

МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ  
БЕЛОРУССКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МЕДИЦИНСКИЙ УНИВЕРСИТЕТ  
КАФЕДРА ОРГАНИЗАЦИИ ФАРМАЦИИ

**Н. С. Гурина, О. А. Кузнецова, О. В. Мушкина**

**ФАРМАЦЕВТИЧЕСКАЯ БОТАНИКА:  
ЦИТОЛОГИЯ, ГИСТОЛОГИЯ  
И АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ**

Курс лекций



Минск БГМУ 2013

УДК 615.1:581(075.8)  
ББК 52.82 я73  
Г95

Рекомендовано Научно-методическим советом университета в качестве  
курса лекций 19.06.2013 г., протокол № 10

Р е ц е н з е н т ы: зав. каф. биологии Белорусского государственного медицин-  
ского университета, доц. В. Э. Бутвиловский; зав. каф. ботаники Белорусского госу-  
дарственного университета, доц. В. Д. Поликсенова

**Гурина, Н. С.**

Г95 Фармацевтическая ботаника : цитология, гистология и анатомия растений :  
курс лекций / Н. С. Гурина, О. А. Кузнецова, О. В. Мушкина. – Минск : БГМУ,  
2013. – 100 с.

ISBN 978-985-528-866-5.

Составлен на основе типовой программы по фармацевтической ботанике, включает 10 лекций  
по цитологии, гистологии и анатомии растений.

Предназначен для студентов 2-го курса фармацевтического факультета.

УДК 615.1:581(075.8)  
ББК 52.82 я73

**ISBN 978-985-528-866-5**

© Гурина Н. С., Кузнецова О. А., Мушкина О. В., 2013  
© УО «Белорусский государственный  
медицинский университет», 2013

## Лекция 1. СТРОЕНИЕ И ОРГАНИЗАЦИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Ботаника — биологическая наука, всесторонне изучающая растения, является необходимым предметом, дающим теоретические знания и практические навыки, необходимые в будущей работе провизора. Более 30 % всех лекарственных средств готовят на основе лекарственного растительного сырья (ЛРС). Идентификация сырья и определение его качества невозможно без специальных знаний:

1. *Анатомия растений* — основа микроскопического анализа ЛРС.

2. *Морфология* — основа макроскопического анализа ЛРС.

3. *Физиология растений* необходима для изучения метаболизма в растениях биологически активных веществ (БАВ), особенностей их накопления.

4. *Систематика растений* необходима для изучения классификации и эволюционного положения растений.

5. *Ботаническая география* — основа рациональной заготовки лекарственных растений и их охраны.

6. *Экология растений (фитоценология)* необходима при введении растений в культуру или их интродукции.

**Растение — живой организм.** Каждый растительный организм — это открытая, саморегулирующаяся, самовоспроизводящаяся система, которой присущи потоки материи, энергии и информации. Поток материи лежит в основе обмена веществ.

Обмен веществ (метаболизм) — совокупность реакций ассимиляции и диссимиляции, т. е. анаболизма и катаболизма. У растений выделяют *первичный обмен веществ* (синтез и распад белков, углеводов, жиров, нуклеиновых кислот, аскорбиновой кислоты) и *вторичный* (образование, превращение органических соединений других классов — алкалоидов, гликозидов, дубильных веществ и др.)

Поток энергии непрерывно связан с потоком материи и реализуется через синтез и распад аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ), происходит соответственно при ассимиляции и диссимиляции. Организм — это открытая система, т. к. не может существовать без притока энергии извне. Для большинства растений источником энергии является Солнце, и эта энергия накапливается в виде химических связей в процессе фотосинтеза. Такие организмы называются *автотрофными (фототрофными)*. В отличие от растений, животные, грибы, бактерии используют для жизнедеятельности энергию, высвобождаемую при расщеплении поглощаемых ими органических веществ — *гетеротрофные организмы*.

Поток информации лежит в основе самовоспроизведения организмов и связан с функциями нуклеиновых кислот.

Растение как целостный организм имеет характерные уровни строения живого: молекулярный, клеточный, тканевой, органный, организменный, популяционный, видовой, биогеоценотический, биосферный.

### ИСТОРИЯ ОТКРЫТИЯ КЛЕТКИ, КЛЕТОЧНАЯ ТЕОРИЯ

Клетка — основная структурная единица живого. Открытие ее (Гук, 1665; Мальпиги; Грю, 1671) связано с изобретением светового микроскопа. Дальнейшие исследования Р. Вирхова, К. Бэра показали, что организмы начинают свое развитие из одной клетки, а каждая клетка образуется путем деления материнской. Это нашло свое выражение в клеточной теории, основные положения которой сформулированы французским ботаником Дютроше (1824), русским ботаником П. Ф. Горяиновым (1834) и немецкими исследователями Шлейденом и Шванном (1838–1839).

*Современная клеточная теория* включает следующие основные положения:

1. Клетка — основная единица строения, развития и жизнедеятельности живых организмов.
2. Клетки растений и животных сходны по строению, химическому составу и основным проявлениям жизнедеятельности.
3. Клетки образуются в результате деления материнских клеток.
4. Клетки специализированы по функциям и образуют ткани.
5. Ткани формируют органы.

### СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

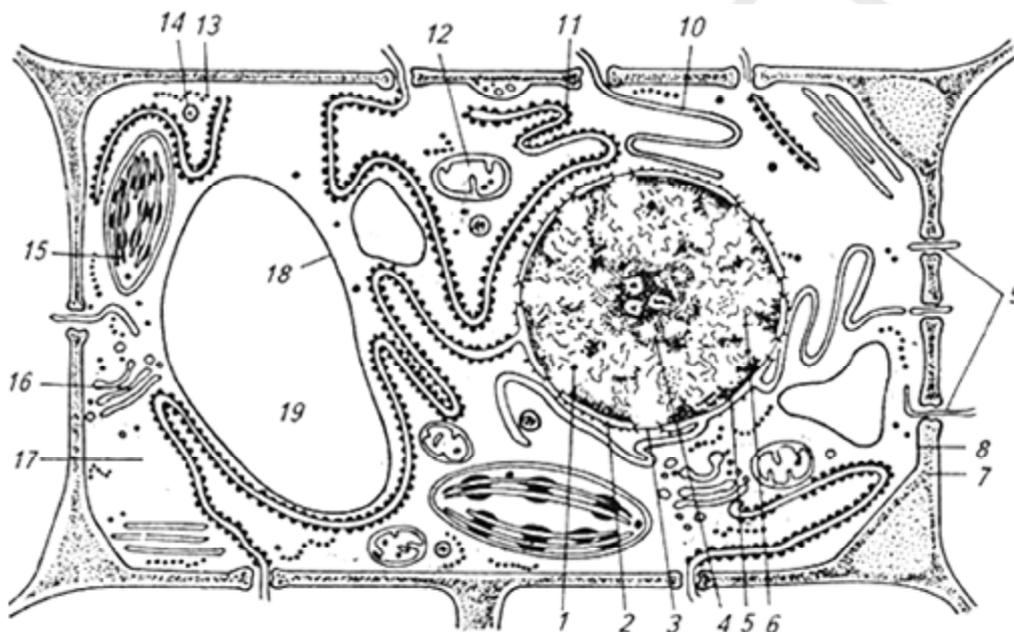
По форме различают *паренхимные* (длина и ширина клетки более или менее одинаковы) и *прозенхимные* (длина более чем в два раза превышает ширину) растительные клетки.

Основными структурными частями соматической клетки являются: оболочка, цитоплазма, ядро, вакуоль (рис. 1). Живая часть клетки (цитоплазма, ядро) называется *протопластом*.

**Клеточная оболочка.** Клетки растений окружены плотной оболочкой, наличие которой отличает их от клеток животных, хотя установлено, что и клетки животных покрыты оболочкой гликопротеидного вещества муцина (сахар и белок) — яйца морских ежей, амфибий, клетки, выстилающие желудочно-кишечный тракт, эпителий и др. Клеточная оболочка защищает протопласт от неблагоприятных внешних воздействий и придает клетке определенную форму и прочность.

