычинок срастаются, а одна остается свободной); **многобратственный** — многочисленные тычинки цветка срастаются в несколько групп (зверобой, огурец); **братственный** — остаются несросшимися.

Строение тычинки. Тычинка состоит из тычиночной нити, посредством которой она нижним концом прикреплена к цветоложу, и пыльника на ее верхнем конце. Тычиночная нить и пыльник имеют эпидерму с кутикулой и устьицами. Основная ткань тычиночной нити — паренхима; система меж-клетников развита слабо; в вакуолях клеток содержатся пигменты. В центре находится один проводящий пучок. Обычно тычиночные нити тонкие, длинные, в сечении округлые, но бывают и толстые, уплощенные, короткие (у многих луков). Они могут быть голыми или в разной степени опушенными (коровяк, многие гвоздичные). Пыльник имеет две половинки (теки), соединенные связником, который является продолжением тычиночной нити. Связник иногда продолжен в надсвязник, заметный в виде выступа над пыльником (барбарисовые). Каждая тека имеет два (реже одно) пыльцевых гнезда, или пыльцевых мешка (микроспорангия). Пыльник прикрепляется к нити основанием неподвижно, реже сочленяется в средней части и бывает качающимся (лилии, злаки, яснотка белая, толокнянка). В пыльнике происходят два важнейших процесса: микроспорогенез и микрогаметогенез. Микроспорогенез — образование микроспор в микроспорангиях (пыльцевых гнездах). Микрогаметогенез — развитие из микроспор мужского гаметофита, или пыльцевого зерна.

У некоторых растений (лен, аистник) часть тычинок становится стерильной. Такие бесплодные тычинки называют стаминодиями. Часто тычинки функционируют как нектарники (черника, голубика, гвоздичные).

Пыльник. На ранних стадиях онтогенеза пыльник состоит из однородных клеток, окруженных эпидермой. Затем под эпидермой дифференцируются тяжи археспориальной ткани. В результате деления клеток археспориальной ткани возникают наружный постенный (париетальный) слой клеток и внутренний слой спорогенных клеток микроспорангия.

Затем из париетального слоя в результате тангентального деления образуются следующие слои:

А) фиброзный, или эндотеций, лежащий непосредственно под эпидермой. Вероятно, именно он является самым наружным слоем стенки микроспорангия, а эпидерма — часть микроспорофилла. Таким образом, микроспорангий цветковых растений погружен под эпидерму микроспорофилла. Крупные клетки эндотеция не окаймляют внутреннюю часть гнезд. Содержимое их рано отмирает, а стенки клеток спирально утолщаются. При подсыхании клетки эндотеция сокращаются и таким образом способствуют вскрыванию пыльника.

Б) Один—три слоя некрупных тонкостенных дегенерирующих клеток, содержимое их идет на питание микроспор, они расположены вокруг гнезда пыльника;

В) Тапетум, или выстилающий слой, самый внутренний, образовавшийся из париетального слоя. Он также расположен кольцом вокруг гнезда пыльника. Характерная особенность его клеток — многоядерность (в каждой клетке два—четыре ядра) и некоторая растянутость в радиальном направлении. Клетки тапетума крупные, с большим количеством цитоплазмы. Когда начинают формироваться микроспоры, стенки клеток

выстилающего слоя и дегенерирующих клеток разрушаются, содержимое их образует сплошную массу (периплазмодий), идущую на питание микроспор.

Гинецей — это совокупность плодолистиков или карпелл в цветке, образующих один или несколько пестиков. Пестик — наиболее существенная часть цветка, из которой формируется плод.

Пестик возник из плодолистика или плодолистиков вследствие смыкания и срастания их

краев.

По форме пестик напоминает замкнутый сосуд, в котором развиваются надежно защищенные семязачатки. Обычно он состоит из трех частей: завязи, столбика и рыльца.

Рыльце — расширенная часть на верхушке столбика, предназначенная для восприятия пыльцы. Форма и величина рыльца разнообразны и обычно приспособлены к виду опыления. Столбик приподнимает рыльце вверх, что необходимо при некоторых механизмах опыления. У ряда растений столбик неразвит, а рыльце, находящееся на завязи, называют сидячим (мак).

Столбик — тонкая цилиндрическая стерильная часть пестика, отходящая обычно от верхушки завязи. Он соединяет завязь и рыльце.

Завязь — это замкнутая нижняя расширенная полость, наиболее важная часть пестика, несущая семязачатки. Полость завязи или одногнездная, или разделена на несколько гнезд.

По характеру срастания с другими частями цветка различают верхнюю, полунижнюю и нижнюю завязи. Верхняя завязь располагается на цветоножке свободно, не срастаясь с другими частями цветка. В этом случае цветок называют подпестичным. У некоторых розовых, например, у шиповника, вишни, сливы и др., свободные завязи сидят глубоко в цветке, на дне кувшинчатого гипантия. Подобная завязь тоже верхняя, а цветок околопестичный. Нижняя завязь срастается с другими частями цветка так, что ее нельзя выделить, не нарушая целостности цветка. В этом случае части цветка располагаются над завязью, поэтому цветок называют надпестичным.

Нижняя завязь чаще образуется в результате срастания гинецея с цветочной трубкой (смородина, крыжовник, яблоня, груша, рябина), которая, в свою очередь, формируется в результате срастания оснований околоцветника и тычинок. Реже (тыквенные, кактусовые, санталовые) нижняя завязь образована за счет срастания гинецея с цветоножкой. При полунижней завязи гинецей срастается с частями цветка до половины завязи (бузина, камнеломковые), и цветок называют полунадпестичным. Эволюционно верхняя завязь предшествовала нижней. Завязь выполняет функцию влажной камеры, предохраняющей семязачатки от высыхания, колебания температуры и поедания их насекомыми. В семязачатках происходят процессы мегаспорогенеза (образования мегаспор) и мегagamетогенеза (развития из мегаспор женского гаметофита).

Места в завязи, к которым прикрепляются семязачатки, называются плацентами, а расположение плацент в завязи — плацентацией. Типы плацентаций: а) центрально-угловая - плаценты в таких завязях находятся вблизи сросшихся краев плодолистиков, во внутренних углах гнезд завернувшихся плодолистиков;

б) колончатая (центральная) плацентация - плаценты прикрепляются к колонке, которая находится в центре завязи (плодолистики сначала срастаются между собой боковыми стенками, но затем они лизируются и не образуют перегородок);

в) стенная (париетальная) плацентация - плаценты прикрепляются только на внутренней поверхности стенок завязи в тех местах, где срастаются края плодолистиков (срастание только краев соседних плодолистиков, вследствие чего образуется одногнездная завязь).

Поверхность рыльца — эпидерма, клетки которой (с густой цитоплазмой и крупным ядром) часто имеют выросты в виде сосочков или коротких тесно переплетенных волосков для улавливания пыльцы. Клетки эпидермы выделяют стигматическую жидкость (углеводы, липиды, ферменты), которая стимулирует прорастание пыльцы.

Характерная особенность строения пестика — развитие железистой ткани не только на рыльце, но и внутри пестика — по путям следования пыльцевых трубок. Эта ткань облегчает передвижение пыльцевых трубок через столбик и снабжает их питательными веществами, необходимыми для развития. Ее называют проводниковой, трансмиссионной или стигматоидной тканью (на основании цитологического и физиологического сходства с тканью рыльца); она состоит из нескольких слоев клеток.

Таким образом, структура пестика идеально приспособлена к опылению и оплодотворению.

В целом пестик по конструкции представляет собой новый орган, которого не было у менее прогрессивных форм высших растений. У голосеменных пыльца улавливается микропиле семязачатка, у покрытосеменных — специально приспособленной для этой цели частью пестика — рыльцем. Закрытая внутренняя полость (камера завязи) защищает семязачатки и происходящие в них процессы от неблагоприятных воздействий.

Типы гинецея. Гинецей, состоящий из одного плодолистика, называют монокарпным. При этом единственный плодолистик становится вогнутым, свертывается, края его сходятся и

срастаются, образуя на месте сращения так называемый брюшной шов. В результате формируется одногнездная завязь с постенной плацентацией семязачатков. Гинецей, состоящий из нескольких свободных (несросшихся) плодолистиков, каждый из которых образует свой пестик, называют апокарпным (магнолия, лютик, земляника). В большинстве случаев в цветке находится один пестик, образованный при срастании нескольких плодолистиков, в результате чего возникает ценокарпный гинецей.

В зависимости от способа сращения плодолистиков различают несколько ценокарпных гинецеев: синкарпный, лизикарпный и паракарпный.

При формировании синкарпного гинецея края плодолистиков заворачиваются внутрь, срастаются там своими боковыми поверхностями и образуют одну завязь, разделенную на камеры, называемые гнездами. Срастающиеся боковые поверхности плодолистиков доходят до центра и образуют в завязи перегородки, делящие ее на число гнезд, равное числу плодолистиков (картофель, тюльпан). Плацентация в синкарпном гинецее центрально-угловая, так как плаценты в таких завязях находятся во внутренних углах гнезд завернувшихся сюда плодолистиков. У некоторых (пасленовые, вересковые) плаценты сильно разрастаются и далеко вдаются в полости гнезд завязи. Синкарпный гинецей происходит из апокарпного в результате бокового сращения сближенных апокарпных плодолистиков.

Формирование лизикарпного гинецея начинается так же, как и синкарпного, т. е. плодолистики сначала срастаются между собой боковыми стенками, но затем они лизируются и не образуют перегородок. В результате этого образуется одногнездная завязь с колончатой плацентацией (первоцветные, гвоздичные).

Паракарпный гинецей формируется из синкарпного за счет сращения только краев соседних плодолистиков, вследствие чего образуется одногнездная завязь с постенной плацентацией. Паракарпный гинецей более экономичен, чем синкарпный, так как на плацентах больше семязачатков. Это усиливается у ряда растений, где плаценты сильно разрастаются и выпячиваются в полость завязи (маковые, тыквенные). У некоторых растений такие плаценты срастаются между собой, образуя в завязи ложные перегородки (капустные).

9. Микроспорогенез и микрогаметогенез

Процесс образования микроспор в микроспорангиях, которыми являются гнезда пыльника, называется микроспорогенезом. После ряда последовательных митотических делений клеток спорогенной ткани, заполняющей гнезда молодых пыльников, формируются диплоидные материнские клетки микроспор (микроспороциты). В результате редукционного деления (мейоза) каждого микроспороцита возникает четыре (тетрада) гаплоидных микроспор. Сформировавшаяся микроспора — это тонкостенная клетка с одним гаплоидным ядром. Чаще стадия тетрады кратковременна, и микроспоры быстро обособляются друг от друга. Реже сохраняются вместе, образуя тетрады пыльцевых зерен (рогоз, росянка, элодея, вересковые). У представителей орхидных и ластовневых в связи со специализированным насекомопопылением все пылинки остаются в единой компактной массе, называемой полинием.

Процесс образования из микроспоры мужского гаметофита (пылинки) называется микрогаметогенезом. Микроспора делится митотически, в результате чего из каждой микроспоры формируется пылинка, или пыльцевое зерно. Форма пыльцевых зерен весьма разнообразна: шаровидные, эллипсоидальные, нитевидные и т. д. Размеры варьируют от 2 мкм (незабудка) до 250 мкм (тыква). Совокупность пылинок, образующихся в гнездах пыльника, называют пылью. Пылинка представляет собой мужской гаметофит покрытосеменных растений. Она состоит из двух клеток и покрыта оболочкой (спородермой). Одна клетка маленькая — генеративная или спермагенная, вторая большая клетка пыльцевой трубки, которую называют сифоногенной.

Иногда, еще до начала высевания пылинок из пыльника, генеративная клетка однократно делится, образуя два спермия (лишенные жгутиков гаплоидные гаметы). В таком состоянии пыльцевое зерно готово к оплодотворению. Сифоногенная клетка в дальнейшем преобразуется в пыльцевую трубку. Стенка (спородерма) пыльцевого зерна устроена сложно. Она большей частью состоит из двух главных слоев: наружного (более толстого) — экзины и внутреннего (пектинового, тонкого) — интины.

Ю. Семязачаток. Семязачатки — это небольшие образования, которые располагаются в завязи пестика. Число их в завязи у разных растений колеблется в широких пределах: от одного (пшеница, ячмень, слива, вишня, подсолнечник) до нескольких тысяч (мак) и миллионов (у

орхидных). В семязачатке происходят следующие процессы: мегаспорогенез

формирование мегаспор; мегагаметогенез — формирование женского гаметофита и процесс оплодотворения. После оплодотворения (реже без него) семязачаток развивается в семя.

Семязачаток формируется из меристематического бугорка, возникающего на плодолистике. В начале развития вокруг бугорка семязачатка в виде двух валиков закладываются зачаточные покровы. Сформированный семязачаток представляет собой многоклеточное образование с двумя, редко одним покровом. Место возникновения или прикрепления семязачатка к плодолистку называется плацентой.

Развившийся семязачаток имеет: фуникулюс, или семяножку, посредством которого семязачаток прикрепляется к плаценте; нуцеллус, или ядро семязачатка (гомолог мегаспорангия); один или два интегумента (покрова) семязачатка, которые на верхушке нуцеллуса образуют канал, микропиле, или пыльцевход, халазу — противоположную микропиле базальную часть семязачатка, где нуцеллус и интегументы сливаются; рубчик. В зависимости от ориентации, взаимного расположения частей и степени изогнутости нуцеллуса различают пять основных типов семязачатка: ортотропный (прямой) — микропиле и фуникулюс расположены на противоположных концах оси семязачатка (гречишные, перечные, ореховые, ароидные);

анатропный (обратный или обращенный) — нуцеллус повернут по отношению к прямой оси семязачатка на 180° , вследствие чего микропиле и фуникулюс расположены рядом (у большинства Покрытосеменных);

гемитропный (полуповернутый) — семязачаток повернут на 90° , вследствие чего микропиле и нуцеллус расположены по отношению к фуникулюсу под углом 90° (некоторые первоцветные, норичниковые);

кампилотропный (односторонне изогнутый) — нуцеллус изогнут только односторонне микропилярным концом, поэтому микропиле и фуникулюс расположены рядом (мальвовые, бобовые);

амфитропный (двусторонне изогнутый) — нуцеллус двусторонне изогнут в виде подковы, при этом микропиле и фуникулюс расположены тоже рядом (тутовые, ладанниковые).

II. Мегаспорогенез и мегагаметогенез

Мегаспоры образуются в процессе мегаспорогенеза в нуцеллусе (мегаспорангий) семязачатка. Обычно в субэпидермальном слое нуцеллуса вблизи верхушки семязачатка (в области микропиле) появляется одна или несколько клеток археспория. Она (если археспорий одноклеточный) и становится непосредственно материнской клеткой мегаспор. Как и все растение, материнская клетка мегаспор имеет диплоидный набор хромосом. Затем в результате мейоза из нее возникает тетрада гаплоидных мегаспор.

Таким образом, происходит мегаспорогенез. Чаще мегаспоры располагаются линейно от микропиле к халазе.

После этого начинается мегагаметогенез, т. е. формирование женского гаметофита — зародышевого мешка. Одна из мегаспор, обычно нижняя, находящаяся ближе к халазе, делится быстрее, в результате чего развитие остальных трех мегаспор подавляется: они сплющиваются, дегенерируют и рассасываются.

Прораствание мегаспоры и развитие женского гаметофита начинаются с разрастания ее клетки и трехкратного митотического деления ядра мегаспоры (первичного ядра зародышевого мешка). В конечном итоге в сильно растянутой клетке мегаспоры формируются восемь ядер, из которых четыре располагаются на ее микропилярном полюсе, четыре — на халазальном. Между ядрами происходит некоторая дифференцировка. С каждого полюса проросшей мегаспоры к ее центру отходит по одному ядру. Эти ядра называются полярными. Оставшиеся ядра обособляются в клетки. Одна из клеток на микропилярном полюсе отличается большим размером и преобразуется в яйцеклетку. Две рядом расположенные одинаковые клетки (синергиды) являются вспомогательными. Яйцеклетка вместе с синергидами образует яйцевой аппарат.

Оставшиеся на халазальном (противоположном микропилярному) полюсе три клетки также обособляются. Эти клетки составляют группу антипод. В центре два полярных ядра сливаются, образуя вторичное (центральное) ядро зародышевого мешка.

В таком состоянии зародышевого мешка яйцеклетка и вторичное ядро готовы к оплодотворению.

12. Опыление — это перенос пыльцы с тычинок на рыльце пестика. Простейший и, вероятно,

древнейший способ опыления у растений только с обоеполыми цветками — самоопыление, или автогамия (греч. авто — сам), при котором пыльца опыляет рыльце пестика того же цветка. При перекрестном опылении (аллогамия; греч. аллос — другой) пыльца опыляет рыльца других цветков. Различают две формы перекрестного опыления: гейтоногамия (греч. гейтон—сосед), когда оно происходит в пределах одного растения, но пыльца с одного цветка попадает на рыльце пестика другого; ксеногамия (греч. Ксенос чужой), или собственно перекрестное, когда пыльца с цветка одной особи переносится на рыльце пестика другой особи. С генетической точки зрения гейтоногамия равноценна автогамии, так как при этом варианте перекрестного опыления не происходит рекомбинации индивидуальных признаков.

Самоопыление. Играет важную роль в стабилизации признаков вида как средство размножения и расселения генетически однородных популяций, в селекции — при выведении чистых линий. Самоопылителями являются очень многие виды культурных растений: пшеница, ячмень, овес, просо, горох, фасоль, бобы, хлопчатник, лен, томат и др. Самоопыление происходит как у раскрывшихся — хазмогамных (греч. хазма — трещина, зев) цветков (сельдерейные), так и у закрытых — клейсто-гамных (греч. клейстос — закрытый) цветков (арахис, фиалка, истод, кислица).

Однако биологические преимущества ксеногамии очевидны, так как при этом возрастают возможности рекомбинаций генетического материала и это способствует увеличению внутривидового разнообразия и дальнейшей приспособительной эволюции. Для эволюционного процесса оптимально сочетание самоопыления и перекрестного опыления. Однако преобладает собственно перекрестное, свойственное 90 % растений.

У ряда цветковых растений есть специальные приспособления морфологического и физиологического характера, предотвращающие или ограничивающие самоопыление. Рассмотрим некоторые из них.

Двудомность — наиболее надежное средство, препятствующее самоопылению. Однодомность устраняет автогамию, но не предохраняет от генетически равноценной ей гейтоногамии. Дихогамия (греч. дихе — на две части) — одновременное созревание пыльцы и рыльца в одном цветке. Дихогамия встречается в двух формах: протерандрия и протерогиния. Протерандрия — более раннее вскрывание пыльников, когда рыльце еще не созрело. Протерогиния — более раннее созревание рыльца, т. е. рыльце становится восприимчивым к пыльце, когда пыльники еще не вскрылись. Протерандрия встречается чаще (бобовые, астровые, гвоздичные, сельдерейные, мятликовые, осоковые); протерогиничны цветки у норичниковых, гречихи, белены, гладиолуса, некоторых мятликовых и осок.

Гетеростилия (разностолбчатость) состоит в том, что у некоторых видов (первоцвет, дикорастущие виды гречихи, льна, некоторые бурачниковые, маревые) имеется два типа внешне похожих цветков, но различающихся по длине столбиков и тычиночных нитей. У одних особей столбики пестиков длинные и пыльники располагаются низко в трубке венчика, у других — соотношение обратное. Вероятно, при посещении особей с морфологически разными цветками пыльца высыпается на разные участки тела насекомого и соответственно может попасть затем только на соответствующее по высоте рыльце, т. е. из коротко-столбчатого цветка в длинностолбчатый, и наоборот. Таким образом, гетеростилия служит защитой от гейтоногамии.

Самонесовместимость (самостерильность или физиологическая несовместимость) выражается в подавлении прорастания пыльцы на рыльце пестика той же особи при автогамии и гейтоногамии (некоторые сорта яблони и др.). У насекомоопыляемых растений с обоеполыми цветками морфологическим препятствием к самоопылению служит расположение пыльников и рылец, исключаящее попадание пыльцы на рыльце. Так, например, в цветках норичниковых, яснотковых, астровых, колокольчиков, горечавок, лилий столбики далеко высовываются за пределы околоцветника, а тычинки находятся глубоко внутри него.

С другой стороны, часто осуществляется принцип "лучше самоопыление, чем никакого опыления", поэтому в цветках астровых, колокольчиков, горечавок и др. в случае отсутствия перекрестного опыления лопасти рылец, разрастаясь, загибаются вниз и соприкасаются с пыльцой.

Перекрестное опыление. Механизмы перекрестного опыления разнообразны. Их подразделяют на два основных типа: абиотическое — с помощью неживых факторов внешней среды и биотическое — с помощью животных. Абиотическое опыление связано, прежде всего, с переносом пыльцы ветром (анемофилия), а также водой (гидрофилия). Анемофилы — это главным образом растения открытых пространств. У них, как правило, цветки мелкие с невзрачным или

редуцированным околоцветником; тычинки и рыльца пестиков выступают за его пределы; часто рыльца мохнатые, а их воспринимающая поверхность сильно увеличена. Пыльца очень легкая, благодаря чему слабыми токами воздуха она разносится на расстояние до 5 км и более. Пыльцы образуется очень много (например, одно растение кукурузы формирует 50 000 000 пылинок). У некоторых ветроопыляемых растений, например у ржи, формируются качающиеся пыльники, которые в период цветения свисают на тонких длинных тычиночных нитях и рассеивают пыльцу. У анемофилов очень часто цветки собраны в многоцветковые соцветия. Деревья и кустарники цветут до того, как развернутся листья.

Гидрофилия свойственна главным образом водным растениям с цветками, целиком погруженными в воду (роголистники, наяда, морская трава). У них пыльники часто нитевидные или червеобразные, что облегчает передвижение в воде и опыление; они лишены экзины, предохраняющей от высыхания.

В зависимости от агентов различают следующие виды биотического опыления: перенос насекомыми — энтомофилия, птицами — орнитофилия, летучими мышами — хироптерофилия и др.

Энтомофилия. Насекомыми опыляется около 70 % всех покрытосеменных растений. Они сыграли важнейшую роль в эволюции цветка, которая шла по пути тесного приспособления цветка и насекомого друг к другу. Иногда связь становится столь тесной, что растение оказывается в полной зависимости от опылителя и не в состоянии произрастать при отсутствии опылителя.

Орнитофилия. В тропиках цветки многих растений опыляют мелкие птицы (колибри, медососы), питающиеся нектаром. Цветки таких растений обычно крупные, ярко-красной окраски, которую лучше различают птицы; вырабатывают значительное количество водянистого нектара.

ХЭ.Оплодотворение

Между опылением и оплодотворением (слиянием гамет) у разных растений проходит определенное время: у большинства растений — до двух суток, у кокагыза — 15...45 мин, у орешника — три-четыре месяца. Оплодотворению предшествует прорастание пылинки, которое начинается с выхода из апертуры пыльцевой трубки. По мере ее роста по столбику пестика в ее растущий конец переходят ядро сифоногенной клетки и два спермия. Достигнув завязи, пыльцевая трубка направляется к семязачатку и проникает в него чаще всего через микропиле.

После проникновения в зародышевый мешок пыльцевой трубки оболочка на ее кончике разрывается и ее содержимое изливается внутрь. При этом один из спермиев сливается с яйцеклеткой, образуя диплоидную зиготу, а второй — с центральным (вторичным) ядром зародышевого мешка, образуя триплоидное ядро, из которого формируется запасная ткань — эндосперм. Так происходит двойное оплодотворение, характерное только для покрытосеменных. Прочие клетки зародышевого мешка (синергиды и антиподы) дегенерируют.

Двойное оплодотворение было открыто русским ботаником С. Г. Навашиным в 1898 г. при исследовании эмбриогенеза у лилии лесной и было оценено как одно из крупнейших открытий в области естественных наук XIX в. Биологическое значение двойного оплодотворения очень велико. В отличие от голосеменных, у которых довольно мощный гаплоидный эндосперм развивается до оплодотворения, у покрытосеменных триплоидный эндосперм формируется только после оплодотворения. Этим достигается существенная экономия энергетических ресурсов организма. Семязачатки покрытосеменных, не обремененные запасной питательной тканью впрям, развиваются гораздо быстрее, чем у голосеменных.

ЛЕКЦИЯ 5

Классификация плодов. Строение и развитие плода. Типы семян. Вопросы:

1. Апомиксис: виды, значение.
2. Строение семени. Биологическая роль семян.
3. Развитие семени после двойного оплодотворения, запасные ткани семени эндосперм и перисперм.
4. Типы семян. Прорастание семян.
5. Плод: строение, образование, значение.
6. Классификация плодов. Основные группы плодов.
7. Распространение плодов и семян.

1. Развитие зародыша и семян после двойного оплодотворения получило название

"амфимиксис" (греч. амфи — с обеих сторон). Апомиксис (бесполосемянность, или агамоспермия) — развитие зародыша и семян без оплодотворения. Апомиксис установлен у представителей 43 семейств. Чаще всего он встречается у розовых, рутовых, пасленовых, астровых, мятликовых.

В случае апомиксиса при мегаспорогенезе, как правило, мейоз не происходит, поэтому все клетки зародышевого мешка диплоидны. При апомиксисе зародыш может образоваться из яйцеклетки (партеногенез), из любой другой клетки зародышевого мешка (апогамия), из клеток нуцеллуса, интегументов, халазы (апоспория, или адвентивная эмбриония). Иногда в одном семени развивается несколько зародышей (многозародышевость, или полиэмбриония).

При истинной полиэмбрионии несколько зародышей развиваются из одной зиготы в результате аномального ее деления и вследствие расщепления предзародыша (кувшинка, некоторые тюльпаны). При ложной — зародыши образуются либо в результате развития не одной из четырех мегаспор, как обычно, а нескольких (манжетка, лилия); либо в результате развития в семязачатке нескольких зародышевых мешков (земляника, пиретрум); либо в результате апоспории (цитрусовые).

Партенокарпия — образование на растении плодов без оплодотворения. Партенокарпические плоды бессемянные или содержат семена без зародышей. Растения, у которых развиваются только бессемянные плоды, размножают вегетативно. Партенокарпия известна у многих культурных растений (яблоня, груша, виноград, томат, мандарин, банан). Она имеет большое хозяйственное значение, так как партенокарпические плоды отличаются кроме бессемянности сочностью, мясистостью и хорошими вкусовыми качествами.

2. Семя — высокоспециализированный орган размножения и расселения растений, развивающийся обычно после оплодотворения из семязачатка. Первоначально семя находится внутри плода, который защищает его до прорастания. Семя со стенкой плода связано семяножкой, след от которой (рубчик) сохраняется на поверхности семени. Зрелое семя состоит из зародыша, семенной кожуры и специализированных запасующих тканей (если они есть).

Строение семени. Семя - орган размножения и расселения высших семенных растений, развивающийся после оплодотворения из семязачатка. У покрытосеменных растений семя формируется внутри завязи, которая становится плодом. Семя связано со стенкой плода семяножкой. Зрелое семя состоит из зародыша, запасующих тканей (если они есть) и семенной кожуры.

Зародыш развивается из диплоидной зиготы, образованной в результате слияния яйцеклетки и спермия. После периода покоя, длительность которого у разных растений колеблется от нескольких часов до нескольких месяцев, зигота начинает митотически делиться. Первое деление дают две диплоидные клетки. Из клетки, расположенной ближе к пыльцевходу, в результате поперечного деления возникает один ряд клеток-подвесок. Из второй клетки, делящейся в разных направлениях, появляется восьмиклеточный предзародыш, который благодаря дальнейшему делению образует зародыш. В нем формируются почечка, две семядоли, подсемядольное колено (гипокотиль) и корешок.

В сформировавшемся зародыше у двудольных имеются две семядоли, у однодольных - лишь одна, вторая рано прекращает свой рост. Семядоли - первые зародышевые листья. Они могут быть толстыми и плотными, если в них сконцентрирован запас питательных веществ, и тонкими, нежными, если запасные вещества находятся вне их. В редких случаях зародыш может образоваться и без оплодотворения (если он развивается из неоплодотворенной яйцеклетки, то это явление называется партеногенезом). В семени иногда образуется несколько зародышей (полиэмбриония). У некоторых растений формирование зародыша полностью заканчивается только в процессе прорастания. В мелких семенах паразитов (повилики, заразики), эпифитов (орхидные), насекомоядных растений (росянка) зародыш очень мал и не расчленен на органы.

Эндосперм формируется из триплоидной клетки, которая образовалась в результате слияния спермия с диплоидной центральной клеткой. Немедленно, без периода покоя, начинается деление путем митоза. Триплоидный эндосперм образуется раньше зародыша и служит для его питания. Эндосперм может быть весь поглощен растущим зародышем (бобовые) или превратиться в крупноклеточную запасующую ткань (злаки).

Перисперм - запасующая диплоидная ткань, образовавшаяся из нуцеллуса (ядра семязачатка). У большинства растений нуцеллус расходуется в процессе развития зародышевого мешка, зародыша и эндосперма. У некоторых растений нуцеллус сохраняется и в зрелом семени

превращается в перисперм.

Семенная кожура развивается из интегументов семязачатка. Она защищает зародыш от повреждений, света, высыхания и преждевременного прорастания. На семенной кожуре заметен рубчик - место прикрепления отпавшей семяножки. Возле него отверстие - семявход. Он соответствует пыльцевходу семязачатка. Через него проникает вода при набухании семян. К нему обращен кончик зародышевого корешка, выходящего из семявхода при прорастании. Семенная кожура может способствовать распространению семян, так как на ней образуются выросты в виде волосков (хлопчатник, ива, тополь), крылышек (левкой, гладиолус), ярко окрашенные мясистые придатки (присемянники), привлекающие птиц и животных (гранат, бересклет). Выросты семяножки (присемянники), плотно прилегающие к семенной кожуре, содержащие питательные вещества, привлекают муравьев, которые растаскивают семена, способствуя расселению вида. Присемянники хорошо заметны на семенах чистотела, копытня, хохлаток, мускатного ореха.

3. Формирование зародыша. Зигота (оплодотворенная яйцеклетка) переходит в состояние покоя, длительность которого у разных растений неодинакова и колеблется от нескольких часов до нескольких месяцев. Первое деление приводит к формированию двух клеток: базальной (со стороны микропиле) и терминальной (со стороны середины зародышевого мешка). Базальная клетка делится в поперечном направлении и формирует подвесок (суспензор), который прикрепляет собственно зародыш к стенке зародышевого мешка и вдвигает его в полость зародышевого мешка, заполняемую эндоспермом. Самая верхняя крупная клетка- подвеска играет роль гаустория. Из терминальной клетки развивается собственно зародыш. Эта клетка делится двумя взаимно перпендикулярными перегородками и образует четыре клетки. Каждая из них делится еще раз, образуя восемь клеток. В результате последующего деления развивается шарообразное тело предзародыша, состоящее из мелких клеток. Далее зародыш на верхушке становится плоским, и по обе стороны закладываются два бугорка. У двудольных растений бугорки, симметрично развиваясь, образуют два зародышевых листа (две семядоли), у однодольных одна семядоля развивается энергичнее, а другая отстает в росте. Асимметрично развившаяся семядоля продолжает свой рост и занимает верхушечное положение, а другая остается рудиментарной. У двудольных конус нарастания побега располагается между двумя семядолями, у однодольных он смещен в бок. Конус нарастания побега вместе с зачаточными листьями формирует почечку зародыша семени. Под семядолями формируются подсемядольное колено (гипокотиль) и зародышевый корешок, обращенный к микропиле. У многих орхидей, а также паразитов и сапрофитов зародыш очень мал и состоит из однородных клеток.

Семенная кожура (спермодерма) развивается из интегументов семязачатка. Она многослойна и присутствует в семени всегда. Протопласты наружных клеток кожуры отмирают, и клетки заполняются смолистым веществом, а стенки опробковывают, одревесневают, кутиinizируются. Внутренние слои клеток остаются тонкостенными. Главные функции спермодермы — защита зародыша от механических повреждений, чрезмерного высыхания и преждевременного насыщения влагой и прорастания. Кроме того, она может способствовать распространению семян. Ее толщина и плотность связаны с характером околоплодника. Если околоплодник прочен и плод нескрывающийся, то семенная кожура тонкая (слива, подсолнечник); в других случаях она толстая, кожистая (бобовые, вьюнковые, норичниковые, хлопчатник, виноград). На спермодерме семян, высыпавшихся из многосеменных плодов, виден рубчик. На кожуре также можно заметить небольшое отверстие — семявход (микропиле семязачатка), через которое проникает вода при набухании семени. К нему обычно обращен кончик зародышевого корешка, через который он выходит при прорастании, разрывая семенную кожуру.

У ряда растений на спермодерме есть утолщение, называемое семенным швом. Он возникает в результате срастания семяножки с интегументами у семян, развившихся из амфитропных семязачатков. Выросты семенной кожуры (ариллоиды) в виде волосков (ива, тополь), крыльев (левкой, гладиолус), ярко окрашенных мясистых придатков (бересклет) способствуют распространению семян ветром или животными. Мясистый вырост семяножки в виде валика, гребешка и т. д., обрастающий семя частично или полностью, плотно прилегающий к семенной кожуре, но не срастающийся с ней, получил название присемянника или ариллюса (чистотел, копытень, мускатный орех). Ариллюс способствует распространению семян муравьями и птицами.

Формирование эндосперма — оплодотворенное центральное ядро зародышевого мешка, не проходя периода покоя, делится и дает начало триплоидному эндосперму.

Деление центрального ядра без периода покоя и формирование эндосперма раньше зародыша

биологически понятно, так как он служит основным источником питания для развивающегося зародыша. Вначале эндосперм активно передает зародышу вещества, поступающие в созревающее семя от материнского организма, но вскоре его активность затухает и в нем откладываются запасные питательные вещества. Эндосперм зрелого семени — это обычно крупноклеточная запасающая ткань. В зрелых семенах разных растений соотношение размеров зародыша и эндосперма, очертания и положение самого зародыша в семени сильно варьируют.

У одних (магнолиевые, лилейные) зародыш мал, а эндосперм занимает почти весь объем семени, у других (яблоня, миндаль) крупный зародыш частично поглощает эндосперм, от которого остается тонкий наружный слой под семенной кожурой. Следующий вариант, когда в процессе развития зародыш полностью поглощает эндосперм. В этом случае зрелое семя состоит только из зародыша и семенной кожуры (бобовые, тыквенные, астровые). В таких семенах запасы питательных веществ сосредоточены в семядолях зародышей, поэтому они крупные, мясистые и составляют их большую часть.

В процессе развития зародышевого мешка, а затем зародыша и эндосперма нуцеллус семязачатка обычно полностью исчезает, так как его запасные вещества потребляются развивающимися частями сначала семязачатка, а потом семени. Однако у некоторых растений нуцеллус сохраняется в зрелом семени, превращаясь в запасающую ткань — перисперм, лежащий под кожурой семени. В таком случае семя состоит из зародыша, эндосперма, перисперма и семенной кожуры (кувшинка, кубышка, черный перец).

У некоторых растений семейств Гвоздичные, Маревые эндосперм в зрелом семени поглощается целиком, а перисперм остается и разрастается.

Таким образом, запасные питательные вещества в семенах могут быть либо вне зародыша, в специальных запасающих тканях (эндосперм и перисперм), либо в самом зародыше (в его семядолях). У подавляющего большинства цветковых растений эндосперм в зрелом семени имеется.