**Формирование и рост клеточной оболочки.** В процессе деления клеток между ними возникает тончайший слой аморфного вещества — межклеточная или *срединная пластинка*. По физическим и химическим свойствам она имеет пектиновую природу. Она может разрушаться, и соседние клетки разъединяются. С каждой стороны срединной пластинки

образуется тончайшая пленка из целлюлозы. Эта тонкая целлюлозная пленка называется *первичной оболочкой* и содержит около 5 % целлюлозы. По мере роста молодых клеток увеличивается и первичная оболочка, становится толще. Вначале у очень молодых клеток мицеллярные тяжи образуют трехмерную сетку. Она легко растягивается. По мере роста клетки оболочка растягивается, к уже имеющимся пучкам мицелл присоединяются новые. Сетка становится более плотной и тесной. Общая толщина ее растет. Пластичность оболочки снижается, закрепляется определенный размер и форма клетки. Последующее утолщение клеточной оболочки называется вторичным, а наслаивающаяся оболочка называется *вторичной оболочкой*. Она состоит главным образом из полисахаридов — целлюлозы (50 %), гемицеллюлозы (30 %) и пектиновых веществ (20 %).



*Рис. 1.* Строение растительной клетки по данным электронной микроскопии:

1 — ядро; 2 — ядерная оболочка; 3 — ядерная пора; 4 — ядрышко; 5 — хроматин; 6 — кариоплазма; 7 — клеточная стенка; 8 — плазмалемма; 9 — плазмодесмы; 10 — агранулярная эндоплазматическая сеть; 11 — гранулярная эндоплазматическая сеть; 12 — митохондрия; 13 — рибосомы; 14 — лизосома; 15 — хлоропласт; 16 — диктиосома; 17 — гиалоплазма; 18 — тонопласт; 19 — вакуоль

Целлюлоза имеет фибриллярное строение. Глюкозные остатки в молекуле целлюлозы образуют цепи — мицеллы, которые объединяются в пучки. Мелкие пучки — в крупные и т. д. Чистая целлюлоза бесцветна, прочна и стойка против различного рода механических и физических воздействий. Промежутки между пучками мицелл заполнены пектиновыми веществами, способными при намачивании набухать. Пектиновые вещества заполняют и межклеточные пространства, склеивая клетки между собой. Часто на стенках клеток откладывается не целлюлоза, а гемицеллюлоза — вещество, стоящее ближе к крахмалу.

Утолщение клеточных оболочек происходит в основном за счет пропитывания их особыми веществами, обеспечивающими дополнительную прочность и стойкость. Это лигнин, суберин, кутин. Лигнин — вещество, близкое к целлюлозе, но углерода в нем относительно больше. Такое видоизменение называется одревеснение. Суберин и кутин по своей природе близки к жирам. Клеточные оболочки, пропитанные ими, не смачиваются водой и почти непроницаемы для воды и газов. Это уменьшает испарение с поверхности клеток. Кутикулой покрывается только наружная поверхность клеточных оболочек (поверхность листа), поэтому клетки сохраняют свою жизнеспособность. Сквозное пропитывание этими веществами клеточной оболочки приводит к опробковению, что вызывает отмирание протопласта клетки.

Минерализация оболочек отмечена в небольшой степени у всех клеток. Обычно это бывают соли кальция или кремниевой кислоты. Кальций встречается в виде углекислой или щавелевокислой извести. Углекислая известь может откладываться не только в оболочках, но и на поверхности эпидермы, осаждаясь из выделений водных устьиц, в жгучих волосках крапивы вместе с кремнеземом.

На рис. 2 схематично представлена сложная морфологическая структура клеточной оболочки. Сложность эта усугубляется еще тем, что вторичное утолщение никогда не бывает сплошным, равномерным, оно может быть самым разнообразным: кольчатым, спиральным, лестничным, сетчатым, точечным.

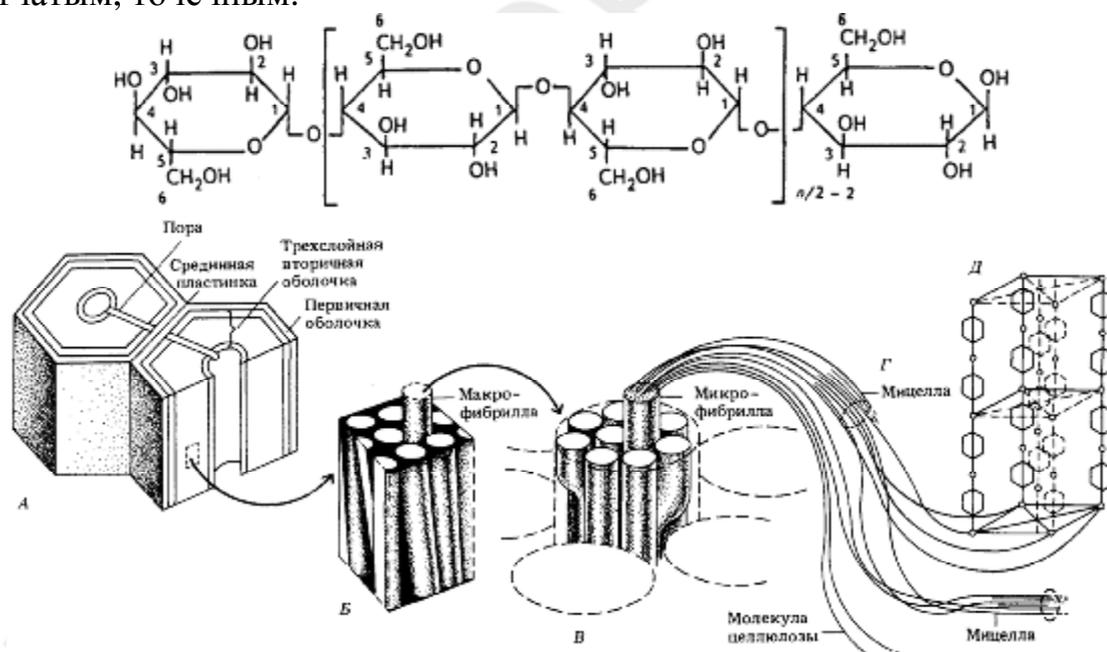


Рис. 2. Формула целлюлозы и строение клеточной оболочки растений: А — участок клеточной оболочки; Б — фибриллы и макрофибриллы (световой микроскоп); В — микрофибриллы (электронный микроскоп); Г — участки микрофибрилл, мицеллы, имеют упорядоченное строение и придают оболочке кристаллические свойства; Д — фрагмент мицеллы (молекулы целлюлозы)

Кольчатые и спиральные утолщения представляют собой кольца или спирали круглого сечения, расположенные внутри клетки, имеющей форму цилиндрической трубки. Они соединены с внутренней поверхностью первичной оболочки лишь узкой спайкой, не препятствуют удлинению клеток, росту их в длину.

Утолщения могут быть в виде сетки на внутренней поверхности клеточной оболочки и в виде ступенек, вдающихся внутрь клетки, и почти сплошными. В последнем случае остаются не утолщенными лишь узкие пространства округлой или щелевидной формы.

В первичной оболочке имеются неутолщенные места — **поры** (рис. 3). В связи с различным характером утолщений форма и конструкция пор могут быть самыми разнообразными:

- *простые поры* — стенки канала, образуемого вторичной оболочкой, опускаются к первичной оболочке ровно, отвесно;
- *полуокаймленные* — вторичная оболочка с одной стороны;
- *окаймленные поры* — вторичная оболочка нависает над неутолщенным местом так, что канал во вторичной оболочке приобретает форму воронки, приставленной раструбом к первичной оболочке. Пленка первичной оболочки, разгораживающая в поре два встречных канала, может иметь утолщение в виде диска или линзы, которое называется *торусом*.

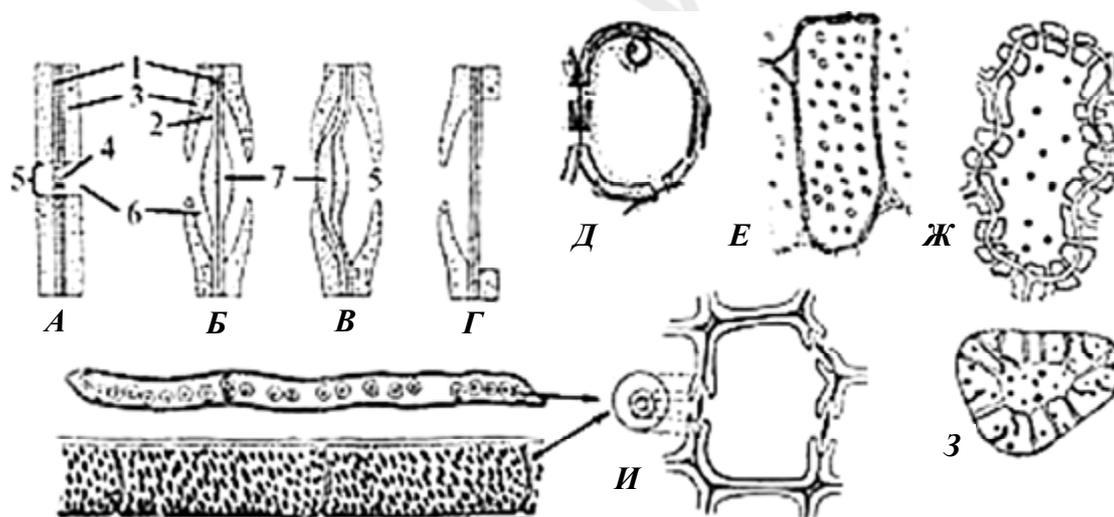


Рис. 3. Типы пор в клеточных оболочках:

*A* — пара простых пор; *B, V* — пара окаймленных пор: *1* — срединная пластинка; *2, 7* — первичная оболочка; *3* — вторичная оболочка; *4* — замыкающая пленка поры с поровыми полями; *5* — апертура, или поровое отверстие; *6* — поровый канал, или камера; *Г* — полуокаймленные поры; *Д, Е, Ж* — простые поры в оболочке клеток семени ромашки, коры корня ириса, внутренней кожицы околоплодника перца сладкого; *З* — щелевидные и ветвистые поры в каменных клетках мякоти плода груши; *И* — окаймленные поры в трахеидах и сосудах

Очертание как простой, так и окаймленной поры не всегда округлое, оно может быть вытянутым, эллиптическим. Первичная оболочка в обла-

сти пор пронизана тончайшими отверстиями — перфорациями. Через них проходят тяжи цитоплазмы — *плазмодесмы*, соединяющие клетки и обеспечивающие жизнедеятельность растения как целостного организма.

**Видоизменения клеточной оболочки:**

- *одревеснение* — инкрустация лигнином;
- *опробковение* — инкрустация суберином;
- *кутинизация* — образование слоя кутина на внешней поверхности оболочки;

- *минерализация* — пропитывание солями кальция или кремния.

- *ослизнение клеточных оболочек*. Может быть нормальное (биологическое), полезное для растений и патологическое (болезненное), вызываемое бактериями. Нормальное ослизнение целлюлозных оболочек поверхностного слоя клеток семян льна, айвы, тыквы, некоторых видов ромашки способствует закреплению семян в почве, создается лучший контакт с ней и лучшие условия прорастания.

В патологических случаях могут ослизняться стенки не только поверхностных, но и глубинных клеток. Этот процесс вызывается специальными бактериями, является болезнью растений и называется *гуммозом*. Часто поражает плодовые деревья, особенно вишни, сливы. Из коры дерева вытекает слизь, вишневый клей. Гуммоз развивается медленно и в конечном счете приводит к гибели дерева.

**Цитоплазма (протоплазма)** как живое содержимое клетки известна была уже в XII веке. Термин «протоплазма» впервые предложен чешским ученым Пуркинью (1839). Различают три слоя цитоплазмы: плазмалемму, гиалоплазму, тонопласт.

**Плазмалемма** — элементарная мембрана, наружный слой цитоплазмы, примыкает к оболочке. Толщина ее около  $80\text{Å}$  ( $\text{Å}$  — ангстрем,  $10^{-10}$  м). Состоит из фосфолипидов, белков, липопротеинов, углеводов. Может иметь ламеллярную (слоистую) и мицеллярную (капельную) структуры. Чаще всего состоит из 3 слоев: бимолекулярный слой фосфолипидов ( $35\text{Å}$ ), на их долю приходится 40 %, поверхность покрыта с обеих сторон прерывистым слоем структурных белков ( $20$  и  $25\text{Å}$ ). В некоторых местах на стыке ламеллярной и мицеллярной структур или между двумя мицеллами наружный и внутренний слои структурных белков могут смыкаться, образуя гидрофильные белковые поры,  $7\text{--}10\text{Å}$ , через которые проходят вещества в растворенном состоянии.

В матрикс мембран бывают встроены молекулы белков, не имеющие ферментативной активности — специфические селективные каналы ионной проводимости (калиевые, натриевые и др.). Наконец, в мембране могут быть белки — ферменты, обеспечивающие поступление в клетку высокомолекулярных веществ. Все эти образования (биохимические поры) обеспечивают главное свойство мембран — *полупроницаемость*.

Плазмалемма имеет многочисленные складки, углубления, выступы, что увеличивает ее поверхность во много раз.

Как мембрана плазмалемма выполняет важные и сложные **функции**:

1. Регулирует поступление и выделение веществ клеткой.
2. Преобразует, запасает и расходует энергию.
3. Представляет химический преобразователь, ускоряет превращение веществ.
4. Принимает и преобразует световые, механические и химические сигналы внешнего мира.

Таким образом, плазмалемма контролирует проницаемость клетки, процессы поглощения, превращения, секреции и экскреции веществ.

**Гиалоплазма** представляет основу клеточной организации, является выражением ее сущности как живого. С физико-химической точки зрения является сложной гетерогенной коллоидной системой, где высокомолекулярные соединения диспергированы в водной среде. В среднем цитоплазма содержит 70–80 % воды, 12 % белков, 1,5–2 % нуклеиновых кислот, около 5 % жира, 4–6 % углеводов и 0,5–2 % неорганических веществ. Может находиться в двух состояниях: золь и геля. **Золь** — жидкое состояние, обладает вязкостью; **гель** — твердое состояние, обладает эластичностью, растяжимостью. Способна к обратимым переходам «золь – гель» в зависимости от температуры, концентрации водородных ионов, прибавления электролита, механического воздействия. Свойства гиалоплазмы связаны и с надмолекулярными структурами белковой природы. Это микротрубочки и микрофиламенты.

**Микротрубочки** — полые мелкие образования с электроноплотной белковой стенкой. Участвуют в проведении веществ по цитоплазме, перемещении хромосом и образовании нитей митотического веретена.

**Микрофиламенты** состоят из спирально расположенных белковых субъединиц, образующих волокна или трехмерную сеть, содержат сократительные белки и способствуют движению гиалоплазмы и прикрепленных к ним органоидов.

Гиалоплазма как сложная гетерогенная коллоидная система макромолекул и надмолекулярных структур характеризуется нерастворимостью в воде, вязкостью, эластичностью, способностью к обратным изменениям, непроходимостью через поры естественных мембран, большими поверхностями раздела, обладает сильным светопреломлением, очень малой скоростью диффузии.

**Органоиды гиалоплазмы.** Как отмечалось раньше, в гиалоплазме имеется большое количество надмолекулярных образований, которые представляют собой многочисленные органоиды.

**Митохондрии** (рис. 4) имеются в клетках всех организмов, в клетках растений обнаружены Мевесом в 1904 г. Имеют форму округлых зерны-

шек, палочек, нитей размером от 0,5 до 2 мкм. Форма их изменчива в зависимости от физиологического состояния клетки и внешних условий. Размножаются делением. Имеют оболочку, состоящую из 2 мембран. Внутренняя мембрана образует выросты в виде крист, палочек, окисом. Содержат 25–30 % липидов, 60–70 % белка, ДНК, рибосомы, большое количество разнообразных окислительных ферментов. Главная функция — окисление органических веществ, накопление энергии в виде АТФ.

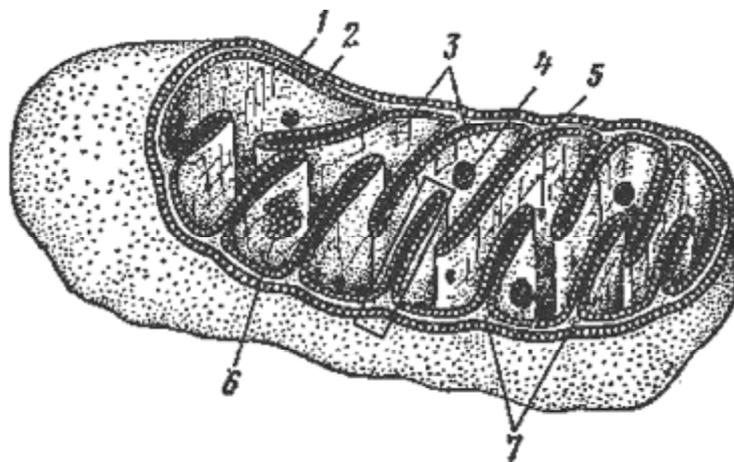


Рис. 4. Строение митохондрии:

1 — наружная мембрана; 2 — внутренняя мембрана; 3 — матрикс; 4 — гранулы, находящиеся в матриксе; 5 — митохондриальные кристы; 6 — АТФ-сомы; 7 — перимитохондриальное пространство

**Пластиды** — органоиды гиалоплазмы, характерные только для клеток растений. В зависимости от наличия пигментов различают 3 типа пластид: *хлоропласты* (зеленые), *хромпласты* (оранжевые, желтые, красные), *лейкопласты* (бесцветные). Рассмотрим их строение на примере хлоропластов (рис. 5). Размеры и число хлоропластов в клетке варьирует в зависимости от вида растения. Обычно это овальные или линзовидные тельца длиной 4–7 мкм, толщиной 1–3 мкм. Число их в клетке может быть от 5–7 (у тополя в эпидерме) до 325 (в листьях картофеля). Снаружи хлоропласты покрыты оболочкой из 2 мембран, под оболочкой находится тело пластиды — **строма**, структурной единицей которой являются **тилакоиды** — плоские мешковидные мембранные образования, содержащие пигменты. Тилакоиды, собранные в виде стопки, называются **гранами**. На мембранах гран протекает световая фаза фотосинтеза, на мембранах тилакоидов стромы — темновая. В строме хлоропластов имеются также **пластоглобулы** — округлые включения жирных масел, рибосомы, ДНК, иногда крахмальные зерна, белковые кристаллы, микротрубочки.

Пигменты, входящие в состав пластид, относятся к 3 классам: хлорофиллы, каротиноиды, фикобилины.

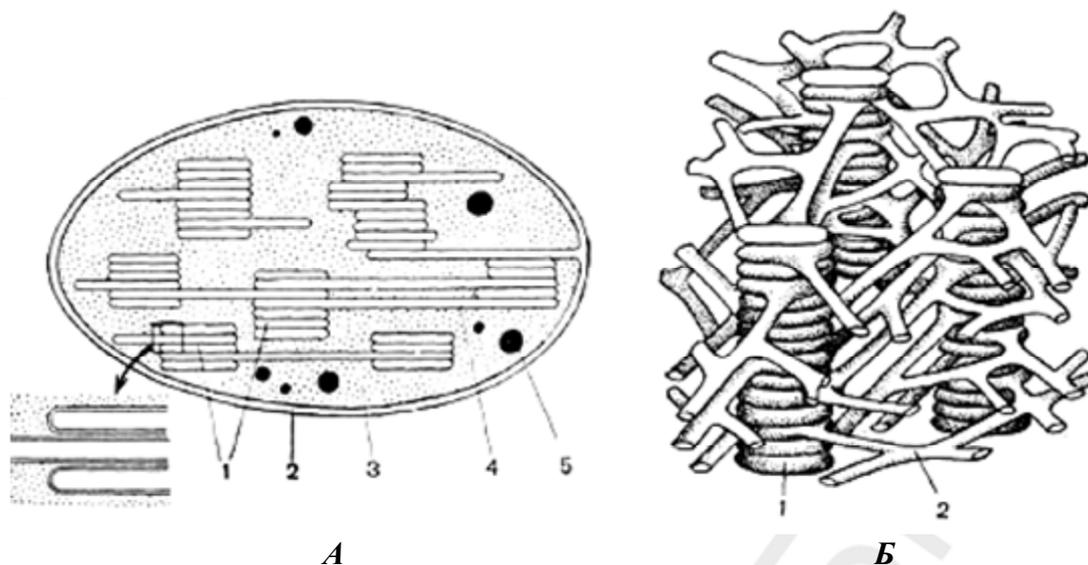


Рис. 5. Строение хлоропласта:

*А* — продольный разрез через хлоропласт: 1 — граны, образованные тилакоидами, сложенными стопками; 2 — оболочка; 3 — строма; 4 — ламеллы; 5 — капли жира, образовавшегося в хлоропласте;

*Б* — трехмерная схема расположения и взаимосвязи ламелл и гран внутри хлоропласта: 1 — граны; 2 — ламеллы

**Хлорофиллы** — а, b, с, d и т. д. отличаются друг от друга спектрами поглощения; основным светоулавливающим пигментом является хлорофилл а, дополнительными — b, с, d. К **каротиноидам** относятся каротины и ксантофиллы, также участвующие в фотосинтезе в качестве дополнительных пигментов. Кроме того, они придают окраску лепесткам многих растений (тюльпан, одуванчик и др.), плодам (шиповник, томаты, рябина), корнеплодам (морковь, свекла и др.)

**Фикобилины** — пигменты водорослей и цианобактерий. В хлоропластах содержатся хлорофиллы и каротиноиды, но в различных соотношениях. Например, в листьях шпината Хла : Хлb : Кар : Кс содержатся в соотношении 11 : 5 : 2 : 1 (Зейбольц, 1941).

Хромопласты содержат каротиноиды, обычно растворенные в пластоглобулах. Отличаются меньшими размерами и слабо развитой внутренней мембранной системой. Лейкопласты — бесцветные, не содержащие пигментов пластиды, в связи с чем в них мало тилакоидов либо нет вообще. Их функция — синтез и накопление запасных питательных веществ: крахмала (амилопласты), реже белка (протеопласты), жирных масел (олеопласты). В онтогенезе все типы пластид способны превращаться друг в друга: лейкопласты → хлоропласты → хромопласты. Иногда хлоропласты → лейкопласты; лейкопласты → хромопласты. Считают, что хромопласты — этап старения пластид.

Таким образом, при помощи пластид растения выполняют свою космическую роль и обеспечивают солнечной энергией процессы образования органических веществ.

**Рибосомы** в клетках растений обнаружены в 1953 г. Робинсоном и Броуном. Мелкие (100–150 Å), округлой формы, состоят из 2 частей (субъединиц) — большой и малой, объединенных предположительно  $Mg^{2+}$ . В состав большой субъединицы входит одна молекула РНК высокого молекулярного веса (235), одна молекула РНК меньшего (55) молекулярного веса и около 35 молекул белков разного характера. В состав малой — молекула РНК и около 20 молекул различных белков. В молодых клетках расположены в цитоплазме свободно, в дифференцированных прикреплены к поверхности наружной мембраны эндоплазматической сети группами (от 5 до 20), образуя **полисомы**. Между собой их связывает и РНК.

РНК рибосом и транспортная РНК — цитоплазматического происхождения, информационная РНК — ядерного, образуется из молекулы ДНК ядра. Она и определяет характер синтезируемого белка. Главная функция рибосом — синтез белка.

**Эндоплазматическая сеть** представлена сетью каналов, пузырьков, цистерн, отделенных от гиалоплазмы мембраной (рис. 6).

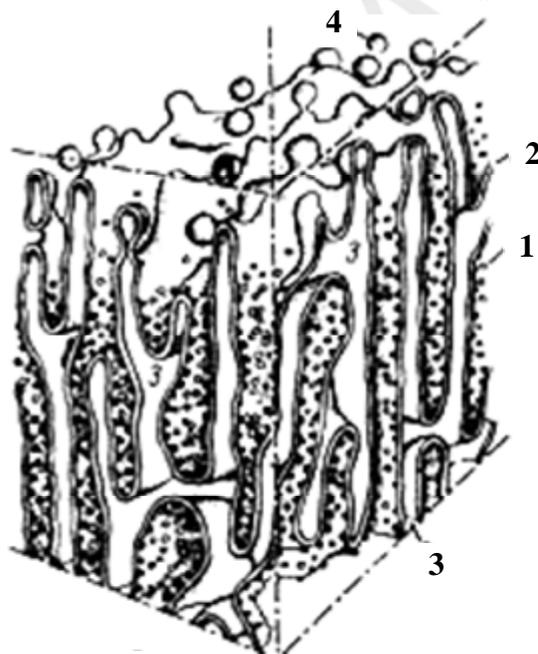


Рис. 6. Строение гранулярной эндоплазматической сети:  
1 — рибосомы; 2 — пластинки; 3 — внутренние полости цистерн; 4 — отщепляющиеся мембранные пузырьки

Поверхность мембраны бывает двух видов: гранулярная и агранулярная. На гранулярной находятся рибосомы, за счет которых идет синтез белка. Кроме того, гранулярная эндоплазматическая сеть участвует в образовании клеточных мембран, а также вакуолей, лизосом, диктиосом,

обеспечивает взаимодействие органоидов. Агранулярная эндоплазматическая сеть имеет вид трубок, пузырьков, цистерн. Обычно хорошо развита в клетках, синтезирующих и выделяющих липофильные вещества (эфирные масла, смолы, каучук), так как участвует в их синтезе.