4. Морфологические типы семян. Классификация семян связана с местом локализации запасных питательных веществ. Различают четыре типа семян: с эндоспермом, с эндоспермом и периспермом, с периспермом, без эндосперма и перисперма.

Семена с эндоспермом и периспермом встречаются редко. Они характерны для кувшинки, кубышки, лотоса каспийского, имбиря, черного перца. Питательные вещества отложились и в эндосперме, и в перисперме. Это наиболее примитивный тип семян.

В семенах с эндоспермом питательные вещества находятся вне зародыша - в эндосперме (мак, томат, морковь, злаки). Самый распространенный тип семян.

В семенах с периспермом после двойного оплодотворения питательные вещества концентрируются в клетках нуцеллуса. Образуется питательная ткань - перисперм (эндосперм не развился), который имеется у представителей семейств Гвоздичные, Маревые.

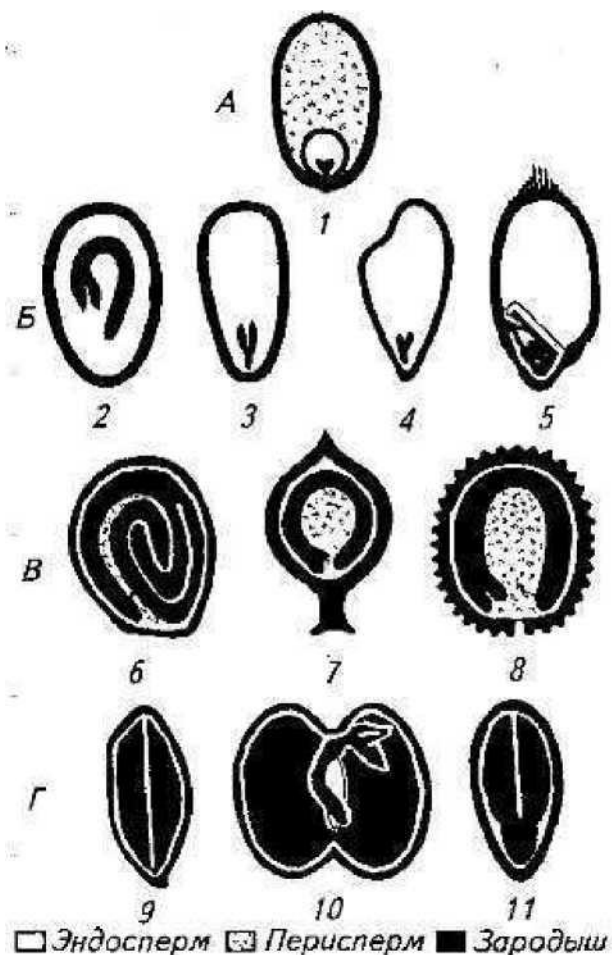


Рис. Семена: А - с эндоспермом и периспермом (1 - кубышка); Б - с эндоспермом (2 - томат; 3 - морковь; 4 - виноград; 5 - зерновка злака); В - с периспермом (6 - свёкла; 7 - шпинат; 8 - куколь); Г - без эндосперма и перисперма (9 - тыква; 10 - фасоль; 11 - лён).

В семенах без эндосперма и перисперма все питательные вещества сосредоточены в самом зародыше, главным образом в его семядолях. При формировании зародыш использовал все питательные вещества и не дал возможности образоваться запасующим тканям (горох, фасоль, вика, редька, горчица, тыква, огурец и др.). Это наиболее высокоорганизованный тип семян.

Запасные питательные вещества семян. Это могут быть крахмал, жиры, белки и гемицеллюлоза. В зависимости от доли того или иного запасного вещества семена могут быть крахмалистыми, как у злаков (у пшеницы - 66% крахмала, у ржи - 67%), маслянистыми, как у подсолнечника, хлопчатника, мака, горчицы, рапса (у клещевины - до 70% масла, у льна - до 48%), белковыми (у гороха - 22-34% белка, у фасоли - 23, у сои

34-45%), содержащими гемицеллюлозу (у финиковой пальмы, кофе). В семенах дикорастущих растений (у 90%) обычно питательным запасным веществом является жирное масло. В них могут содержаться и многие другие соединения в небольших количествах. Иногда семена бывают ядовитыми (у белены, дурмана и др.). Сухие семена содержат 7-12% воды.

Разнообразие семян очень велико. Они варьируют по внешнему виду, величине, форме, массе и т. д. Величина семян большей частью незначительна. Особенно мелкие семена у орхидей (от 0,01 мг), некоторых кормовых трав. Средний размер у семян редьки, огурца, яблони, льна. Более крупные семена у гороха (0,15 г), фасоли, дуба. Семена сейшельской пальмы весят около 20 кг.

Количество семян может быть очень большим. Хлебные злаки в оптимальных условиях образуют около 2 тыс. семян в год на одном растении. Малоплодовитые сорняки дают 10-15 тыс. семян в год, тогда как лебеда белая, крапива двудомная, зарази́ха - более 100 тыс., белена - до 450 тыс., гулявник - более 700 тыс., в год. Одно дерево тополя образует около 28 млн. семян.

- **4.Прораствание семян.** Партенокарпия — образование на растении плодов без оплодотворения. Партенокарпические плоды бессемянные или содержат семена без зародышей.

- У немногих растений семена прорастают до опадения в плодах, находящихся на материнской особи (естественное живорождение — вивипария). Это характерно для растений мангровых зарослей на побережьях океанов, периодически заливаемых водой. Например, у ризофоры и авиценнии прямо на материнском растении в плоде образуется проросток длиной до 50...70 см.
- Прорастанию семени предшествует его набухание — процесс, связанный с поглощением большого количества воды и обводнением тканей семени. Одновременно с поглощением воды активизируются ферменты, которые переводят запасные вещества семени в легкоусвояемую, доступную для зародыша форму. В результате усиленного питания начинают расти все органы зародыша. Первым обычно прорывает кожуру и выступает наружу из микропилярного отверстия зародышевый корешок, дающий начало главному корню. Вслед за ним трогается в рост верхушечная почечка, формируя главный побег растения. Так зародыш превращается в проросток, развитие которого длится до появления первого срединного листа.
- Тип прорастания семян определяет характер роста зародыша, строение семядолей и рост гипокотыля. Различают надземное и подземное прорастание. При надземном прорастании семядоли выносятся в воздушную среду и зеленеют. Вынос семядолей над почвой у двудольных чаще происходит за счет удлинения гипокотыля (фасоль, тыква, клевер, подсолнечник, редис, липа, ясень, клен) либо в результате разрастания черешков семядолей (аконит, ломонос). Удлиняющийся гипокотиль растет неравномерно, образуя петлеобразный изгиб, который пробивает слой почвы, а верхушка побега скрыта между семядолями. Гипокотиль, выйдя на поверхность, выпрямляется и вытаскивает семядоли. В случае разрастания черешков почечка может оставаться в почве под защитой их сближенных, а иногда и сросшихся оснований. При надземном прорастании однодольных (лук, вороний глаз) выход семядоли на поверхность иной: за счет вставочного роста основания самой семядоли, которая петлеобразно изгибается, и при отсутствии роста гипокотыля.
- При подземном прорастании семядоли не выносятся наружу, а остаются в почве и служат либоместилищем запасных питательных веществ, либо гаусторием, передающим их из запасяющих тканей проростку (горох, дуб, настурция, пшеница, кукуруза). При подземном прорастании рост гипокотыля ограничен. Побег сразу начинает расти вверх, а у однодольных — еще и частью семядоли. При этом почечка у двудольных защищена плотно сомкнутыми низовыми листьями. Эти низовые листья не только защищают конус нарастания побега, но и пробивают почву.
- На первых этапах развития проросток питается органическими веществами, запасенными в семени, т. е. гетеротрофно. С появлением первого срединного листа
- проросток превращается в растение, которое начинает самостоятельно синтезировать органические вещества. Однако некоторое время оно еще продолжает пользоваться запасами семени, т. е. питание его на этом этапе смешанное. И только позже оно полностью переходит к автотрофному питанию, свойственному зеленым растениям.

- **5.Плод** - орган размножения цветковых растений, который развивается после цветения из завязи или цветка в целом. Функции плода - формирование, защита и распространение семян. *Плод* — репродуктивный орган покрытосеменных, обеспечивающий семенное размножение растений. Он предназначен для формирования, защиты и распространения семян. Плод развивается из цветка, как правило, после оплодотворения, но может образовываться и в результате апомиксиса. После цветения чашелистики, лепестки и тычинки опадают, затем подсыхает и опадает столбик, а завязь интенсивно развивается и преобразуется в плод. У ряда растений при плоде могут сохраняться чашелистики (яблоня, гравилат, горох, шалфей), лепестки (огурец), листочки простого околоцветника (морозник), столбик пестика (гравилат, герань). В образовании плода также могут участвовать цветочная трубка и цветоложе. Поэтому иногда говорят, что плод — это зрелый цветок. В других систематических группах растений нет органов, гомологичных плоду.

- **Образование и строение плода.** Формирование плодов происходит одновременно с образованием семян после двойного оплодотворения. Столбик и рыльце пестика засыхают. Тычинки и лепестки обычно к этому времени опадают. Чашечка у одних видов также опадает (капуста, вишня), у других остается при плодах (лен, горох) и даже разрастается (физалис). Цветоножка видоизменяется в плодоножку. Основа плода - завязь, из стенки которой формируется околоплодник (перикарп) - стенка плода. В цветке с нижней завязью в образовании околоплодника в той или иной степени участвуют и другие части цветка:

цветоложе (огурец, тыква), цветочная трубка - основания тычинок, лепестков и чашелистиков (яблоня, груша). В плоде заключены семена (их может быть до нескольких тысяч) или одно семя, образовавшиеся из семязачатков. Семена - важнейшая часть плода, хотя их масса может быть незначительна.

- В процессе созревания плода его объем и масса увеличиваются за счет деления клеток и их растяжения, а также развития межклетников. В яблоке, например, заполненные воздухом межклетники занимают около 25 % объема. Масса плода увеличивается за счет накопления запасных веществ. Стенка плода может быть сухой (одревесневающей, пленчатой, склеренхимной) или сочной, мясистой (паренхимной). Все плоды в зависимости от структуры стенок делят на две группы: сухие и сочные. В зрелом околоплоднике различают три слоя: наружный - внеплодник (**экзокарп**), средний - межплодник (**мезокарп**) и внутренний - внутрислодник (**эндокарп**)
- Внеплодник образуется из наружной эпидермы; обычно он тонкий и претерпевает незначительные изменения (плод вишни), но может и разрастаться, как желтый или оранжевый экзокарп лимона или апельсина с вместилищами эфирных масел. Средняя часть стенки завязи, образующая межплодник, подвергается наибольшим изменениям. Она больше всего разрастается. В сухих плодах оболочки клеток у нее могут одревесневать и межплодник становится твердым (лещина), в сочных, наоборот, межплодник делается большей частью мясистым, сочным (абрикос, персик), у цитрусовых это белый рыхлый ватообразный слой. Внутрислодник может стать пленочным, кожистым или видоизмениться в косточку (вишня, слива).
- Соотношение толщины различных слоев неодинаково, что связано главным образом с особенностями распространения плодов. Созревание плодов, особенно сочных, сопровождается изменением их окраски. В клетках незрелых зеленых плодов содержатся многочисленные хлоропласты, которые теряют хлорофилл и переходят в хромопласты, окрашивающие зрелые плоды томата, рябины, ландыша в желтооранжевые цвета. Накопление в клеточном соке антоцианов окрашивает плоды в красный (яблоко, вишня), темно-фиолетовый (чернослив, виноград) цвета.
- Химический состав плодов также изменяется. Накопленный в клетках крахмал преобразуется в сахара (яблоня, груша), снижается содержание кислоты, возрастает содержание сахаров (крыжовник, слива, цитрусовые), повышается содержание жира (облепиха, маслина, авокадо), накапливаются витамины, ароматические вещества.
- **б.Классификация плодов.**
- **Морфогенетическая классификация** плодов основана на типе гинецея. По этому признаку их делят на четыре главных типа:
 - апокарпии образуются из цветков с архаичным апокарпным гинецеом. Из каждого свободного простого пестика одного цветка формируется отдельный плод;
 - монокарпии возникают из цветков, имеющих монокарпный гинецей. Они генетически родственны апокарпиям и образовались в результате редукции плодолистиков до одного; ценокарпии (синкарпий, лизикарпий и паракарпий) формируются из цветков с ценокарпным гинецеом;
 - пиренарии — это ценокарпии с твердым эндокарпом (косточкой), который окружает семя, а число косточек и их расположение в перикарпе свидетельствуют об исходном типе гинецея.
- Каждый из названных типов подразделяют на подчиненные группы в соответствии с их эволюционными тенденциями. В целом морфогенетическая классификация достаточно сложна и трудно применима при определении растений. Поэтому рассмотрим **искусственную классификацию плодов**, основанную главным образом на признаках внешней морфологии.
- Простой плод развивается из завязи только одного пестика (монокарпный, ценокарпный и псевдомонокарпный гинецей). Это самая многочисленная группа плодов.
- Сборный, или сложный, плод формируется из завязей нескольких свободных пестиков одного цветка (апокарпный гинецей).
- Соплодие — это сросшиеся в единое целое несколько или много плодов, образовавшихся из цветков одного соцветия.
- В основу дальнейшей классификации простых и сборных плодов положены следующие признаки: консистенция околоплодника (сухие и сочные плоды), число семян (многосемянные

и односемянные плоды), вскрывание околоплодника (невскрывающиеся и вскрывающиеся плоды), способ вскрывания, число плодолистиков, образующих плод. Вскрывание плода — это освобождение семян до их прорастания из сухих многосемянных плодов.

- Вскрывание происходит продольными щелями по брюшному, спинному швам или по поверхности плодолистика. Иногда простые плоды распадаются на части. Дробные плоды распадаются продольно в плоскости срастания плодолистиков. При этом образуются односемянные мерикарпии (греч. мерос — часть), как у многих сельдерейных. Членистые плоды распадаются поперечно в плоскости, перпендикулярной продольной оси плодолистика, в месте формирования ложных перегородок (некоторые бобовые и капустные).
- **Простой плод** образуется из цветка с одним пестиком (монокарпный или ценокарпный гинецей). Это самая многочисленная группа плодов.
- **Сборный плод** формируется в цветке с несколькими (многими) пестиками (апокарпный гинецей). Он состоит из отдельных плодиков, каждый из которых образовался из одного пестика.
- **Соплодие** возникает из соцветия в результате срастания нескольких плодов, образованных из отдельных цветков одного соцветия.
- Дальнейшая классификация строится по следующим признакам: консистенция околоплодника (сухие и сочные плоды), число семян (многосемянные и односемянные), вскрывание околоплодника (невскрывающиеся и вскрывающиеся плоды). Вскрывание плода освобождает семена до их прорастания. Простые плоды делятся на простые сухие и простые сочные. У простых сухих плодов все слои околоплодника сухого плода высыхают, они обезвожены.

7. Многосемянные сухие плоды бывают вскрывающимися и распадающимися.

группа - Коробочковидные плоды — эти плоды с сухим околоплодником, многосемянные, вскрывающиеся.

К вскрывающимся плодам относятся листовка, боб, стручок, стручочек, коробочка. Листовка - одногнездный плод, образовавшийся из одного плодолистика. Вскрывается он по одному (брюшному) шву (живокость полевая). Боб - одногнездный плод, образовавшийся из одного плодолистика. Вскрывается он от верхушки к основанию по двум швам (брюшному и спинному), наблюдается у представителей бобовых.

Классификация простых плодов

Сухие		Сочные		
Многосемянные		Односемянные	Многосемянные	Односемянные
Вскрывающиеся	Распадающиеся			
Листовка	Членистый боб	Зерновка	Ягода	Костянка
Боб	Членистый стручок	Семянка	Тыква	
Стручок	Двусемянка	Крылатка	Померанец	
Стручочек	Двукрылатка	Орех	Яблоко	
Коробочка	Четырехорешек	Орешек		
	Дробная коробочка	Желудь		

Стручок - двугнездный плод, образовавшийся из двух плодолистиков. Вскрывается от основания к верхушке двумя опадающими створками. Семена держатся на перегородке, остающейся на плодоножке. Она называется ложной, так как произошла не из стенок плодолистиков, а из особой ткани. Длина стручка в 4 раза и более превышает ширину (капуста, сурепица). Стручочек - плод, аналогичный стручку, но длина его превышает ширину не более чем в 3 раза (ярутка, пастушья сумка). Коробочка - одногнездный и многогнездный плод, образовавшийся более чем из одного плодолистика. По способам вскрывания, числу гнезд, расположению семян коробочки могут быть разнообразными. Они могут вскрываться зубчиками на верхушке (куколь обыкновенный, примулы), дырочками (мак), крышечкой (подорожник, белена) и створками. В последнем случае створки могут расходиться по месту срастания плодолистиков (фиалка, хлопчатник, чай), по средней жилке плодолистиков (тюльпан, ирис, лилия). У чистотела большого коробочка линейная, стручковидная,

вскрывается двумя створками.

В зависимости от положения завязи в цветке и от типа гинецея коробочки бывают: верхняя синкарпная (лилия, лук, табак, дурман, белена, льнянки, львиный зев), нижняя синкарпная (ирис, гладиолус), верхняя паракарпная (ива, тополь), нижняя паракарпная (ятрышник, любка двулистная), верхняя лизикарпная (куколь, звездчатка, вербейник, примула). Очень специфичен плод граната, который называют гранатина. Плод гранатина развивается из нижней многогнездной завязи, имеет сухой кожистый околоплодник, раскрывающийся при созревании неправильными трещинами. Гнезда заполнены крупными семенами с очень сочной съедобной кожурой гранатового цвета.