**Аппарат Гольджи** обнаружен впервые в животных (нервных) клетках в 1897 г. К. Гольджи. Состоит из диктиосом и пузырьков Гольджи. Диктиосомы имеют вид плоских цистерн с мембранной стенкой. От края цистерн могут отходить трубочки, заканчивающиеся пузырьками. Установлено, что диктиосомы синтезируют, накапливают и выделяют полисахариды, прежде всего пектиновые вещества и гемицеллюлозу. Пузырьки Гольджи отпочковываются от диктиосом и транспортируют полисахариды к клеточной оболочке. Встраиваясь в плазмалемму, пузырьки увеличивают ее поверхность (рис. 7). Считают также, что аппарат Гольджи участвует в образовании вакуолей, лизосом, внутриклеточном транспорте гидролитических ферментов.



Рис. 7. Транспортная система клетки. Взаимодействие и функционирование эндоплазматической сети и аппарата Гольджи

**Глиоксисомы** — мелкие тельца размером от 0,2 до 1,3 мкм. Состоят из белковой стромы тонкой зернистой структуры, отграниченной элементарной мембраной. Содержат ферменты, активизирующие жирные кислоты и превращение органических кислот.

**Лизосомы** представляют собой пузырьки, окруженные мембраной, образуются из пузырьков аппарата Гольджи. Содержат гидролитические ферменты, осуществляющие внутриклеточное пищеварение.

**Пероксисомы** — тельца сферической или палочковидной формы от 0,2 до 1,5 мкм в диаметре, окружены одной мембраной, содержат окисли-

тельно-восстановительные ферменты. Функции зависят от физиологического состояния клетки: в запасающих органах при прорастании семян участвуют в превращении жирных масел в сахара. В пероксисомах фотосинтезирующих клеток на свету происходит окисление продуктов фотосинтеза с образованием аминокислот.

**Плазмиды** — кольцевые, свободные ДНК — внехромосомные носители наследственной информации.

**Ядро** — основная часть эукариотических клеток (рис. 8). Является носителем наследственной информации, управляет синтезом белков, регулирует деятельность органоидов клетки и все жизненные процессы клеток и организмов, участвует в делении клеток. Состоит из ядерной оболочки — кариолеммы и ядерного сока — кариоплазмы, в котором находятся хроматин и ядрышко. **Кариолемма** образована двумя мембранами, между ними — перинуклеарное пространство, на наружной мембране обычно находятся рибосомы (гранулярная); иногда она образует выросты в сторону цитоплазмы, сливающиеся с эндоплазматической сетью. Кариолемма пронизана порами, которые не являются простыми отверстиями, а регулируют связь кариоплазмы и гиалоплазмы.

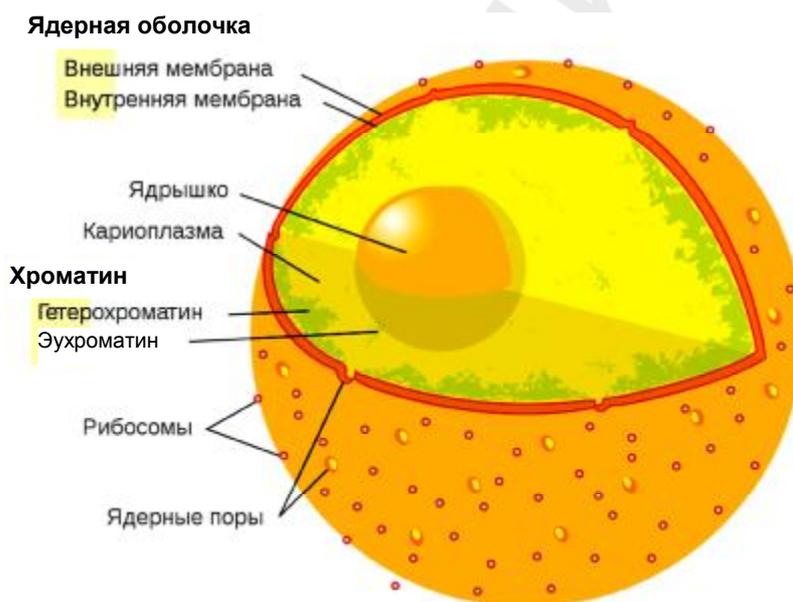


Рис. 8. Строение ядра

**Кариоплазма** по физико-химическим свойствам схожа с гиалоплазмой, но содержит 15–30 % нуклеиновых кислот, 40–60 % белков, служит средой для распределения хроматина и ядрышек, трансформирует к ядерным порам различные РНК.

**Хроматин** — совокупность хроматиновых нитей, состоящих из спирально закрученных нитей ДНК с белками (гистонами). В интерфазном ядре являются местом транскрипции различных РНК. В профазе митоза образуют хромосомы.

**Ядрышки** — округлые тельца диаметром 1–3 мкм, не имеют мембран; состоят из РНК и белка (рибонуклеопротеидов). Функция — транскрипция рРНК, образование рибонуклеопротеидов (предшественников рибосом).

**Вакуоль** — полости в гиалоплазме, ограниченные мембраной (тонопластом), заполненные раствором различных веществ — продуктов жизнедеятельности протопласта. Этот раствор — клеточный сок. В молодых клетках клеточного сока мало, и вакуоли имеют вид очень маленьких пузырьков вязкого коллоидного характера, но по мере роста клетки они разжижаются, увеличиваются, сливаются друг с другом. В конце концов в клетке образуется одна крупная вакуоль, а цитоплазма облегает ее тонким слоем и располагается постенно.

## Лекция 2. ХИМИЧЕСКИЕ ВЕЩЕСТВА КЛЕТКИ

**Химический состав клеточного сока** сильно варьирует в зависимости от вида растения. В клеточном соке находится огромное разнообразие химических веществ, которые выделяются из растений и обладают лекарственными свойствами. Клеточный сок содержит 2 группы веществ: продукты первичного обмена, необходимые для жизнедеятельности растений (белки, жиры, углеводы), и вещества вторичного обмена (алкалоиды, гликозиды, дубильные вещества и т. д.). Клеточный сок имеет чаще кислую реакцию.

**Продукты первичного обмена:** углеводы (моно- и дисахариды — глюкоза, фруктоза, сахароза), белки простые растворимые, жиры в виде глицерина и жирных кислот.

**Продукты вторичного обмена:**

1. **Гликозиды** клеточного сока — соединения некоторых сахаров (чаще глюкозы) со спиртами, альдегидами, фенолами и другими органическими веществами. При соприкосновении с воздухом под влиянием ферментов быстро распадаются, нередко выделяя приятный запах. Этим объясняются запахи чая, кофе, какао, табака, горчицы, ванили. К гликозидам относятся вещества: амигдалин (в семенах миндаля, абрикоса); сапонины, используемые в качестве моющих средств (мыльнянка); кумарины — в листьях донника и др.; сердечные гликозиды — в листьях наперстянки.

2. **Дубильные вещества** (танины) — сложные органические безазотистые соединения вяжущего вкуса. Обладают антисептическими свойствами, что защищает растения от поражения микроорганизмами. Широко распространены в растительном мире: в коре дуба 10–20 %, в листьях чая 15–20 %, коре ивы 9–13 %, в плодах хурмы, айвы, кизила. Используются в медицине как вяжущее средство, в текстильном производстве для

окраски тканей в темно-коричневый цвет, в кожевенном производстве для дубления кож.

3. **Алкалоиды** — азотистые соли органических кислот: яблочной, винной и др., нерастворимы в щелочах, растворимы в воде. Образуются во всех частях растения: в корнях и листьях белладонны — атропин, в семенах и млечном соке мака — папаверин, морфин, кодеин; в листьях табака — никотин; в клубнях картофеля — соланин; в мухоморе — мускарин.

Широко применяются в медицине и сельском хозяйстве. В незначительных дозах оказывают возбуждающее действие на нервные центры, в больших — парализующее. Хинин применяют против малярии, стрихнин стимулирует мышечную деятельность; кокаин — болеутоляющее средство; морфин — болеутоляющее и снотворное; папаверин — сосудорасширяющее; никотин используется в сельском хозяйстве для борьбы с насекомыми. Растения, содержащие алкалоиды, ядовиты и не поедаются животными. В клетках, содержащих алкалоиды, не развиваются споры и зачатки микроорганизмов, растения не поражаются грибковой и бактериальной флорой (защитная роль).

Клеточный сок богат различными *органическими кислотами*: яблочная, винная, щавелевая, лимонная, янтарная и др. Функции разнообразны: участвуют в процессе дыхания, отчасти выполняют роль фитонцидов и антибиотиков, защищая растение от поражения грибами, вирусными, бактериальными заболеваниями, обеспечивают вкус растений и запах за счет летучих кислот: муравьиной, масляной, уксусной.

Широко распространены в клеточном соке вещества, родственные углеводам, — **пектины**. Легко желатинообразующие, используются в кондитерской промышленности. В фармации применяются для приготовления ряда лекарственных форм (как эмульгатор в эмульсиях, как связывающий компонент в пилюлях).

Содержатся в большом количестве в ягодах клюквы, корне алтея, солодковом корне и др.

В клеточном соке накапливаются различные красящие вещества — **пигменты**, специфичные для каждого вида растений. Наиболее распространены антоцианы, присутствуют в виде гликозидов. В зависимости от реакций, которые пигмент претерпевает в клеточном соке с солями, дубильными веществами, кислотами, он придает различную окраску клеточному соку. Необычайное разнообразие окраски цветков у растений, а также листьев связано чаще всего с антоцианами. Красные маки, красные головки клевера, голубые и синие гиацинты, синие васильки — все это создается антоцианом. Не следует смешивать антоциан с хлорофиллом, каротином, ксантофиллом и другими пигментами пластид. Кроме привлечения насекомых, антоциан обладает защитным действием от низких температур, вредных короткосветовых волн. Из желтых пигментов в клеточ-

ном соке встречается антохлор (в цветках желтого мачка, коровяка, льнянки, в плодах цитрусовых).

Существенными для жизни клетки являются **витамины**. Эта группа органических соединений разнообразной химической природы растительного, реже животного происхождения тесно связана с ферментами. Витамины объединены в группы, основанные на их физиологическом действии на организм: водорастворимые (С, В) и растворимые в жирах (А, Д, Е). Наибольшее содержание витаминов отмечено в листьях, созревших плодах, корнях. Некоторые (Е) содержатся в зародышах семян, другие (Д) — в прорастающих семенах.

Минимальные дозы необходимы для нормальной жизнедеятельности самих растений (для поддержания роста, регуляции дыхания, обмена веществ и пр.). Действие на животных и человека известно.

В<sub>1</sub> необходим растениям для развития корневой системы, В<sub>2</sub> участвует в дыхании. Содержатся в кожуре и зародышах семян, живых дрожжах, проростках пшеницы, ячменя, риса, в рисовых отрубях.

Витамин С — аскорбиновая кислота — обуславливает окислительную активность ферментов и поэтому регулирует процесс дыхания.

Витамин А образуется в печени из провитамина А, который является пигментом желтого цвета — каротином — содержится в пластидах. Желтый цвет проростков растений, зерен кукурузы, моркови обеспечивается наличием провитамина А.

Провитамин Д (эргостерин) содержится у растений, в растительных маслах, древесных опилках. Под влиянием солнечного света витамин Д образуется в ростковом слое эпидермиса, регулирует обмен кальция и фосфора, а также соотношение их в крови и костном веществе.

Витамин Е влияет на половую сферу (содержится в неочищенном хлопковом масле, соевом, кукурузном маслах, в плодах цитрусовых, томатах).

Витамин РР — никотиновая кислота — содержится в дрожжах и рисовых отрубях, вызывает болезненные изменения кожи, пищеварительного тракта, нервной системы. Катализирует окислительно-восстановительные реакции, активно участвует в обмене углеводов.

Витамин К обеспечивает свертывание крови (шпинат, люцерна, капуста, крапива).

Некоторые органы растений особенно богаты витаминами — зеленые листья, стебли, плоды ягодных, плодово-ягодных и овощных культур. Например: листья крапивы, плоды красного перца, шиповника содержат сразу несколько витаминов — А, В, С, К и др.

Протопласт растительной клетки вырабатывает также особую группу веществ, обладающих свойством усиливать физиологические процессы.

Такие вещества называют **фитогормонами**. Установлены фитогормоны, усиливающие рост, клеточное деление, половые функции.

Гормоны роста — *ауксины* — усиливают доступ кислорода, приток питательных веществ к эмбриональным тканям и создают условия для ростовых процессов. Изучен химический состав ауксинов: сначала выделен, а затем синтезирован искусственный гетероауксин, повышающий урожайность огурцов, томатов, перцев, конопли и других технических и овощных культур.

Клетки растений также продуцируют жидкие или летучие вещества, имеющие для клеток профилактическое значение: они задерживают рост, а иногда и убивают микроорганизмы и других паразитов. Обладают избирательным действием: угнетают одних и безвредны для других микробов. Их называют **антибиотиками** (у низших) и **фитонцидами** (у высших).

Первый антибиотик пенициллин, выделенный в 1928 г. Флеммингом из плесневого гриба *Penicillium* sp., произвел революцию в лечении инфекционных заболеваний во Второй мировой войне. Позже был выделен стрептомицин и другие антибиотики.

Фитонциды открыты у цветковых растений Б. П. Токиным. Химический состав их разнообразен: алкалоиды (лук, горчица), органические кислоты (щавелевая, яблочная, винная, янтарная), эфирное масло (чеснок). Фитонцидами богаты многие виды одно- и двудольных растений: тысячелистник, полынь, черемуха, береза, лук, чеснок и др.

**Поступление веществ в растительную клетку.** Жизнедеятельность организма, всех органов и клеток возможна лишь при непрерывно протекающих в них процессах обмена веществ. Клетка поглощает вещества из окружающей среды и одновременно передает образующиеся в ней продукты соседним клеткам или выделяет их во внешнюю среду.

Способность протопласта к непрерывному обмену с окружающей средой несет черты избирательности. Из большого количества веществ, находящихся вне клетки, в нормальных условиях внутрь ее проникают лишь определенные соединения в определенных соотношениях. Соответственно, лишь определенные продукты жизнедеятельности выделяются клеткой в окружающую среду. В явлениях поглощения и выделения веществ клеткой большую роль играют процессы диффузии и осмоса. Как известно, частицы составляющих протоплазму веществ обладают определенной клеточной энергией, что является причиной их непрерывного движения. Передвижение диспергированного вещества из одной части системы в другую называется диффузией. Это не хаотическое движение молекул, а направленное, характер которого определяется рядом факторов: активностью диффундируемых молекул, градиентом концентрированных растворов; скорость диффузии определяется величиной и массой молекул, вязкостью среды, температурой, составом и свойствами других соедине-

ний в растворе и иными условиями. Сложность и гетерогенность строения протоплазмы обуславливает неодинаковую скорость диффузии в различных частях одной клетки. Если диффундирующее вещество встречает на своем пути перепонку с разной проницаемостью для растворителя и растворенного вещества, передвижение веществ в такой системе становится более сложным. Являясь преградой для свободной диффузии электролитов, она обеспечивает постоянную разность концентраций между клеточным соком и окружающим клетку раствором. Проникновение жидких и растворимых веществ через полупроницаемые перегородки получило название **осмос**. Основное значение в процессе осмоса имеют явления адсорбции и десорбции. Им сопутствуют электроосмотические процессы. Осмотическое давление в клетке зависит не от коллоидов протопласта, а от растворов различных солей, сахаров, аминокислот в клеточном соке. Для проникновения извне каких-либо растворенных солей в клетку необходимо, чтобы осмотическое давление клеточного сока было выше, чем в окружающем клетку солевом растворе. Соли (электролиты) поступают в клетку не в виде молекул, а отдельными ионами, которые адсорбируются на поверхности полупроницаемых мембран благодаря ее электрическому потенциалу. Ионы также имеют свои заряды, и чем они больше, тем труднее проникновение их в клетку. Адсорбированные ионы затем десорбируются на внутреннюю стенку плазмалеммы и передаются в мезоплазму. Сорбционные процессы имеют обменный характер. Интенсивность этих явлений зависит от дыхания клеток. Энергия, освобождаемая при ступенчатом распаде веществ, в процессе дыхания, используется в значительной степени на сорбционные функции клеток.

Если живую клетку положить в сильно разбавленный водный раствор селитры, сразу же начинается осмотическое взаимодействие между клеточным соком и окружающим раствором. Клеточный сок, представляющий собой раствор разных веществ в различной концентрации, будет иметь более высокое осмотическое давление, чем внешний раствор, и будет притягивать из него воду. Клеточный сок, увеличившись в объеме, будет давить на цитоплазму, последняя — на клеточную оболочку, растягивая ее во всех направлениях. Обладая упругостью, оболочка окажет сопротивление давлению клеточного сока. Так как оболочка имеет ограниченную растяжимость, то сопротивление будет увеличиваться по мере возрастания давления от прибавления воды. В известный момент эта сила сопротивления уравнивает осмотическое давление, хотя концентрация обеих растворов еще не будет однородной. Состояние напряжения клеточной оболочки называется **тургором**, а давление тургорным.