Коробочка может быть дробной (схизокарпий; греч. схизо — раскалываю). Схизокарпий распадается продольно на отдельные замкнутые или вскрывающиеся доли (мерикарпии), содержащие одно, два или несколько семян. Плоды мальвовых (канатник, хатьма) распадаются на незамкнутые с брюшной стороны мерикарпии, называемые калачиками. Схизокарпий (вислоплодник) сельдерейных и некоторых аралиевых состоит из двух мерикарпиев, висящих на карпофоре, который представляет собой сросшиеся брюшные участки обоих плодолистиков. Схизокарпий кленовых состоит, как правило, из двух (реже трех и более) мерикарпиев, каждый из которых имеет вырост (крыло). Такой схизокарпий называется двукрылаткой.

Схизокарпий многих бурачниковых и яснотковых называется ценобием. Он возникает из двугнездной завязи, у которой на ранних стадиях развития по-являются перегородки, разделяющие ее на четыре гнезда. В каждом гнезде рас-полагается по одному семязачатку. Зрелый плод состоит из четырех долей.

Распадающиеся плоды делятся на членистые и дробные. Членистые плоды распадаются на отдельные односемянные членики. Образование члеников идет перпендикулярно длине оси плода за счет ложных перегородок. Членистый боб характерен для таких бобовых, как копеечник, вязель и тропическая энтада с плодом длиной 1,5 м. Членистый стручок у некоторых капустных (редька дикая).

Дробные плоды распадаются на односемянные части (мерикарпии) по числу гнезд завязи. Двусемянка, вислоплодник сельдерейных распадается на два полуплодика, представляющих собой семянки (морковь, тмин). Двукрылатка клена распадается на две крылатки. Четырехорешек у яснотковых и бурачниковых распадается на четыре доли (орешка). Дробная коробочка мальвовых продольно распадается на мерикарпии (калачики) - канатник, хатьма.

группа - Односемянные сухие плоды, Ореховидные плоды - это невскрывающиеся плоды; семя освобождается после разрушения околоплодника. К таким плодам относятся зерновка, семянка, крылатка, орех, орешек, желудь.

Зерновка - пленчатый околоплодник, срастается с кожурой семени (рожь, пшеница, костер и другие злаки). Семянка - околоплодник кожистый, не сросшийся с кожурой семени (подсолнечник и другие растения семейства Астровые). Семянки многих растений семейства Астровые имеют летучки, образовавшиеся из видоизмененной чашечки (одуванчик, осот, бодяк). Крылатка - околоплодник кожистый, разрастающийся в крыловидный вырост (ясень, вяз, береза). Орех - околоплодник деревянистый, не сросшийся с семенем. У лещины (орешника) орех заключен в листовидную обертку - плюску, образованную сросшимися прицветниками. Орешек отличается от ореха меньшими размерами (липа, гречиха). Желудь - околоплодник менее плотный, чем у ореха, тонкокожистый или тонкодеревянистый, не срастающийся с семенем (дуб, бук). Плюска блюдцевидная, образована разросшейся осью соцветия (рис.18).

Простые сочные плоды могут быть многосемянными и односемянными.

группа - Многосемянные сочные плоды называют ягодовидными; к ним относятся ягода, тыква, яблоко, померанец, гранатина.

Ягода - наиболее часто встречающийся тип сочных плодов. Околоплодник с сочным мезо- и эндокарпом и тонким пленчатым или кожистым экзокарпом. Образуется из верхней (виноград, хурма, томат, актинидия, киви) или нижней (крыжовник, смородина, брусника, клюква) завязи. Изредка встречаются ягоды с одним крупным семенем (барбарис, авокадо, финиковая пальма).

Тыква - ягода с жестким деревенеющим экзокарпом. Сочная часть плода образована мезо- и эндокарпом (тыква, дыня) или эндокарпом и разросшимися планцетами (арбуз). Померанец (гесперидий) - плод цитрусовых из семейства Рутовые (лимон, апельсин, мандарин, грейпфрут). Он формируется из синкарпного гинецея, образованного 8... 12 плодолистиками с верхней завязью. Экзокарп, или флаведо - толстокожистый, богатый эфирными маслами, окрашенный. Мезокарп-

альбеде - губчатый, белый, сухой, безвкусный; эндокарп пленчатый, состоит из нескольких слоев паренхимы и внутренней эпидермы, формирует волоски с клеточным соком (соковые мешочки), которые заполняют гнездо завязи. Они-то и составляют съедобную мякоть плода. Яблоко образуется из нижней 5- или 3-гнездной завязи. У яблони в плоде можно видеть пять гнезд, в которых находится по 2 семени. Гнезда устланы хрящеватым (пергаментным) эндокарпом. Вся сочная часть представляет собой мезокарп, эндокарп и цветочную трубку - сросшиеся основания тычинок, лепестков, чашелистиков. Ткани цветочной трубки составляют большую часть яблока. Плод яблоко характерен также для груши, айвы, рябины, боярышника.

К 4 группе односемянным сочным плодам, Костянкovidным плодам относится костянка - плод с резкими отличиями слоев околоплодника. Экзокарп - тонкий кожистый (блестящий у вишни, покрытый восковым налетом у сливы, опушенный у персика). Мезокарп сочный, а эндокарп твердый, деревянистый - «косточка». Он образован склереидами - каменистыми клетками и включает одно семя. Кроме сочных костянок, как у вишни, сливы, абрикоса, персика, встречаются и сухие костянки. В таких костянках мезокарп сухой несъедобный кожистый (у миндаля, грецкого ореха, фисташки) или волокнистый (у кокосовой пальмы). Съедобно здесь семя. У грецкого ореха зеленые несъедобные экзо- и мезокарп при созревании подсыхают, растрескиваются и деревянистая с бугристой поверхностью косточка (эндокарп), называемая в быту орехом, выпадает. В ней заключено семя без эндосперма и перисперма. Зародыш семени с двумя крупными морщинистыми семядолями. Сухая костянка — мезокарп в начале созревания плода мясистый, но при полном созревании — полусухой или сухой, несъедобный (миндаль, облепиха). Съедобна часть плода миндаля — семя. Запасные вещества находятся в двух крупных семядолях зародыша семени; эндосперм очень тонкий — в виде пленки.

Плод облепихи сочный, но, по существу, это сухая костянка, экзо- и мезокарп — пленчатые, сросшиеся; эндокарп — кожистый, толстый, темно-коричневый с продольной бороздкой. Мякоть плода — это сочные ткани разросшейся трубки чашечковидного околоцветника, которая полностью закрывает сухую костянку. К костянкам иногда относят и пиренарии (кокосовая пальма, грецкий орех, фисташка, кизил, унаби).

Сборные плоды - наиболее примитивные, они образуются из цветков, в которых было несколько пестиков, т. е. был апокарпный гинецей. Каждому отдельному, свободно сидящему на цветоложе пестику в зрелом плоде соответствует свободный плодик. По типу плодиков и классифицируют сборные плоды. Сборная листовка (многолистовка) - совокупность многосемянных листовок, каждая из которых образовалась из отдельного пестика. Самый архаичный тип плода. Встречается у магнолии, купальницы, пиона, водосбора. Сборный орешек (многоорешек) состоит из односемянных орешков (лютик, шиповник, земляника). В многоорешке шиповника плодики сидят внутри вогнутого кувшинообразного сочного гипантия (цветоложе и цветочная трубка) (рис.21).

Многоорешек земляники и клубники называют «земляничина» или «фрага». Мелкие орешки сидят на выпуклом мясистом сочном цветоложе. Сборная костянка (многокостянка) состоит из 2..3 и более небольших костянок с сочным мезокарпом и деревянистым эндокарпом. Таковы плоды малины, ежевики, костяники, морошки.

Соплодие. Соплодия - сросшиеся плоды, возникшие из цветков одного соцветия. У ананаса ось соцветия срастается с многочисленными завязями и основаниями прицветников в мясистую запасную ткань. Масса соплодий 2...15 кг. Семена не образуются. На верхушке соплодия всегда находится побег с зелеными листьями. Сходные соплодия у хлебного дерева. На одном дереве образуются многочисленные соплодия, богатые крахмалом, созревающие с ноября до августа. Их масса до 12 кг, длина 30...90 см, диаметр 25...50 см. Хлебное дерево возделывается в Океании, Юго-Восточной Азии. У шелковицы соплодие (тутовая ягода) образовано сближенными, но несросшимися сочными семянками. Соплодие опадает целиком. У инжира (винной ягоды, смоквы) соплодие формируется из разросшегося сочного общего ложа соцветия, на внутренней поверхности которого из многочисленных цветков образуются плодики-орешки. Соплодие свеклы называется клубочком, оно включает 2.6 сросшихся орешков. Будучи высеянными, соплодия дают 2...6 проростков, требующих прорывки. Выведены сорта односемянной свеклы (с одним орешком), не требующие прорывания.

8. РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЛОДОВ И СЕМЯН. ИХ ЗНАЧЕНИЕ В ЖИЗНИ ЧЕЛОВЕКА

Распространяясь, семена обеспечивают сохранение вида, а также захват им новых

территорий. Перенос семян осуществляется или внутри плодов, или после их освобождения. Одни растения распространяют свои семена сами (автохоры), другие (их большинство) - с помощью внешних агентов. Характер приспособлений, обеспечивающих успех расселения, зависит от способа распространения. Плоды и семена распространяются ветром (анемохория), водой (гидрохория), животными (зоохория) и человеком (антропохория).

Растения - автохоры сами рассеивают свои семена вблизи материнского растения. Тяжелые желуди дуба, сухие костянки грецкого ореха, семена конского каштана падают к подножию ствола. Бобы желтой акации (караганы), люпина, стручки капусты коробочки недотроги в зрелом состоянии растрескиваются от прикосновения и разбрасывают семена на расстояние 1...2 м. Плод бешеного огурца (семейство тыквенные) длиной 4.5 см при прикосновении мгновенно отрывается от плодоножки. Из образовавшегося отверстия с силой выбрасывается струя клейкой слизи с семенами, иногда на расстояние до 12 м.

Ветер играет большую роль в переносе семян и плодов. Этому способствуют различные придатки, облегчающие парение в воздухе. Волоски развиты на семенах (ива, тополь, хлопчатник) или односемянных плодах (осот, бодяк, «парашютики» одуванчика). У ковыля перистого ости достигают длины 20 см. Крыловидны выросты, облегчающие парение, характерны в основном для деревьев (плоды клена, вяза, березы, ясеня). Плоды липы разносятся с помощью прицветного листа.

У степных растений разных семейств возникла жизненная форма - перекасти-поле. У этих трав ветвление начинается от основания стебля, формируется шаровидный побег, который отламывается от корня и перемещается под воздействием ветра по степи, рассеивая плоды и семена.

Мелкие семена растений семейств заразиховые и орхидные, масса которых составляет тысячные доли миллиграмма, переносятся слабыми воздушными течениями.

Вода переносит плоды и семена, имеющие в себе достаточно воздуха и водонепроницаемую ткань, благодаря которой они длительное время могут находиться на водной поверхности (семена водного желтого ириса, плоды кокосовой пальмы, многих болотных растений - осок, частух).

Животные распространяют многие плоды и семена, имеющие самые разнообразные приспособления. Большинство сочных плодов поедают животные (птицы - около 80 %). Семена при этом не перевариваются. Они защищены или деревянистым эндокарпом (плод костянка), или твердой семенной кожурой. Сухие плоды обладают различными крючками, щетинками (цепкие плод липучки, череды, репейника) или ослизняющимися покровами (липкие семена льна, ситника). Расселению могут способствовать комки грязи с приставшими к ним семенами, прилипшие к ногам животных и человека. Муравьи растаскивают семена, имеющие съедобные придатки (фиалка, чистотел, хохлатки, марьянники, ожика). Животные и птицы, делающие запасы (сойки, дятлы, кедровки белки), играют существенную роль в распространении дубов, орешника и других пород. Одна сойка переносит за месяц около 4 тыс. желудей. Часть их она теряет при полете, часть остается неиспользованной.

Человек распространяет растения непреднамеренно теми же способами, что и животные, или специально, расширяя площади культивируемых растений, перевозя их с одного континента на другой. Американские картофель, кукуруза, подсолнечник «разъехались» по всему миру, пшеница «освоила» Америку. Непреднамеренно, случайно были занесены в основном сорномусорные растения. Из Европы в Северную Америку попали: подорожник (индейцы называли его «след белого человека»), пырей ползучий, мокрица, куколь, всего несколько сот видов. Из Северной Америки в Европу были завезены мелкопестник канадский, щирца, душистая ромашка, ослинник, элодея («водяная чума», которая, размножаясь здесь только вегетативно, расплылась по всей Европе). Из Америки в Европу попал дурнишник, из Центральной Азии - дурман.

Плоды и семена составляют существенную часть нашей пищи. Растениеводство на земном шаре занимается в основном производством плодов и семян. Наиболее важны для человека сухие плоды и семена, особенно зерновки злаков, семена бобовых, орехи и некоторые другие. Их ценность заключается в том, что они содержат много питательных веществ и мало воды. Благодаря этому такие плоды и семена удобно запасать и транспортировать. С ними человек получает в пищу крахмал (пшеница, кукуруза, сорго, рожь, просо, ячмень, гречиха), белки (соя, фасоль, горох, чечевица и другие бобовые), жиры (подсолнечник, маслина, хлопчатник, соя, рапс).

Сочные плоды тоже нужны, так как содержат витамины, минеральные соли, сахара, но большое содержание воды несколько снижает их ценность и затрудняет заготовку впрок. В умеренном поясе важнейшие плодовые и овощные растения - это яблоня, клубника, груша, слива,

вишня, абрикос, персик (семейство розовые), смородина, крыжовник (смородинные), томат, баклажан, перец (пасленовые), огурец, дыня, арбуз, тыква (тыквенные). В субтропиках это разнообразные цитрусовые (апельсин, лимон, мандарин, грейпфрут и др.), финиковая пальма, инжир, гранат. В тропиках основные пищевые культуры - банан, кокосовая пальма, хлебное дерево, манго и авокадо. Семена возделываемых здесь кофе и какао используют во всем мире.

Плоды и семена используются человеком не только как продукты питания, но и как корм для животных, прядильное сырье (волоски на семенах хлопчатника), лекарственное сырье.

ЛЕКЦИЯ 6

Понятие о филогенетической систематике, особенности царства растений, животных и грибов. Царство дробянок: бактерии.

Вопросы:

1. Основные систематические категории и таксоны.
2. Царства живой природы.
3. Царство Дробянки. Подцарство Бактерии и Цианеи.

1. ОСНОВНЫЕ СИСТЕМАТИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ И ТАКСОНЫ

Для классификации растений систематика имеет свой язык, свою систему понятий и терминов. Отдельные таксономические категории представляют собой определенные уровни в иерархической классификации. Основной таксономической категорией является вид. Каждый вид относится к какому-либо роду. Так же как родственные виды объединяются в роды, последние объединяются в класс, семейства. Семейства сгруппированы в порядок, затем следуют, отдел, подцарство, царство. Царство является таксоном высшего ранга, оно включает систему таксонов, расположенных в иерархическом порядке.

Вид - это таксономическая категория или таксон. Вид лапчатка прямостоячая (*Potentilla argentea*) и вид лапчатка серебристая (*Potentilla erecta*) - два конкретных таксона. Каждый вид имеет определенную область естественного распространения, которую называют ареалом. Внутри каждого ареала имеются группировки растений определенного вида, обособленные друг от друга, так называемые популяции. Растения в каждой популяции и между разными популяциями одного вида способны скрещиваться между собой.

Род - более крупный таксон, чем вид. Он включает в себя близкородственные виды, имеющие много общих существенных признаков, но отличающихся друг от друга менее существенными морфологическими особенностями. Так, лапчатка прямостоячая, лапчатка серебристая и другие виды лапчаток объединяются в один род лапчатка (*Potentilla*).

Родственные роды объединяются в следующий по рангу таксон - семейство. Оно может включать один род или группу родов, имеющих ряд объединяющих их признаков и общее происхождение.

Название семейства образуется от названия одного из входящих в него родов за счет прибавления окончания -aceae. Например, от названия рода роза - *Rosa* происходит название семейства розоцветные - Rosaceae, а от названия рода лилия *Lilium* - лилейные - Liliaceae.

Следующий по рангу таксон - порядок. Название порядку дается по названию одного из центральных семейств путем прибавления к его латинскому названию окончания -ales. Например, семейство Liliaceae входит в порядок Liliales.

Порядки объединяются в классы. Классы различаются между собой более существенно, чем порядки. Латинское название класса имеет большей частью окончание -opsida. Например, класс двудольные - Magnoliopsida.

Классы объединяются в отделы, которые различаются между собой наиболее фундаментальными особенностями строения и развития. Число отделов невелико, в то время как число видов исчисляется сотнями тысяч, родов - десятками тысяч, семейств - сотнями. Названия отделов растений оканчиваются на -phyta. Так, например, отдел покрытосеменные - Angiospermae, или магнолиевые - Magnoliophyta. Отделами являются моховидные - Bryophyta, хвощевидные - Equisetophyta, плауновидные - Lycopodiophyta, папоротниковидные - Polypodiophyta, голосеменные - Gymnospermae, или сосновые - Pinophyta и покрытосеменные - Angiospermae, или магнолиевые - Magnoliophyta. Эти отделы объединены в подцарство высшие растения - Embryobionta. Высшей таксономической категорией для растений является царство. Царство было названо К. Линнеем

Vegetabilia, иногда его называют Plantae.

2. НАДЦАРСТВА ПРОКАРИОТЫ И ЭУКАРИОТЫ. ЧЕТЫРЕ ЦАРСТВА ЖИВОЙ ПРИРОДЫ

Органический мир со времени К. Линнея в науке подразделяли на два царства - растений и животных. Однако в последние десятилетия благодаря научным открытиям ультраструктуры клеток и метаболизма организмов возникли новые представления о макросистемах живых организмов. В настоящее время принята макросистема академика А. Л. Тахтаджяна (1973), в основе которой лежит деление всех живых организмов на три надцарства:

1) доклеточные (вирусы); 2) прокариоты (доядерные организмы) и 3) эукариоты (ядерные организмы), представители которых принципиально отличаются друг от друга.

Вирусы не обладают клеточным строением. У них нет цитоплазмы, ядра, митохондрий, рибосом и отсутствует обмен веществ и энергии. Способность к размножению и связанные с ней наследственность и изменчивость вирусы приобретают лишь при попадании в любую живую клетку. Они состоят из белковой оболочки, внутри которой имеется ДНК или РНК. Вне клетки вирусы находятся в виде кристаллов и легко фильтруются через бактериальный фильтр. Вирусы наносят большой вред сельскому хозяйству: мозаичная болезнь (табак, томаты, огурцы), Х-вирус картофеля, карликовость и др.

Прокариоты отличны от других живых существ (в том числе от грибов) тем, что у них в клетках нет морфологически оформленного, ядра, а ДНК погружена в так называемую нуклеоплазму, не отделенную мембраной от остальной цитоплазмы клетки. Их клеточная оболочка состоит не из целлюлозы, а из гетерополимера муреина, не встречающегося более ни у одной группы живых организмов. У этих организмов нет пластид и митохондрий. К прокариотам относят бактерии и цианеи (сине-зеленые водоросли). Все остальные живые организмы в биосфере Земли являются эукариотами. Эукариоты имеют настоящее ядро, окруженное ядерной мембраной и резко отграниченное ею от цитоплазмы. Кроме того, в клетках эукариот имеются пластиды, ЭПС, комплекс Гольджи и митохондрии.

Надцарства прокариоты и эукариоты подразделяются на таксоны, которым придан ранг царств и подцарств.

В надцарство прокариоты (доядерные организмы) входит одно царство дробянки. В нем два подцарства: бактерии и цианеи (сине-зеленые водоросли).

Подцарство бактерии объединяет организмы, для которых характерно как гетеротрофное питание (путем всасывания через клеточную оболочку), так и автотрофное питание. Подцарство цианеи (сине-зеленые водоросли) имеет в основном автотрофное питание.

В надцарство эукариоты (ядерные организмы) входят три царства: животные, грибы и растения.

Царство животные: гетеротрофное питание, клетки без плотной клеточной оболочки, запасной углеводов - гликоген. Это активные, подвижные организмы, иногда прикрепленные, преобладает половое размножение.

Царство грибы: питание - всасывание всей поверхностью тела, клеточная оболочка плотная, содержит хитин, редко целлюлозная. Размножение половое и бесполое, расселение при помощи спор, запасной углеводов - гликоген, прикрепленные организмы с неограниченным ростом.

Царство растения: автотрофные организмы, реже вторичные гетеротрофы - паразитические организмы. Клетки с плотной целлюлозной оболочкой. Размножение половое и бесполое. Запасной углеводов - крахмал.

Царство растения подразделяется на два подцарства: 1) настоящие водоросли, 2) высшие растения.

3. НАДЦАРСТВО ПРОКАРИОТЫ - PROCARYOTA ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ - МУСНОТА

Общая характеристика. Надцарство доядерные, или прокариоты - Procaryota, объединяет организмы, клетка которых не имеет настоящего ядра.. Надцарство подразделяют на два подцарства - бактерии и цианеи (сине-зеленые водоросли), образующие вместе царство дробянки.

Прокариоты - одноклеточные или колониальные организмы. Клеточная оболочка состоит не из целлюлозы, а из глюколепотида муреина. В центре клетки сосредоточены ДНК, белки и РНК в так называемом генофоре, являющемся аналогом ядра. Клетки лишены пластид, митохондрий, аппарата

Гольджи и центриолей. Полового размножения нет. Клетки делятся надвое, путем образования поперечной перегородки, чему предшествует удвоение нити ДНК генофора. Мейоз и митоз отсутствуют. Некоторые прокариоты способны образовывать внутри клетки так называемые эндоспоры. Они способствуют переживанию в неблагоприятных условиях среды.

Среди прокариот есть аэробные и анаэробные организмы, автотрофные и гетеротрофные. Некоторые из них способны усваивать молекулярный азот из воздуха, что неизвестно у эукариот.

Прокариоты - наиболее древние из известных нам организмов Земли. Останки древнейших прокариотических организмов обнаружены в докембрийских отложениях, возраст которых 3,2-3,3 млрд. лет.

Прокариоты сыграли огромную роль в формировании биосферы Земли, появлении в атмосфере свободного кислорода, накоплении осадочных пород и, возможно, горючих ископаемых - угля и нефти.

ПОДЦАРСТВО БАКТЕРИИ - BACTERIOBIONTA

Общая характеристика. Бактерии - самая обширная группа микроскопических организмов. Название подцарства происходит от греческого «bacterion» - палочка.

Бактерии встречаются повсеместно, в самых разных условиях среды: в почве, воздухе, воде, в живых и мертвых организмах. Огромное количество бактерий содержится в любом гниющем субстрате. В 1 см³ почвы их может находиться до 20 млрд. особей. Это составляет 1% от веса самой почвы. Живой массой микробов с площади 1 га можно загрузить целую колонну большегрузных машин. В 1 м³ воздуха в сельской местности около 100 бактерий, в городском воздухе их число возрастает, до 1,5-2,5 десятков тысяч. Все живые существа - растения, животные и человек - постоянно взаимодействуют с бактериями, являются их хранилищами и распространителями. Иначе говоря, бактерии являются типичными и обязательными обитателями нашей планеты. Они ее первопоселенцы, наиболее древние жители Земли, появившиеся более 3 млрд. лет назад, сохранившиеся и не потерявшие своей роли до наших дней. Биомасса существ, составляющих мир бактерий, равна биомассе всех других живых организмов суши, а возможно, и превосходит ее.

Бактерии чрезвычайно выносливы и приспособлены к существованию в неблагоприятных условиях. Они переносят высушивание, живут в горячих источниках с температурой до 80°C, переносят большое давление, даже пятидневное кипячение в условиях очень высокого вакуума, и (некоторые из них) не теряют при этом способности к размножению.

ПОДЦАРСТВО ЦИАНЕИ (сине-зеленые водоросли) - CYANOBIONTA

Общая характеристика. Цианеи, или сине-зеленые водоросли, относятся к самой древней группе автотрофных организмов Земли. Останки подобных им организмов найдены в докембрийских отложениях, возраст которых свыше 3 млрд. лет. В наши дни на Земле около 2 тыс. видов цианей.

Сине-зеленые водоросли встречаются во всевозможных и почти невозможных для существования местообитаниях суши и водоемов Земли. Значение цианей в эволюции органического мира огромно. Возникнув на заре становления жизни в океане, сине-зеленые водоросли положили начало появлению в атмосфере кислорода, а в связи с этим и развитию аэробных форм жизни. Они были одними из первых организмов, освоивших прибрежные бассейны и вышедших на сушу. Цианеи, как и бактерии, чрезвычайно устойчивы и могут жить при экстремальных условиях среды: в горячих гейзерах и ледяной Антарктиде, на голых скалах и плодородных почвах рисовых полей, не боятся радиации, устойчивы к воздействию химических веществ.

Строение. Сине-зеленые водоросли в большинстве своем одноклеточные организмы. Изредка встречаются многоклеточные нитчатые цианеи, которые могут объединяться в шаровидные колонии.

Клетки сине-зеленых водорослей имеют плотные оболочки, в состав которых входят пектиновые вещества, полисахариды, в том числе целлюлоза. Вокруг клеток образуется специальный слизистый чехол, иногда самостоятельный вокруг каждой клетки, но чаще сливающийся и окружающий всю группу клеток. Протопласт лишен оформленного ядра, в центре находится так называемая нуклеоплазма, содержащая ДНК и рибосомы, на периферии расположена хроматоплазма, в ней ламеллы - фотосинтетические пластины с пигментами и также рибосомы.

Пигменты сине-зеленых водорослей разнообразны, и водоросли бывают окрашены от сине-зеленого до фиолетового, красноватого, иногда пурпурного, от желтого до бледно-голубого и почти черного цвета. Так, на больших высотах, в горах, скалы бывают покрыты черными потеками, как будто кто-то плеснул на них черной краской. Эти черные пятна - цианеи.

Размножение. Сине-зеленые водоросли размножаются делением клетки надвое путем образования поперечной перегородки. Нитчатые водоросли, таким образом, удлиняются. Наряду с этим нитчатые цианеи могут распадаться на части - гормогонии, каждая из которых дает начало новой нити.

Массовое размножение цианей приводит к «цветению» воды, при этом биомассой заполняется весь объем водохранилищ, забиваются фильтры очистных сооружений, гибнет рыба.

Сине-зеленые водоросли размножаются и путем образования спор (покоящихся клеток), которые переносят неблагоприятные условия (низкие и высокие температуры, высыхание, облучение). После периода покоя содержимое споры делится на клетки, оболочка их ослизняется и из споры выходят новые нити цианей. Такой тип размножения характерен для ностока сливовидного, который имеет облик зеленовато-коричневого сливовидного образования. Внутри слизистой капсулы заключены нитчатые цианеи. Нити внутри комка слизи извилистые, четковидные, с так называемыми гетероцистами (крупными, пустыми клетками), на месте которых происходит разрыв. Живет в почвах и водоемах.

Осциллятория (*Oscillatoria chalybea*) имеет нитчатую форму; ее плоские нити состоят из одного вертикально расположенного ряда клеток. Нить одиночная, на конце отогнутая, окружена слизистой капсулой, способна к колебательным движениям. Живет в стоячих пресных водоемах. Размножается гормогониями. Считается, что половое размножение у сине-зеленых водорослей отсутствует.

Питание. Сине-зеленые водоросли содержат пигменты и способны к фотосинтезу. По составу пигментов цианеи отличаются от других автотрофов. У них найден хлорофилл а, каротины, ксантофиллы, а также фикобиллины, известные для багрянок. Фотоавтотрофный тип питания является для них основным, но не единственным. Цианеи способны к смешанному (миксотрофному) питанию и могут питаться гетеротрофно мертвыми органическими веществами, выделяя вещества, убивающие бактерии, а затем поглощая продукты их разложения. Более того, некоторые из них ведут себя как хищники, питаются живыми микроорганизмами.

Среди сине-зеленых есть группа водорослей, способных фиксировать атмосферный азот, и это свойство сочетается у них с фотосинтезом. Эта замечательная способность позволяет им первыми заселять необитаемые, без малейших следов почвы, территории после извержения вулкана или атомного взрыва.

Значение цианей в природе и хозяйственное использование. Цианеи - первые многочисленные автотрофные растения на Земле, выделяющие при фотосинтезе кислород. В архейскую эру они обогатили кислородом воздушную среду и положили начало изменению состава воздуха. Весь кислород атмосферы имел биогенное происхождение. Цианеи обеспечили возможность возникновения в эволюции других аэробных организмов - эукариотов. В наше время могут быть отмечены примеры их положительного хозяйственного использования: цианеи используют как зеленое удобрение на заливаемых водой рисовых полях; в восточных странах некоторые из них употребляются в пищу; разработана технология индустриального производства из цианей органического вещества. При нарушении естественного равновесия в водоемах, например в водохранилищах, они вызывают бурное цветение воды, при котором вода становится непригодной для использования.

ЛЕКЦИЯ 7

Подцарство Низшие растения: водоросли, характеристика, их значение в природе и сельском хозяйстве. Подцарство Высшие растения. Отличие высших растений от низших.

НИЗШИЕ РАСТЕНИЯ,

ИЛИ ВОДРОСЛИ — ALGAE

10.1. Общая характеристика водорослей

Как уже отмечалось выше, водоросли представляют собой сборную группу низших растений, обитающих обычно в водной среде. Отличия водорослей от высших растений заключаются в следующем. Их вегетативное тело не разделено на органы и ткани; его называют талломом, или слоевищем. Органы полового размножения — гаметангии и органы бесполого размножения — спорангии у водорослей одноклеточные. У них никогда не развивается зародыш.

Существует много отделов водорослей. Наиболее распространенные из них — багрянки, или красные водоросли (Rhodophyta), зеленые водоросли (Chlorophyta), диатомовые водоросли (Diatomeophyta), бурые водоросли (Phaeophyta) и др.

Большинство водорослей живет в водоемах — океанах, морях, озерах, реках, прудах и даже больших лужах. Одни из них свободно плавают

толще воды, входя в состав планктона. Другие — бентосные виды — могут прикрепляться ко дну водоема или просто лежат на нем. Удерживаться в толще воды планктонным водорослям помогают синтезируемые ими капли масла, а также образование выростов и шипов на поверхности их клеток, значительно увеличивающих их поверхность, а следовательно, и трение о воду. Благодаря выделяемому в процессе фотосинтеза кислороду водоросли могут днем подниматься в более верхние слои воды, а ночью, при прекращении фотосинтеза, снова опускаться вниз — пузырьки кислорода действуют подобно спасательным кругам.

Водоросли отличаются разными требованиями к условиям окружающей среды. Одни из них могут жить на полярных льдах и высокогорных ледниках, часто окрашивая их в красный, зеленый, коричневый и другие цвета. Таких «снежных» водорослей насчитывают около 70 видов. Другие водоросли вполне комфортно чувствуют себя в горячих источниках, температура воды в которых достигает 60—70 °С. Одноклеточные зеленые водоросли поселяются в специальных желобках волос южноамериканского ленивца, придавая его шерсти маскирующую зеленоватую окраску. Некоторые диатомовые водоросли предпочитают жить на брюхе синего кита, окрашивая его в желтый цвет (этого кита даже называют желтобрюхим).

В водоемах с теплой водой видовое богатство водорослей больше, однако холодостойкие их виды, обитающие в северных морях, отличаются значительно большими размерами и массой талломов. С уменьшением солености воды число видов водорослей тоже снижается.

Самыми глубоководными считаются багрянки, обладающие набором специальных дополнительных пигментов. В океанах и морях

достаточно прозрачной водой они могут жить на глубине до 200 м, т.е. почти в полной темноте. Большинство же водорослей встречается на глубине до 30 м. Самые мелководные — зеленые водоросли.

Большинство водорослей плохо переносит загрязнение водоема, особенно тяжелыми металлами. Некоторые из них, например бурая бентосная водоросль фукус, способны поглощать из воды и накапливать в своих талломах тяжелые металлы, увеличивая их концентрацию

своим теле более чем в 60 тыс. раз!

Но далеко не все водоросли живут в водоемах — многие из них приспособились к жизни в почве или на ее поверхности. Существует более 1 тыс. видов почвенных водорослей, многие из которых активно участвуют в почвообразовательном процессе.

водорослей — древнейших растений на Земле — в результате эволюции, длившейся сотни миллионов лет, возник целый ряд форм существования (ступеней организации): одноклеточных, колониальных, многоклеточных. Как уже отмечалось, первыми возникли одноклеточные подвижные водоросли со жгутиками, прекрасно сохранившиеся до наших дней (хламидомонада). Существуют водоросли одноклеточные неподвижные (хлорелла, хлорококк), колониальные подвижные (вольвокс) и неподвижные (сценедесмус). Таллом многоклеточных водорослей может быть устроен очень просто (у нитчатых водорослей спирогиры и улотрикса) или иметь сложную форму, напоминающую тело высших растений (ламинария, хара). У некоторых водорослей (каулерпа) почти полуметровый сложнодифференцированный таллом имеет неклеточное (сифональное) строение.

Считают, что все отделы настоящих водорослей произошли из раз- лично окрашенных одноклеточных форм,двигающихся в воде с по- мощью жгутиков. Переход к многоклеточное™ и усложнению строения сопровождался потерей подвижности. Развитие многоклеточных водорослей из одноклеточных происходило, очевидно, минуя стадию колонии.

Размер водорослей сильно варьируется — от микроскопического до нескольких метров. Гиганты среди водорослей — бурые водоросли ламинария и макроцистис. Лентовидные части таллома ламинарии мо- гут достигать в длину 20 м, а макроцистиса — 100 м.

Общее число видов водорослей составляет 30—35 тыс. — примерно

10 раз меньше, чем высших растений. По числу видов отделы водорослей сильно различаются друг от друга. В самом большом отделе Зеленые водоросли число видов варьируется от 13 тыс. до 20 тыс. Отдел Диатомовые водоросли насчитывает около 5 тыс. видов, отдел Бурые водоросли — 1,5 тыс. видов. Число видов красных водорослей не превышает 4 тыс.

Способы размножения у водорослей очень разнообразны. Бесполое размножение происходит делением клеток, отчленением части слоевища (нити) с последующим разрастанием его до нормальных размеров, а также спорами. Споры образуются внутри одной из клеток в результате многократного ее деления. Они бывают неподвижными или подвижными (зооспоры), передвигающимися с помощью жгутиков. Споры достигают размеров материнской клетки и превращаются в новые особи. Половое размножение (слияние двух гаплоидных гамет и образование диплоидной зиготы) у водорослей бывает четырех типов: изогамия, гетерогамия, оогамия, конъюгация. При изогамии внутри одной из клеток образуются многочисленные мелкие подвижные половые клетки - гаметы. Внешне они совершенно одинаковы. Гаметы плавают в воде, соединяются попарно, сливаются и образуют зиготу, которая покрывается оболочкой и переходит в период покоя, после которого разрастается в новую особь.

При гетерогамии обуются гаметы разной величины, Сливаются обязательно две разные по величине гаметы: большая и малая. Полная дифференциация гамет происходит при оогамии. Гаметы образуются в особых клетках. Одна большая клетка - оогоний - делится и образует несколько крупных неподвижных женских гамет - яйцеклеток, богатых питательными веществами. В другой клетке - антеридии образуются мелкие многочисленные подвижные мужские гаметы - сперматозоиды. Слияние гамет происходит в оогонии, и образуется зигота. После периода покоя она развивается в новую особь.