Степень тургора зависит от разности осмотического давления внутри и вне клетки и от упругости оболочки. Соединенный тургор массы клеток в организме растения создает напряжение, упругость всего растения, по-

могает стеблям сохранять прямое положение, поддерживать массу листьев, противостоять ветру, бурям, ливням, ориентировать листья по отношению к свету. Словом, тургор обеспечивает нормальное физиологическое состояние растения.

Разность осмотического давления внутри и вне клетки обеспечивает сосущую силу клеток.

Обратное тургору явление получается, если клетку положить в крепкий раствор поваренной соли, более концентрированный, чем клеточный сок. В этом случае начнется сжатие оболочки и протопласта, но т. к. оболочка менее эластична, сжатие ее скоро приостановится, цитоплазма же, продолжая сокращаться, будет отходить от стенки клетки и примет форму комочка внутри клетки. Это явление называется **плазмолизом** (рис. 9, 10). Плазмолиз в тканях растения делает их вялыми, органы становятся дряблыми. Бывает выгнутый (протопласт округлый); вогнутый (протопласт местами не отрывается от оболочки, а частично втягивается внутрь); судорожный (без определенной закономерности). Если поместить плазмолизную клетку в чистую воду, наблюдается обратное плазмолизу явление — **деплазмолиз**.

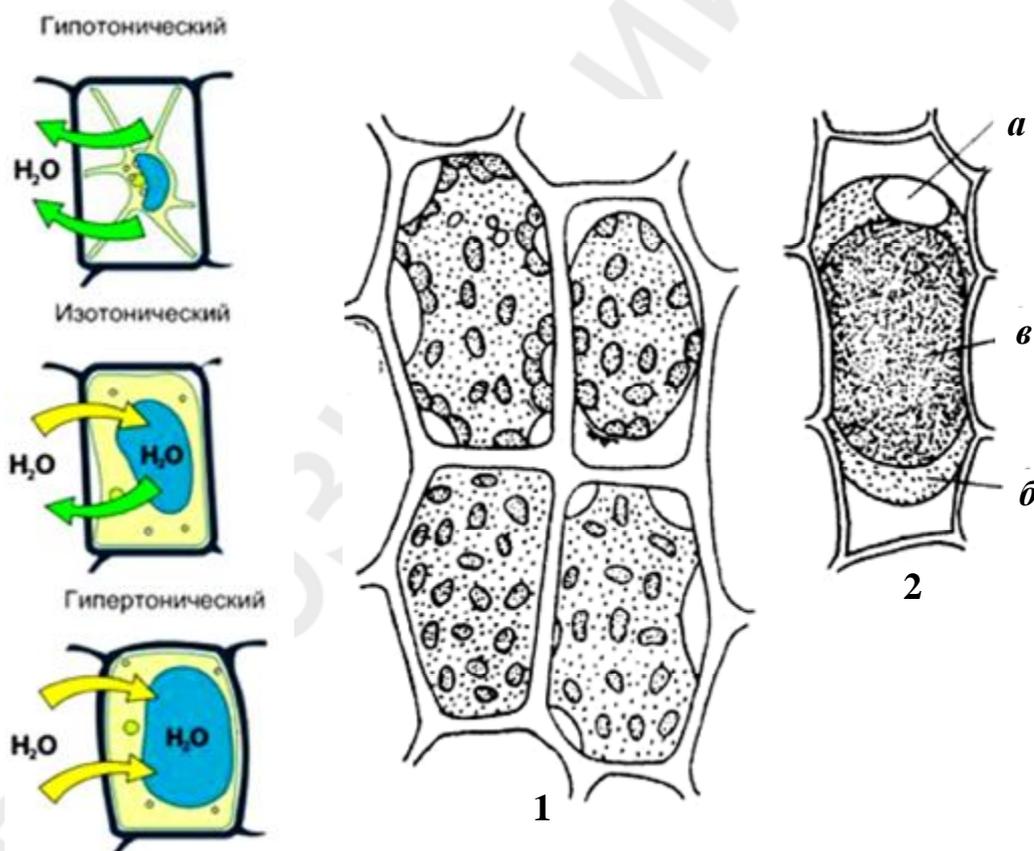


Рис. 9. Плазмолиз:

1 — последовательные этапы плазмолиза в клетках листа мха; 2 — выпуклая форма плазмолиза в клетке эпидермиса чешуи лука с окрашенной антоцианом вакуолью: а — ядро; б — цитоплазма; в — вакуоль

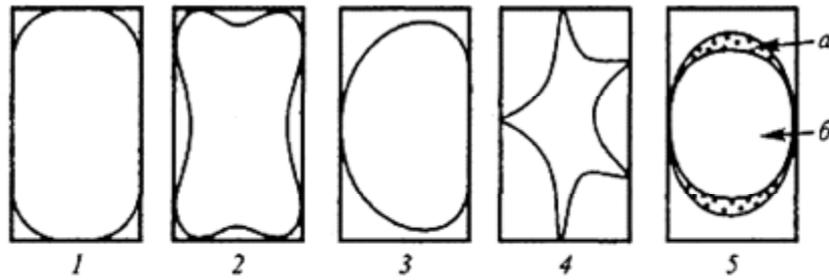


Рис. 10. Формы плазмолиза:

1 — уголковый; 2 — вогнутый; 3 — выпуклый; 4 — судорожный; 5 — колпачковый:  
*a* — цитоплазма; *б* — вакуоль

При определенных условиях потеря клеточного тургора ведет к цитотризу — сжатию всей клетки (с оболочкой). Наблюдается при увядании растений и не является следствием потери воды осмотическим путем, а представляет собой результат испарения воды.

Все химические вещества клетки в зависимости от функций можно разделить на три группы: конституционные, запасные, экскреторные.

**Конституционные вещества** участвуют в построении тела клетки: всех ее частей и органоидов. Это сложные (строительные) белки, из которых состоят мембраны, гиалоплазма, кариоплазма, рибосомы, белки гистоны (хроматиновые нити) и т. п. Углеводы в виде полисахаридов входят в состав оболочки; липиды (фосфолипиды) — в состав мембран.

**Запасные вещества** бывают растворимые (экстрактивные) и нерастворимые (собственно запасные). **Экстрактивные вещества:** растворимые белки, углеводы (глюкоза, сахароза, фруктоза) и жиры в виде глицерина и жирных кислот — находятся, в основном, в клеточном соке и частично в цитоплазме клеток различных тканей. **Нерастворимые** откладываются в запасяющей ткани. Углеводы запасаются в виде крахмальных зерен, образующихся из амилопластов в органах запаса (корневищах, клубнях, луковичках, эндосперме и т. п.) (рис. 11–13). С физиологической точки зрения различают ассимиляционный, транзиторный и запасной крахмал. Ассимиляционный образуется в хлоропластах в процессе фотосинтеза из избыточной глюкозы, нормализуя тем самым осмотическое давление. По пути движения от органов ассимиляции к органам запаса глюкоза также частично превращается в крахмал (в ситовидных трубках), называемый транзиторным. Он может вновь осахариваться и продолжать движение в запасяющие ткани, где откладывается в виде крахмальных зерен.

Крахмальные зерна образуются из амилопластов и по строению являются сферокристаллами из тончайших радиально расположенных игл, сконцентрированных слоями вокруг т. н. центра наслоения. Сложность крахмальных зерен связана с неравномерным притоком крахмала днем и ночью. В зависимости от расположения центра наслоения, крахмальные зерна бывают эксцентрическими (картофель), концентрическими (горох,

фасоль); простыми (пшеница, ячмень, кукуруза), сложными (овес, гречиха), полусложными (рожь, ячмень). По форме — шаровидные, эллиптические, почковидные, многогранные, в виде берцовой кости и т. д.; по величине — мелкие (3–10 мкм у риса), крупные (70–100 мкм у картофеля). Форма и величина крахмальных зерен — диагностический признак растения.