На примере водорослей можно проследить эволюцию процессов полового размножения от примитивной изогамии к более сложной оогамии с образованием особых вместилищ гамет (оогониев и антеридиев). У наиболее сложно организованных водорослей одноклеточный оогоний окружен спирально скрученными нитями.

У водорослей встречается еще один своеобразный способ полового размножения - конъюгация (сцепление), когда сливаются две клетки соседних особей, внешне не отличающиеся от остальных клеток. Образующаяся в результате этого зигота после периода покоя вырастает в новый организм. Водоросли обитают как в пресных, так и в соленых водоемах, свободно плавают в них или прикрепляются к дну. Они способны жить на снегу и льду, в горячих источниках. Некоторые виды приспособились к существованию во влажных условиях на суше. На сырых почвах, коре деревьев, заборах, камнях, скалах часто появляются зеленые налеты, образованные водорослями. Сложное сожительство - симбиоз - водорослей с грибами привело к образованию своеобразных организмов -

лишайников.

Значение водорослей очень велико. В процессе фотосинтеза они потребляют углекислоту и обогащают воду и атмосферу кислородом, необходимым для дыхания всех живых организмов. Водоросли являются очень важным источником органического вещества на планете. Они служат пищей огромному количеству животных и тем самым обеспечивают им возможность жизни в воде. Прирост водорослей Мирового океана в год составляет в сухой массе 1/3 прироста биомассы всей растительности суши. Морские бурые и красные водоросли содержат йод (до 30 % веса золы), бром, калий. Из красных водорослей готовят агар-агар - студнеобразное вещество, богатое полисахаридами, которое применяется в бактериологии для приготовления питательных сред, а в кондитерском деле - мармелада, пастилы, мороженого. Некоторые виды морских водорослей человек употребляет в пищу, например морскую капусту ламинарию. В приморских районах водоросли используют на корм скоту и как удобрение, в некоторых странах их начинают культивировать для получения биомассы. Изучается возможность использования одноклеточной водоросли хлореллы, отличающейся быстротой синтеза белков, жиров, углеводов и витаминов, при создании круговорота веществ в обитаемых космических кораблях.

ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ.

Высшие растения - подцарство, объединяющее не менее 300 тыс. видов растений - от мхов до покрытосеменных. Их происхождение связано с выходом на сушу морских многоклеточных водорослей.

В воде все тело растения находится в одинаковых условиях освещения и увлажнения; на суше на смену таллому формируется тело, расчлененное на органы: корень и побег (листья и стебель). Усложняется и внутреннее строение, появляются специализированные ткани: покровные (защищающие растение от чрезмерной потери воды, колебаний температуры, повреждений), проводящие (для быстрого передвижения растворов минеральных и органических веществ между разделенными в пространстве органами - корнями и листьями), механические (обеспечивающие поддержание тела растения в неплотной воздушной среде).

Идет эволюция органов размножения, их приспособление к наземной среде. Формируются многоклеточные органы размножения вместо одноклеточных, характерных для водорослей. Многоклеточные стенки надежнее защищают гаметы (в архегониях и антеридиях) или споры (в спорангиях). Зигота развивается в типичный многоклеточный зародыш. Задержка зиготы внутри архегония - еще одно приспособление к выживанию в условиях суши. Зародыш (спорофит) на ранних критических стадиях развивается под защитой женского гаметофита.

У более примитивных высших растений (мхов, плаунов, хвощей и папоротников) половой процесс неразрывно связан с водой - без нее невозможно активное передвижение сперматозоидов. У семенных - наиболее высокоорганизованных растений - приспособление к наземному образу жизни выразилось в полной независимости полового размножения от капельно-жидкой воды.

Для всех высших растений характерны чередование в жизненном цикле полового и бесполого способов размножения и связанное с этим чередование поколений: бесполого (диплоидного спорофита) и полового (гаплоидного гаметофита). Соотношение поколений может быть различным: с преобладанием гаметофита (у моховидных) или спорофита (у остальных высших растений). В целом для эволюции высших растений характерна тенденция к усложнению и совершенствованию спорофита при одновременной редукции гаметофита. В условиях суши диплоидный спорофит с более богатой генетической основой, обеспечивающей изменчивость, обладая сложным внутренним и внешним строением, оказался более жизнеспособным, чем гаметофит.

Одни высшие растения (мхи, плауны, хвощи, папоротники) распространяются (расселяются) при помощи спор - их называют споровыми, другие (голосеменные и цветковые) - при помощи семян - их называют семенными. К высшим споровым растениям относят шесть отделов: Проптеридофиты, Псилотовидные, Моховидные, Плауновидные, Хвощевидные и Папоротниковидные, из них два первых отдела - вымершие группы растений.

ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ - BRYOPHYTA.

Общая характеристика. В этот отдел входит более 25 тыс. видов сравнительно просто организованных травянистых растений. От остальных высших растений они резко отличаются преобладанием в цикле развития гаметофита. У более примитивных форм гаметофит представлен

слоевищем или талломом, а у остальных расчленен на стебель и листья. Корней нет, их заменяют ризоиды.

Спорофит самостоятельно не существует, развивается и всегда находится на гаметофите, получая от него воду и питательные вещества. Спорофит представляет собой коробочку, где развивается спорангий, на ножке, связывающей ее с гаметофитом. Преобладание гаплоидного многолетнего самостоятельно живущего гаметофита над диплоидным однолетним паразитирующим на нем спорофитом очевидно.

Моховидные - древняя группа, связанная происхождением или с проптеридофитами, или непосредственно с водорослями. Ископаемые остатки их известны с девона, т. е. порядка 400 млн. лет назад.

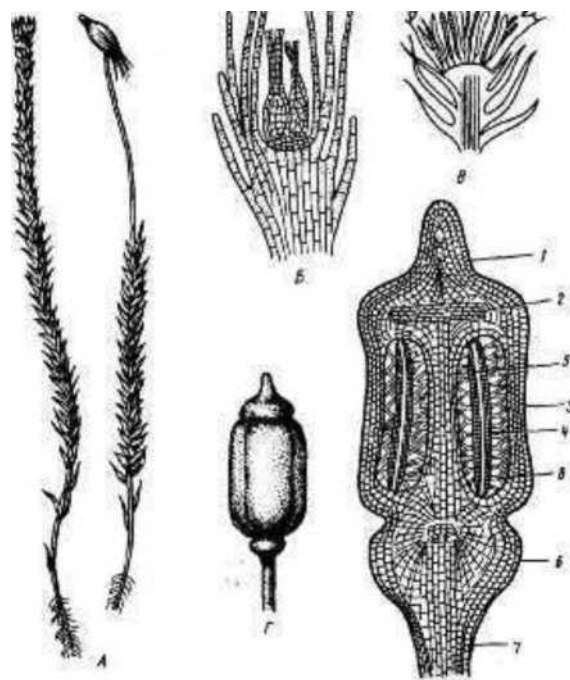
Класс Листостебельные мхи (Bryopsida, или Musci). В этот класс входит 2/3 видов моховидных, распространенных преимущественно в умеренной и холодной зонах земного шара. Мхи играют заметную роль в растительном покрове тундр, лесов и болот. Для них характерно радиальное строение гаметофита, имеющего стебель и листья. Основные подклассы: Бриевые, или Зеленые мхи, и Сфагновые, или Белые мхи.

К подклассу Бриевые, или Зеленые мхи (Bryidae), относится большая часть мхов (около 700 родов, объединяющих 14 тыс. видов), широко распространенных повсюду, особенно в тундровой и лесной зонах Северного полушария.

В нашей флоре одним из обычных видов является кукушкин лен обыкновенный (*Politrichum commune*). Густые дерновины кукушкина льна встречаются на сырой почве в лесах, на лугах и болотах. Прямостоячие неветвистые (высотой 15...20 см) стебли густо покрыты жесткими острыми листьями. От подземной части стебля отходят ризоиды. Внутреннее строение довольно сложное. В центре проходит тяж ксилемы, состоящий из водопроводящих мертвых клеток. Тяж окружен флоэмой из живых клеток, по которым передвигаются органические вещества. Есть ассимиляционная, механическая ткань и эпидерма.

Рис. 28. Кукушкин лен обыкновенный (*Politrichum commune*). А - общий

до - л I



вид гаметофита; Б - верхушка женского гаметофита (продольный разрез); Б' - верхушка мужского гаметофита; Г - коробочка спорогона; Д - продольный разрез коробочки: 1 - крышечка, 2 - эпифрагма, 3 - урночка, 4 - спорангий со спорами, 5 - колонка, 6 - апофиза, 7 - ножка, 8 - хлорофиллоносные нити.

Гаметофиты кукушкина льна раздельнополюе. На верхушке мужских особей развиваются антеридии, окруженные красно-бурыми листьями, на верхушках женских - архегонии. Оплодотворение подвижными двужгутиковыми сперматозоидами происходит в дождливую погоду или при сильной росе. Из зиготы здесь же на верхушке женского гаметофита вырастает спорофит, имеющий вид коробочки на длинной ножке. Коробочка снаружи прикрыта колпачком-остатком

архегония. Внутри коробочки - спорангий, где после мейоза образуются споры. После созревания спор колпачок, а затем и крышечка опадают и споры высыпаются через отверстия на верхушке коробочки. Во влажную погоду эти отверстия прикрываются рядом зубцов - перистомом. Споры разносятся ветром и, попадая в благоприятные условия, прорастают. Сначала образуется протонема, сходная с нитчатой водорослью, на которой формируются листостебельные побеги. Эти побеги вместе с протонемой представляют гаплоидное поколение - гаметофит, коробочка на ножке - диплоидное - спорофит.

К подклассу **Сфагновые**, или **Белые мхи** (Sphagnidae), относится свыше 300 видов единственного рода **Сфагнум** (Sphagnum). Сфагновые мхи распространены преимущественно на севере Евразии и Америки, где занимают обширные площади и являются основными образователями торфяных болот. Ветвистые стебельки сфагнума покрыты мелкими листьями. Короткие веточки скучены на верхушке стебля, длинные свешиваются вдоль него, образуя как бы фитиль, по которому поднимается вода. Ризоидов нет. Во взрослом состоянии нижние части растения отмирают, верхние же продолжают расти. Проводящих тканей нет.

В коре несколько слоев крупных мертвых гиалиновых клеток, наполненных обычно водой. Листья однослойные, состоят из узких длинных хлорофиллоносных клеток и крупных гиалиновых клеток, наполненных водой, как и в стебле. Благодаря такому строению сфагновые мхи впитывают воду, как губка, могут накапливать воды в 37 раз больше, чем их сухая масса. Развитие этих мхов вызывает переувлажнение и заболачивание территории. При высыхании мертвые клетки заполняются воздухом и мох становится бесцветным, отсюда и название - белые мхи.

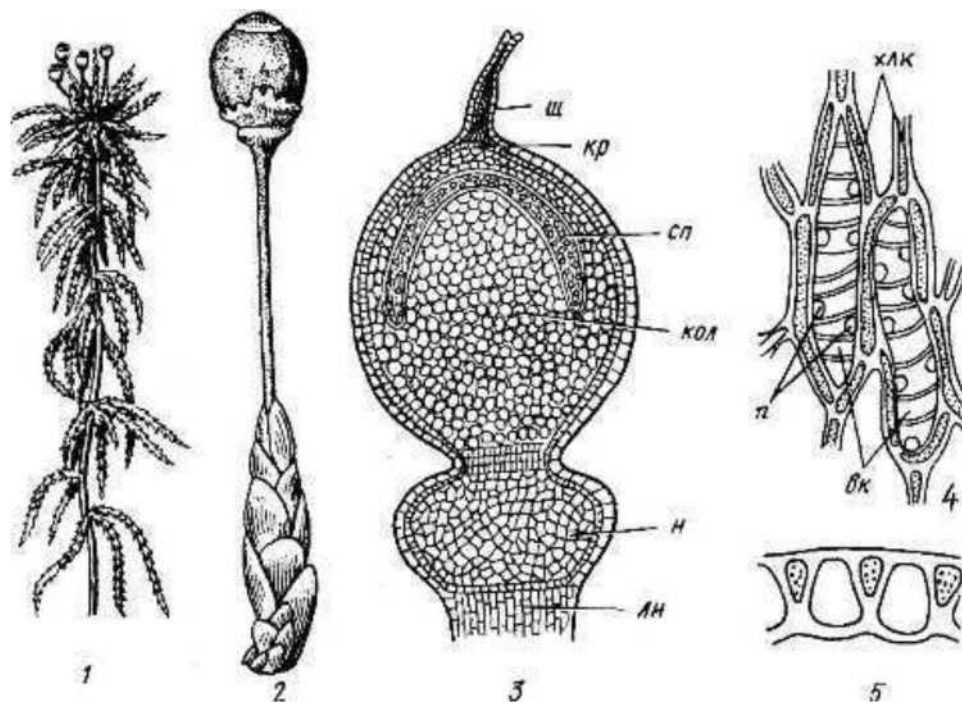


Рис. 30. Сфагнум (Sphagnum): 1 - внешний вид, 2 - верхушка ветви со спорогоном, 3 - спорогон (ш - остаток шейки архегония, кр - крышечка, сп - спорогоний, кол - колонка, н - ножка спорогона, ли - ложная ножка), 4 - часть веточного листа (хлк - хлорофиллоносные клетки, вк - водоносные клетки, п - поры), 5 - поперечный разрез листа.

Архегонии и антеридии сфагновых мхов располагаются на боковых веточках. Спорофит состоит из шарообразной коробочки и короткой ножки. Внутри коробочки формируется спорангий. Когда споры созревают, верхушка стебля сильно вытягивается,

крышечка с коробочки падает и споры высыпаются. Из споры вырастает пластинчатая протонема, на которой образуются олиственные побеги сфагнума. Распространение мхов, их роль в заболачивании и торфообразовании. Значение зеленых и особенно белых мхов очень велико. Развитие их в напочвенном покрове лугов препятствует семенному возобновлению трав, вызывает изреживание травостоя и падение урожайности трав на лугах. Накопление мхами воды приводит к заболачиванию лугов.

В лесу, где зеленые мхи часто образуют сплошные ковры под пологом ели и сосны, они препятствуют прорастанию семян деревьев. Проростки не могут пробиться через плотный моховой покров и гибнут. Но, безусловно, наиболее заметную роль играют мхи в заболачивании территории,

Ковер зеленых мхов задерживает испарение, приводит к переувлажнению, при котором зеленые мхи не могут существовать и уступают место белым мхам. Сфагновые мхи благодаря особенностям своего строения энергично накапливают воду. Отмирающие части сфагнума уплотняются и, пропитанные водой, превращаются в анаэробных условиях в торф. Торфяная масса легко впитывает воду и препятствует поступлению воздуха в почву. Создаются условия, при которых рост деревьев затрудняется, они гибнут - и на месте леса образуется болото. Рост торфяника идет очень медленно - 1 м в 1000 лет. В торфе благодаря высокому содержанию кислот и анаэробным условиям гниение сильно затруднено. Поэтому попавшие в торф остатки организмов и различные предметы почти не разлагаются.

Торф используют в качестве удобрения, топлива и, что наиболее перспективно, в качестве ценного химического сырья. При сухой перегонке торфа получают воск, парафин, фенолы, уксусную кислоту и другие вещества. Хотя торф и служит ценным сырьем, но заболачивание обширных территорий, вызываемое мхами (особенно сфагновыми), - явление отрицательное, так как препятствует росту и возобновлению лесов и делает невозможным сельскохозяйственное освоение угодий.

Однако осушение сфагновых болот на водоразделах должно проводиться достаточно осторожно, так как болота играют большую водоохранную роль. Медленно оттаивая, они задерживают сход талых вод, питают ручейки, ручьи и реки в течение лета, не давая им обмелеть.

ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ - LYCOPODIOPHYTES.

Плауновидные - очень древняя группа, к которой относятся как ископаемые, так и ныне живущие растения. Наиболее полного расцвета они достигли в каменноугольном периоде. Это были огромные (высотой до 30 м и диаметром до 2 м) деревья (лепидодендроны, сигиллярии) с колонновидными стволами. Крона формировалась за счет многочисленных дихотомических ветвлений; листья мелкие, с одной жилкой. Микрофиллы («маленькие листья») у некоторых ископаемых плаунов достигали в длину 1 м и более. Микрофилльный тип листьев - характернейший признак этого отдела.

Плауновидные играли важную роль в растительности земного шара, образуя леса. Остатки их участвовали в образовании каменного угля и нефти. К концу каменноугольного периода плауновидные в основном вымерли. В современной флоре они представлены вечнозелеными многолетними травами, реже - полукустарниками. Сохранилось около тысячи видов (четыре рода).

К роду **плаун** (*Lycopodium*) относят многочисленные (около 200 видов) многолетние вечнозеленые травы, которые распространены от арктических областей до тропиков. В хвойных лесах нашей страны широко распространен плаун булавовидный (*L. clavatum*). Его длинные (до 3 м)

стелющиеся дихотомически ветвящиеся побеги густо усажены жесткими мелкими листьями. От стебля отходят тонкие придаточные корни. Стебель имеет довольно сложную анатомию.

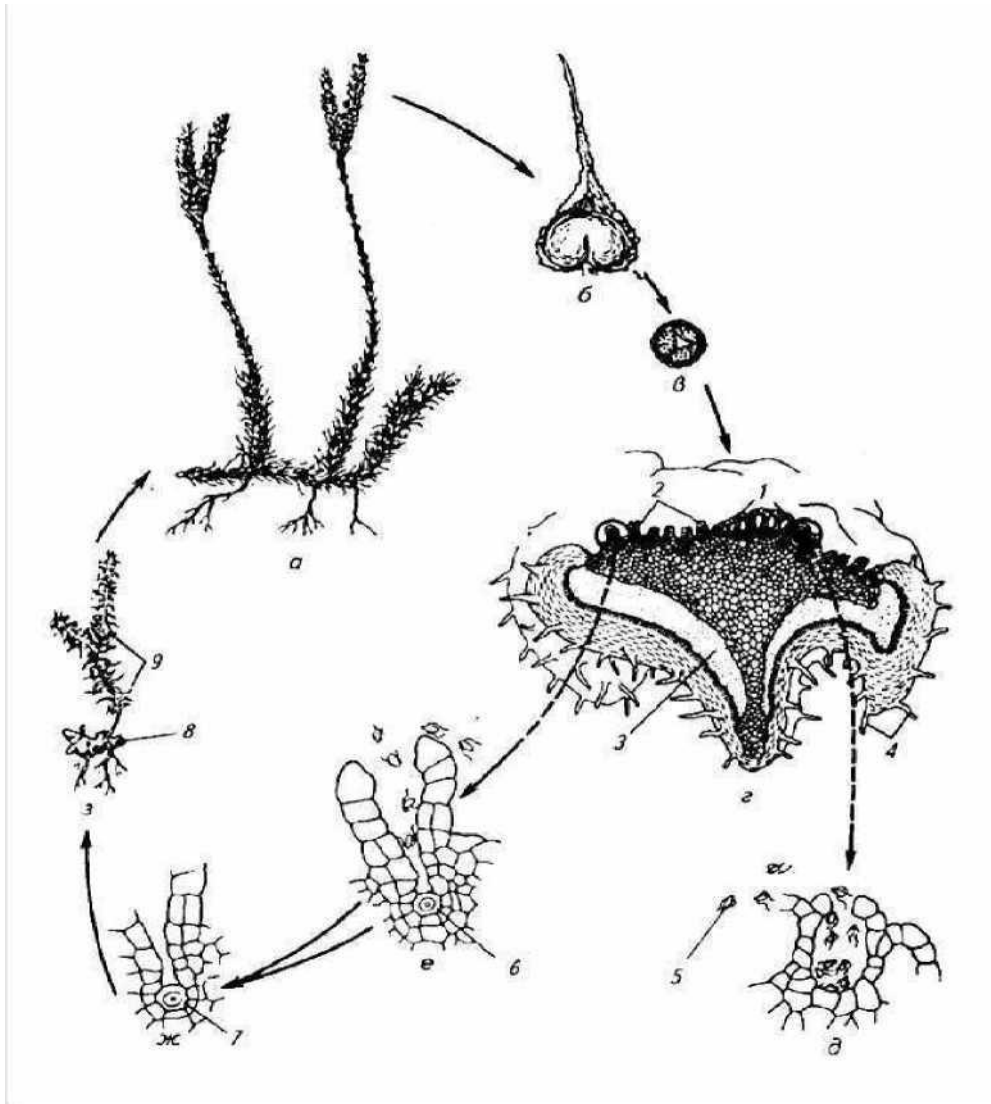


Рис.31. Цикл развития плауна булавовидного:

а - спорофит (2п); б - спорофилл со спорангием; в - спора (п); г - гаметофит (п) с антеридиями (1) и архегониями (2), микорризой (3) и ризоидами (4); д - антеридий со сперматозоидами (5); е - архегоний, оплодотворение (6 - яйцеклетка); ж - архегоний с зиготой (7); з - развитие на гаметофите (8) молодого спорофита (9).

В середине лета на верхушках приподнимающихся веточек появляются булавовидные спороносные колоски. Они располагаются обычно по два на ножках. Колосок состоит из оси и сидящих на ней листочков (спорофиллов). На верхней стороне спорофилла находится крупный почкообразный спорангий на короткой ножке. После мейоза в нем образуются гаплоидные споры. Все они одинаковой величины и покрыты толстой желтой оболочкой. Описанное растение представляет собой диплоидный спорофит. Из спор же развивается гаплоидный заросток - гаметофит. Заросток плауна ведет подземный образ жизни. Это очень маленький (диаметром 2...5 мм) бесцветный таллом. От нижней его поверхности отходят ризоиды. Через них в заросток вырастают гифы гриба, образуя своеобразную микорризу. В симбиозе с грибом, который обеспечивает питание, и живет заросток, лишенный хлорофилла и неспособный к фотосинтезу. Растет гаметофит очень долго - 6...15 лет. Лишь тогда на его верхней стороне образуются антеридии и архегонии обычного строения. И те и другие погружены в ткань заростка, только длинные шейки архегониев выдаются наружу. После оплодотворения яйцеклетки двужгутиковым сперматозоидом из зиготы развивается зародыш спорофита, растущий в брюшке архегония, а затем и взрослое растение.

Селагинелла (*Selaginella*) среди современных родов плауновидных насчитывает самое большое

(около 700) число видов, преимущественно тропических. Это нежные многолетние травянистые растения, требующие высокой влажности. Селагинеллы в отличие от плаунов характеризуются разноспоровостью. В спороносных колосках образуется два вида спор - мегаспоры и микроспоры. При прорастании из микроспоры образуется мужской гаметофит, состоящий из одной ризоидальной клетки и антеридия со сперматозоидами. Мегаспора развивается в женский гаметофит, не покидающий ее оболочки и состоящий из мелкоклеточной ткани, в которую погружены архегонии. После оплодотворения из яйцеклетки развивается зародыш и затем новый спорофит.

В отличие от мхов здесь наблюдается резкая половая дифференциация - от спор до однополых гаметофитов. Одновременно происходит сильная редукция гаплоидного поколения. Редукция гаметофита, связанная с разноспоровостью, представляет собой основное направление эволюции высших растений.

ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ - EQUISETOPHYTES

Хвощи произошли от проптеридофитов, хотя пути эти не со всем ясны. Появились хвощи в верхнем девоне, наибольшего разнообразия достигли в карбоне. Древовидные ископаемые каламиты (*Calamites*) достигали высоты 20 м.

До настоящего времени сохранился лишь один род хвощ (*Equisetum*), представленный 25 травянистыми видами.

Хвощи - многолетние травы лугов, болот, лесов и полей. От корневищ отходят придаточные корни и надземные побеги, обычно однолетние. Побеги имеют типичное членистое строение. От узлов отходят мутовки бурых чешуйчатых листьев, сросшихся

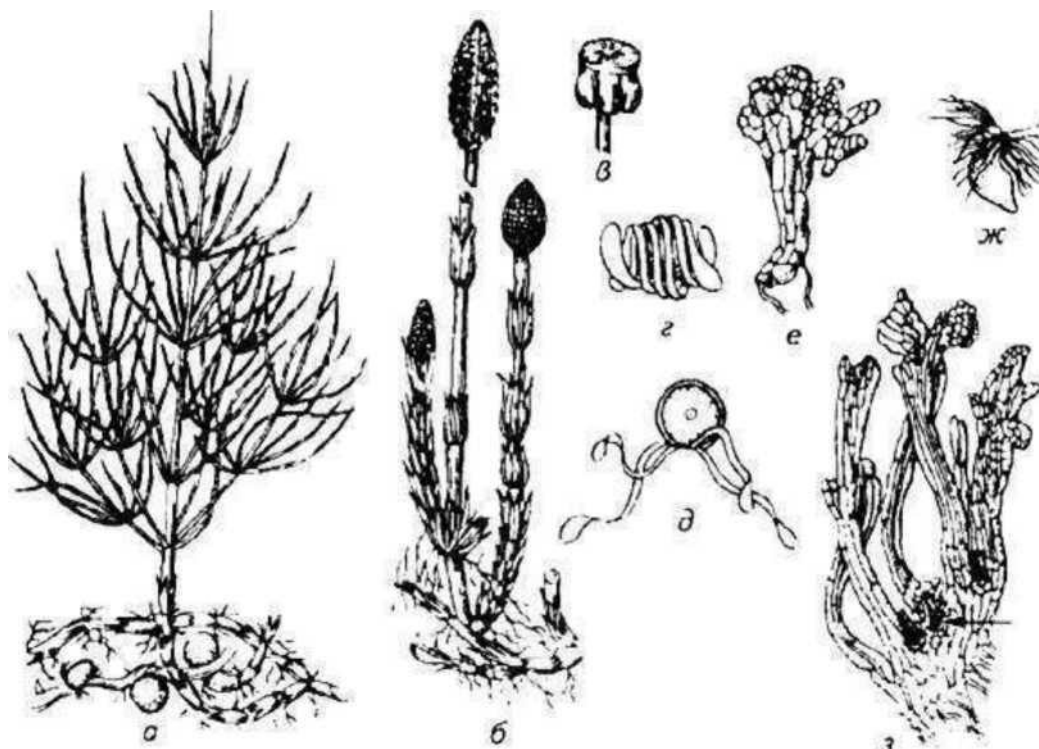


Рис.32. Хвощ полевой: а, б - вегетативный и спороносный побеги спорофита; в - спорангиефор со спорангиями; г, д - споры; е - мужской гаметофит с антеридиями; ж - сперматозоид; з - обоеполющий гаметофит с архегониями (показаны стрелкой).

в трубчатое влагалище, и мутовки боковых побегов. Функцию фотосинтеза выполняют ребристые стебли, в коре которых содержатся клетки с хлоропластами. Клетки эпидермы пропитаны кремнеземом. Место сердцевины в междоузлиях занято широкой полостью, узлы выполненные.

Споры образуются в спороносных колосках, развивающихся в зависимости от вида хвоща на верхушках ассимилирующих или спороносных побегов. На оси колосков находятся спорофиллы, имеющие вид щитка на ножке, к которому прикреплены 8...10 спорангиев. Образовавшиеся после мейоза споры покрыты толстой оболочкой, снабженной лентовидными пружинками элатерами. При высыхании элатеры закручиваются, а при увлажнении раскручиваются. Благодаря им споры сцепляются в довольно крупные, но рыхлые комочки. Вследствие этого они лучше разносятся

ветром, а при их прорастании образуется целая группа заростков, что облегчает оплодотворение.

Споры внешне одинаковы, но физиологически различны. При их прорастании образуются мужские и обоеполые заростки. Заростки - очень маленькие, размером с булавочную головку, растения. Они имеют вид небольших зеленых рассеченных пластинок, от нижней поверхности которых отходят ризоиды. Гаметофиты достигают зрелости через 3...5 недель. На концах лопастей мужских заростков развиваются антеридии. В средней части более крупных обоеполых заростков архегонии развиваются раньше антеридиев, что увеличивает вероятность оплодотворения чужими сперматозоидами. Сперматозоиды спирально скрученные,

многожгутиковые. Из зиготы, минуя период покоя, развивается зародыш, а из него - взрослый спорофит.

Разные виды хвощей различаются по строению побегов спорофита. Например, у злостного сорняка - хвоща полевого (*E. arvense*) весенние бесхлорофилльные неветвящиеся спороносные побеги, на верхушках которых находятся спороносные колоски, после образования спор отмирают, а от тех же корневищ образуются летние вегетативные ассимилирующие побеги с мутовками зеленых веточек. У других видов (хвоща болотного и речного) спороносные колоски образуются на ассимилирующих побегах. Большинство хвощей несъедобны. Некоторые виды хвощей, попадая в сено в большом количестве, могут вызвать отравление животных.

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ - POLYPODIOPHYTES.

Папоротники представляют собой наиболее жизнеспособную эволюционную ветвь, происхождение которой связано с проптеридофитами. Возникли они в девоне; в карбоне древовидные папоротники вместе с ныне ископаемыми плаунами и хвощами господствовали в растительном покрове Земли. Большинство их вымерло, оставшиеся дали начало мезозойским формам, которые и сейчас представлены очень широко. По числу видов папоротники намного превосходят все остальные отделы высших споровых. Характерные особенности папоротников: преобладание долговечного листостебельного спорофита над эфемерным примитивным гаметофитом, наличие у спорофита крупных, обычно перисторассеченных, сложно устроенных листьев - вай (макрофиллия), расположение спорангиев группами (сорусами) на нижней стороне листьев.

Современные папоротники насчитывают около 300 родов (12 тыс. видов); они распространены по всему земному шару, преимущественно в условиях высокой влажности. В тропической Азии, Австралии, Южной Америке, где растет около 2/3 видов, кроме разнообразных трав, лиан и эпифитов встречаются древовидные папоротники с высокими стволами и веером перистых листьев на вершине. Они образуют светлые горные леса. В странах умеренного климата папоротники - это многолетние корневищные травы сырых тенистых лесов, реже болот.

У таких папоротников нашей флоры, как папоротник орляк, мужской папоротник, надземный стебель отсутствует, развито лишь подземное корневище. Анатомическое строение стебля довольно сложное: в коре имеется механическая ткань, в центре - несколько концентрических проводящих пучков.

Листья папоротников разнообразны по величине (от 2...4 мм у некоторых эпифитов до 6 м у древовидных форм), форме и расчлененности. Наиболее часто листовая пластинка перистая или дважды-, триждыперистая. В молодом возрасте листья свернуты улиткообразно, нарастают они верхушкой. У наших видов листья однолетние.

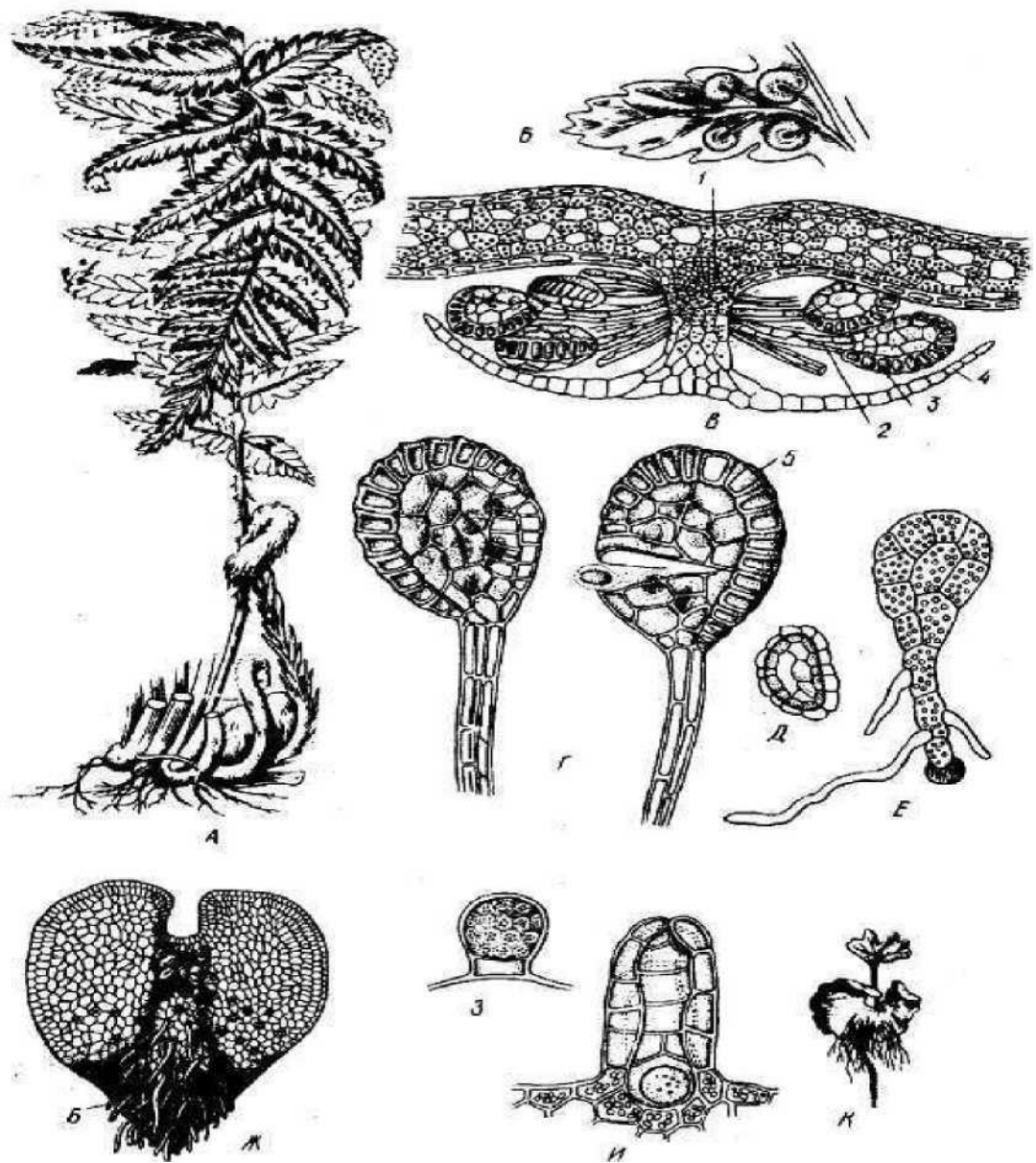


Рис.33. Щитовник мужской:

А - спорофит; Б - сорусы на нижней стороне вайи; В - разрез соруса (1 - плацента, 2 - ножка спорангия, 3 - спорангий, 4 - ризоиды); Г - спорангий (5 - антеридии); Д - спора; Е - протонема; Ж - гаметофит (6 - архегонии); З - антеридий; И - архегоний; К - молодой спорофит.

На нижней стороне листьев образуются спорангии, сидящие кучками - сорусами, на выросте листа - плаценте и прикрытые общим покрывальцем - индусием. Стенка спорангия однослойная, состоит из тонкостенных клеток, среди которых выделяется кольцо, вернее, полукольцо клеток с сильно утолщенными стенками. Утолщены лишь внутренние и радиальные стенки, поэтому при падении тургора к моменту созревания спор внешние стенки клеток кольца сжимаются, и стенка спорангия разрывается поперек. Гаплоидные споры, образовавшиеся в результате мейоза, высыпаются и, попав в благоприятные условия, прорастают, давая обоеполющий заросток (гаметофит). Это сердцевидная зеленая пластинка площадью около 1 см^2 , однослойная по краям и многослойная в середине. От нижней стороны отходят ризоиды. Здесь же образуются вначале антеридии, а позднее (на более молодой многослойной части, ближе к выемке) архегонии. Раскрываются антеридии во время дождя или обильной росы, сперматозоиды (штопорообразно извитые, с пучком жгутиков, с пузырьком цитоплазмы сзади) проникают в архегонии, направляемые веществами (типа яблочной кислоты), которые те выделяют, и оплодотворяют яйцеклетку. Из зиготы развивается зародыш, а затем взрослый спорофит. За исключением нескольких родов, все папоротники равноспоровые. У них наблюдается правильная смена поколений с преобладанием диплоидного многолетнегосложно организованного спорофита над гаплоидным эфемерным, примитивно устроенным гаметофитом.

У разнospоровых водных папоротников эта неравнозначность поколений выражена еще резче. Из микро- и мегаспоры прорастают крайне редуцированные заростки, состоящие из половых органов и небольшого числа вегетативных клеток. Среди них наиболее известны три рода - марсилия, сальвиния и азолла. В России, в низовьях Волги, встречаются сальвиния плавающая и марсилия четырехлистная.

Азолла (*Azolla*) - шесть видов мелких плавающих на поверхности воды папоротников из водоемов тропиков, субтропиков и умеренных областей (два из них натурализовались в Западной и Центральной Европе). Побеги тонкие (до 25 см), ветвящиеся, густо покрыты двухлопастными мелкими (0,5... 1 см) листьями, в узлах - пучки придаточных корней. Замечательная особенность азоллы - ее симбиоз с азотфиксирующей цианобактерией - анабеной азоллы (*Anabaena azollae*). На этом основано использование азоллы в Японии, Китае и Индокитае в качестве зеленого удобрения для рисовых полей.

ЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ - ЭУКАРИОТЫ. ОТЛИЧИЕ ЭУКАРИОТ ОТ ПРОКАРИОТ

Эукариоты - основная ветвь развития живой природы. От прокариот они обособились почти сразу после возникновения жизни.

Главная особенность эукариот, из-за которой они и получили свое название, - наличие настоящего ядра. Генетический аппарат клетки защищен оболочкой, обособлен от цитоплазмы. Двумембранная оболочка отграничивает ядро, обеспечивая создание внутри него условий, оптимальных для работы ДНК. Линейные молекулы ДНК связаны с белками и образуют внутри ядра хромосомы.

Кроме мембран, образующих оболочку ядра, в цитоплазме эукариот развиты и другие внутренние мембраны. Их появление привело к формированию многочисленных органелл: одномембранных

(эндоплазматическая сеть, диктиосомы аппарата Гольджи, лизосомы) и двумембранных - митохондрий и пластид (у растений).

Ни один из ядерных организмов не способен к фиксации азота.

Фотосинтезирующие эукариоты, имеющие хлоропласты, стали растениями (автотрофные эукариоты). Все остальные эукариоты - гетеротрофы. Первыми эукариотами были различные одноклеточные жгутиковые, от которых произошли водоросли (низшие растения), грибы, слизевики и простейшие (примитивные животные).

ЦАРСТВО ГРИБЫ.

Грибы - одно из самых больших царств эукариот. Они появились на Земле 450- - 500 млн. лет назад, в силуре.

В составе царства три отдела: Грибы, Слизевики и Лишайники.

Грибы - основные и самые типичные представители этого царства. Родство слизевиков не вполне ясно, многие считают их даже отдельным царством. Лишайники, которые раньше относили к растениям, сейчас предпочитают рассматривать в составе грибов.

ОТДЕЛ ГРИБЫ - МУСОТА, FUNGI.

Общая характеристика. Грибы - обширная группа гетеротрофных организмов, древних по происхождению. Остатки грибов найдены в отложениях силура и девона. В настоящее время насчитывается около 100 тыс. видов грибов. Они занимают особое место среди живых организмов, образуя самостоятельное царство наряду с царствами животных и растений. Вместе с тем грибы имеют черты сходства как с животными, так и с растениями. Как и животные, они лишены пластид и хлорофилла и поэтому им требуется для питания готовое органическое вещество. Запасным веществом в клетке, как у животных, является (большой частью) гликоген, а не крахмал. Основное вещество оболочки - полисахарид хитин. Продуктом обмена веществ является мочевины. Вместе с тем по способу питания путем всасывания растворов питательных веществ осмотическим путем и

адсорбции, неподвижности в вегетативном состоянии и неограниченному росту они приближаются к растениям. Грибы очень широко распространены в природе в самых различных субстратах. Среди них встречаются сапрофиты и паразиты. Среди сапрофитных грибов наиболее обширна группа почвенных грибов. Эти грибы участвуют вместе с бактериями в разложении органического вещества, образовании гумуса. Грибы, разлагающие лесную подстилку и отмершую траву, включают группу широко известных шляпочных грибов. Многие почвенные грибы образуют микоризу - симбиоз с корнями травянистых и древесных высших растений.

Среди сапрофитов встречаются грибы, которые дополнительно способны питаться как хищники, улавливая круглых мелких червей нематод. Многие грибы являются паразитами растений и животных, вызывая их заболевания. Фитопатогенные грибы наносят большой урон сельскому хозяйству, служат причиной болезней домашних животных, пчел. Известны грибы возбудители заболеваний человека.

Строение. Грибы чрезвычайно разнообразны по внешнему виду и размерам. Основой вегетативного тела всех грибов является мицелий, или грибница. Грибница

состоит из тонких ветвящихся бесцветных нитей - гиф. Гифы могут пронизывать субстрат, на котором живет гриб, или находиться на его поверхности. Через грибницу происходит всасывание питательных веществ. Мицелий образует тяжи, иногда достигающие нескольких метров длины. Мицелий имеет различную продолжительность жизни: от нескольких дней до многих лет. У низших грибов мицелий представляет собой как бы одну разветвленную многоядерную клетку и называется нечленистым. У большинства грибов грибница разделена перегородками на отдельные клетки, называемые септами, содержащие одно или несколько ядер. Встречаются грибы, тело которых представляет собой протопласт без оболочки. Клетка грибов имеет плотную клеточную оболочку, состоящую из хитина - азотсодержащего полисахарида. В протопласте находятся рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи, эндоплазматический ретикулум, вакуоли и ядра. Цитоплазма содержит белки, ферменты, углеводы, липиды аминокислоты. При образовании органов спороношения гифы гриба тесно переплетаются между собой, образуя плотную ложную ткань, или плектенхиму (например, плодовые тела шляпочных грибов).

Размножение. Для грибов характерно вегетативное, бесполое и половое размножение.

Вегетативное - осуществляется частями мицелия путем почкования отдельных клеток и специальных хламидоспор и артроспор (толстостенных клеток, приспособленных для перенесения неблагоприятных условий).

Бесполое - осуществляется спорами и имеет для грибов основное значение. У наземных грибов споры образуются внутри специальных одноклеточных шаровидных спорангиев (спорангиоспоры). Спорангии образуются на вертикальных гифах спорангионосцах, отходящих от мицелия. В одном спорангии может быть до десяти тысяч спор (гриб мукор). У некоторых грибов споры образуются непосредственно на вертикальных гифах - конидионосцах и отчленяются от них (гриб пеницилл). Такие споры называются конидиями. Споры разносятся токами воздуха. Попав в благоприятные условия, они прорастают, образуя новый мицелий. У водных грибов споры имеют жгутики и обладают подвижностью - это зооспоры. Половое размножение отмечено для всех грибов, кроме несовершенных. Формы полового процесса разнообразны: гаметогамия, гаменгиогамия и соматогамия.

Гаметогамия - слияние гамет, образующихся в гаметангиях. При этом гаметы могут быть морфологически неразличимыми. Такой процесс называется изогамией. При слиянии гамет разных размеров происходит гетерогамия. При оогамии крупные неподвижные яйцеклетки, формирующиеся в оогониях, оплодотворяются мелкими подвижными сперматозоидами, образующимися в антеридиях.

Соматогамия характерна для базидиомицетов. Это слияние двух клеток вегетативного мицелия базидия. На базидии возникают четыре базидиоспоры, дающие начало новому мицелию.

Гаметангиогамия характерна для аскомицетов и зигомицетов. Она состоит в слиянии двух половых структур, не дифференцированных на гаметы.

Рассмотрим некоторые классы отдела настоящие грибы.

Грибы подразделяются на шесть классов: 1) хитридиомицеты, 2)

зигомицеты, 3) оомицеты, 4) аскомицеты (сумчатые), 5) базидиомицеты (базидиальные), б) дейтеромицеты (несовершенные грибы). Рассмотрим представителей некоторых классов.

Класс зигомицеты - *Zigomycetes*.

Подавляющее большинство представителей этого класса - плесени, живущие на органическом материале. Споры этих грибов в огромном избытке находятся в атмосфере и на поверхности почвы. Примером этого класса может служить гриб **мукор**, или **белая головчатая плесень** (рис.22).

Это очень распространенный плесневый гриб, живущий на пищевых продуктах, особенно на

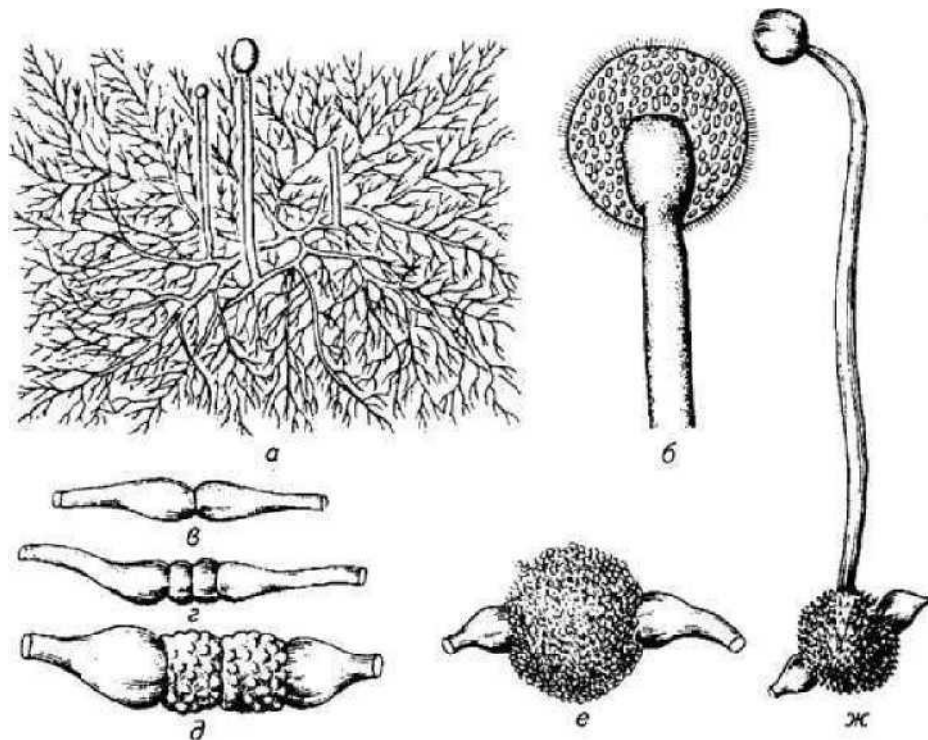


Рис.22. Мукор, или головчатая плесень:

а - мицелий со спорангиеносцами и спорангиями; б - спорангий (внутри колонка и споры); в,г,д - процесс зигогамии; е - образование зиготы; ж - прорастание зиготы и образование зародышевого спорангия.

влажном хлебе, помещенном в затененное место. После попадания споры на субстрат пышно развивается гаплоидный мицелий, пронизывая его во всех направлениях. От массы мицелия отходят кое-где кверху вертикальные гифы, заканчивающиеся шаровидными спорангиями со спорами. Когда спорангий созревает, он чернеет. Споры разносятся токами воздуха и обеспечивают бесполое размножение плесневого гриба.

Половое размножение - зигогамия происходит при истощении питательных веществ в субстрате. При этом между гифами разных или одного мицелия образуются небольшие боковые выросты. Они растут навстречу друг другу и смыкаются. В каждом боковом отростке отчленяется небольшой участок гифа - гаметангий. Два гаметангия, физиологически разнополюсы, сливаются и образуют быстрорастущую зиготу. Такая зигота называется зигоспорой. Зигоспора прорастает, образуя короткую гифу, на конце которой формируется спорангий со спорами. Споры прорастают, давая начало новому гаплоидному мицелию. Таким образом, происходит чередование полового и бесполого поколения плесневых грибов.

Класс аскомицеты, или сумчатые грибы, - *Ascomycetes*.

Аскомицеты, или сумчатые грибы,- один из обширных классов грибов. В нем более 30 тыс. видов, т. е. около 30% всех известных грибов. Все аскомицеты имеют членистый мицелий. К этому классу относятся такие известные грибы, как пекарские дрожжи, сморчки, строчки, спорынья, мучнистая роса, аспергилл, пеницилл и др.

нарушениях обмена веществ.

Спорынья пурпурная - *Claviceps purpurea*. Гриб спорынья паразитирует на колосьях злаков. К концу лета на пораженных спорыньей растениях хорошо заметны склероции, имеющие вид рожков черного цвета. Они состоят из плотного переплетения гиф и содержат запас питательных веществ в виде белков, жиров и гликогена, а также высокотоксичные алкалоиды (эрготамин, эргометрин, эргокриптин и др.). Опадая осенью на почву, склероции зимуют. Весной прорастают головчатыми образованиями из плотного сплетения гиф. На поверхности головок развиваются перитеции, имеющие кувшинообразную форму. В них формируются аскоспоры. Ко времени цветения злаков аскоспоры созревают, разносятся ветром и заражают новые растения. Попадая на цветки колосьев, аскоспоры прорастают, внедряясь гифами в завязь пестика. В завязи масса мицелия покрывается слоем кондиеносцев, от которых отчленяются конидии. Конидии погружены в «медвяную росу», привлекающую насекомых. Происходит новый этап заражения растений. К осени вместо зерновок в колосьях формируются склероции.

Склероции спорыньи используются в медицине. Алкалоиды оказывают влияние на центральную нервную систему. Применяются в гинекологии при атонии матки.

Аскомицеты из родов аспергилл - *Aspergillus* и пеницилл - *Penicillium*.

Пеницилл служит источником получения антибиотиков. Продуктом гриба пеницилла является антибиотик пенициллин, обладающий антимикробным действием. Штаммы аспергилла используются для производства лимонной кислоты.

Литература

А) Основная:

- 1 Ботаника [Текст]: рекомендовано УМО вузов РФ по агрономическому образованию в качестве учебника для студентов высших учебных заведений, обучающихся по направлениям и специальностям агрономического образования / И. И. Андреева, Л. С. Родман. - 4-е изд., перераб. и доп. - М. : КолосС, 2010. - 584 с. : ил.
- 2 Брынцев, В.А. Ботаника [Электронный ресурс] : учебник / В.А. Брынцев, В.В. Коровин. — Электрон. дан. — СПб.:Лань, 2015. — 391 с. — Режим доступа:http://e.lanbook.com/books/element.php?pl1_id=61357
- 3 Пятунина С.К. Ботаника. Систематика растений [Электронный ресурс]: учебное пособие/ Пятунина С.К., Ключникова Н.М.— Электрон. текстовые данные.— М.: Прометей, 2013.— 124 с.— Режим доступа:<http://www.iprbookshop.ru /23975>
- 4 Демина М.И. Геоботаника с основами экологии и географии растений [Электронный ресурс]: учебное пособие/ Демина М.И., Соловьев А.В., Четчина Н. В.— Электрон. текстовые данные.— М.: Российский государственный аграрный заочный университет, 2013.— 148 с.— Режим доступа:<http://www.iprbookshop.ru /20643>
- 5 Павлова М.Е. Ботаника [Электронный ресурс]: конспект лекций. Учебное пособие/ Павлова М.Е.— Электрон. текстовые данные.— М.: Российский университет дружбы народов, 2013.— 256 с.— Режим доступа:<http://www.iprbookshop.ru /22163>

Б) Дополнительная:

1. [Родман, Л. С.](#) Ботаника [Текст] : учебник / Л.С. Родман. - М. : Колос, 2001. - 328 с. : ил. - (Учебники и учеб. пособие для высших учеб. заведений).
2. [Андреева, Ивелина Ивановна.](#) Ботаника [Текст] : учебник / И.И.Андреева, Л.С.Родман. - 3-е изд., перераб. и доп. - М. : Колос, 2007. - 528 с. : ил. - (Учебники и учебные пособия для студентов высших учебных заведений).
3. Тарасов К.Л. Ботаника. Курс альгологии и микологии [Электронный ресурс]: учебник/ Тарасов К.Л., Камнев А.Н., Беляков Г.А.— Электрон. текстовые данные.— М.: Московский государственный университет имени М.В. Ломоносова, 2007.— 559 с.— Режим доступа: <http://www.iprbookshop.ru/13164>
4. Алексеенко В.А. Геоботанические исследования для решения ряда экологических задач и поисков месторождений полезных ископаемых [Электронный ресурс]: учебное пособие/ Алексеенко В.А.— Электрон. текстовые данные.— М.: Логос, 2011.—244с.—Режимдоступа:<http://www.iprbookshop.ru /9053>
5. Рыковский Г.Ф. Происхождение и эволюция мохообразных [Электронный ресурс]: монография/ Рыковский Г.Ф.— Электрон. текстовые данные.— Минск: Белорусская наука, 2011.— 433 с.— Режим доступа:<http://www.iprbookshop.ru /10111>

Гирфанова Юлия Рамилевна

БОТАНИКА:

краткий курс лекций

для подготовки бакалавров очной и заочной форм обучения по направлению подготовки 35.03.07 «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции». - Димитровград: Технологический институт – филиал УлГАУ, 2021.- 84 с.