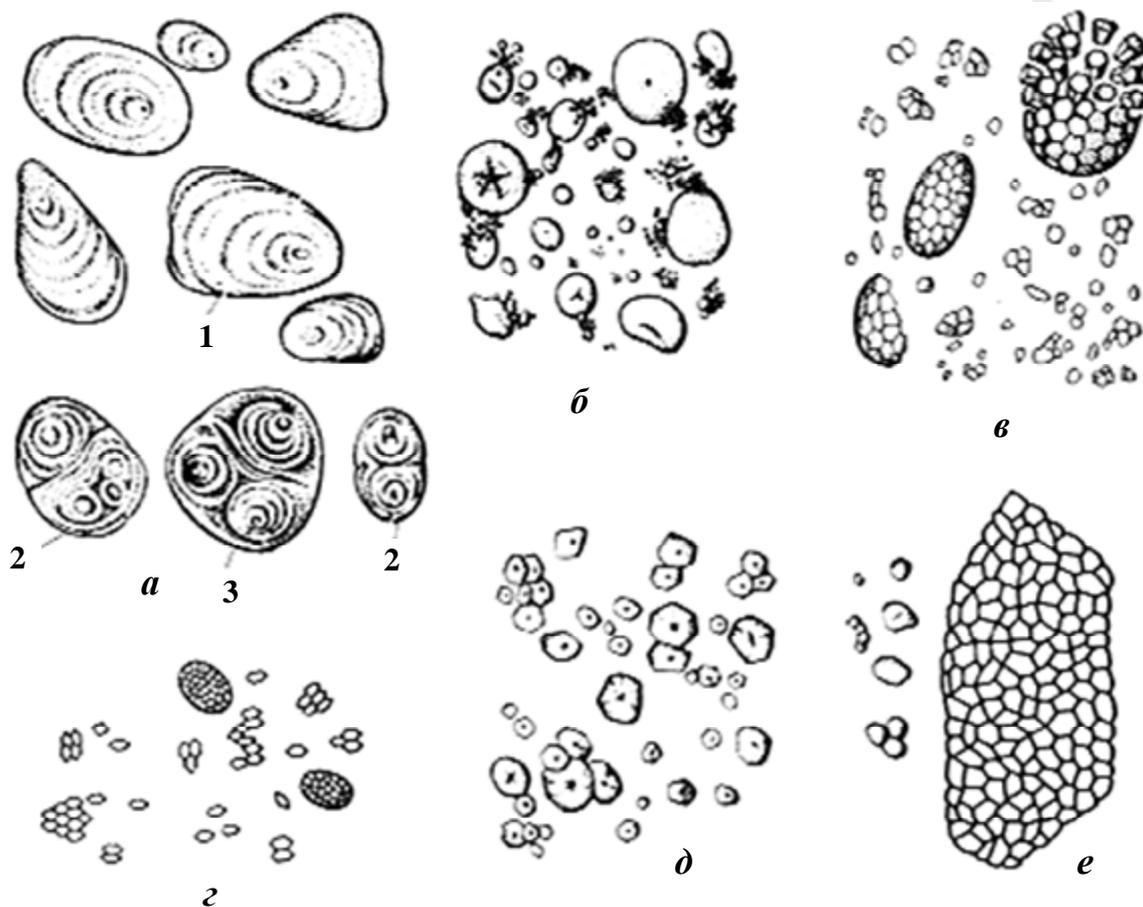


Рис. 11. Крахмальные зерна различных видов растений:

*a* — картофель (*Solanum tuberosum*); *б* — пшеница (*Triticum aestivum*); *в* — овес (*Avena sativa*); *г* — рис (*Oryza sativa*); *д* — кукуруза (*Zea mays*); *е* — гречиха (*Fagopyrum sagittatum*): 1 — простое крахмальное зерно; 2 — сложное; 3 — полусложное

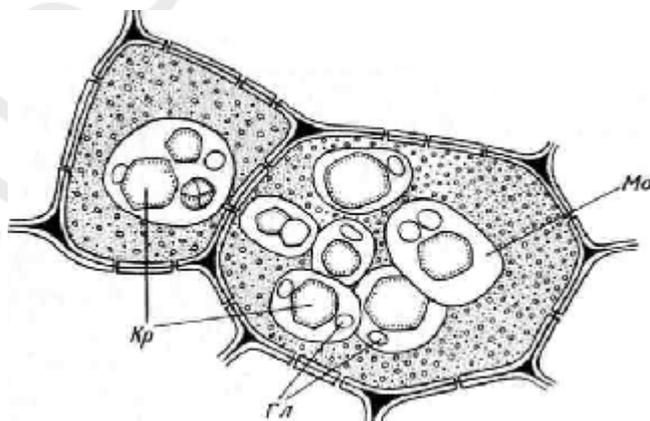


Рис. 12. Алейроновые зерна в клетках эндосперма семян клещевины:  
*Кр* — белковые кристаллы; *Гл* — глобуиды; *Ма* — белковый матрикс

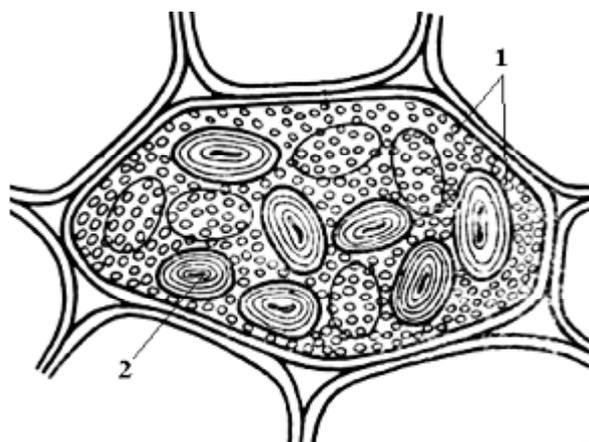


Рис. 13. Простые алейроновые и крахмальные зерна в клетке семядоли семени фасоли:  
1 — простые алейроновые зерна; 2 — крахмальное зерно

Крахмальные зерна содержат амилозу, растворяющуюся в горячей воде, окрашивающуюся раствором Люголя в синий цвет, и амилопектин, набухающий в горячей воде и окрашивающийся в фиолетовый цвет. Существует так называемый оберегаемый крахмал, который не используется растением даже при голодании. Он откладывается в виде мелких крахмальных зерен в клетках корневого чехлика и в эндодерме.

Запасные белки откладываются в виде аморфного или кристаллического протеина (в алейроновых зернах). Последние образуются из белковых вакуолей путем обезвоживания. При этом часть белка образует кристаллоид, другая часть — аморфное тело; а фитин (калий-кальций-натриевая соль инозитгексафосфорной кислоты) — глобид. Алейроновые зерна могут быть 3 видов:

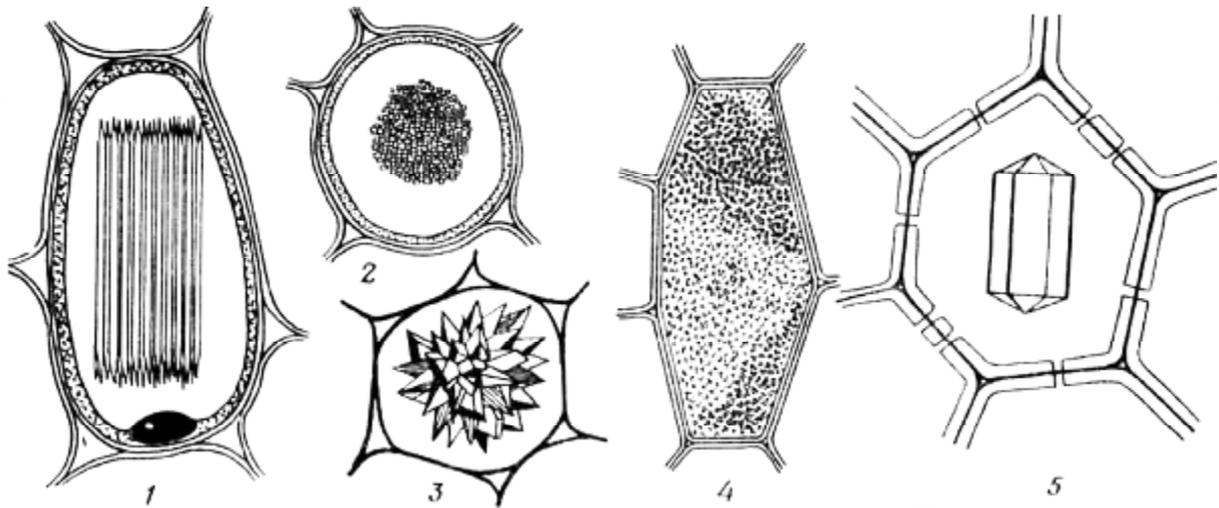
- 1) с глобоидами (семена бобовых, злаковых);
- 2) глобидом и кристаллоидом (семена льна и клещевины);
- 3) кристаллами оксалата кальция (зонтичные, виноград).

При прорастании семян кристаллоиды алейроновых зерен растворяются в воде, а сами зерна сливаются в одну центральную вакуоль. Реактив Люголя окрашивает алейроновые зерна в золотисто-желтый цвет.

Жиры представляют собой сложные эфиры глицерина и жирных кислот (олеиновой, стеариновой, пальмитиновой). Откладываются в виде капель (иногда в олеопластах) в цитоплазме, пластидах, кариоплазме. Это наиболее экономичная форма запаса энергии (1 г жира — 39 кДж).

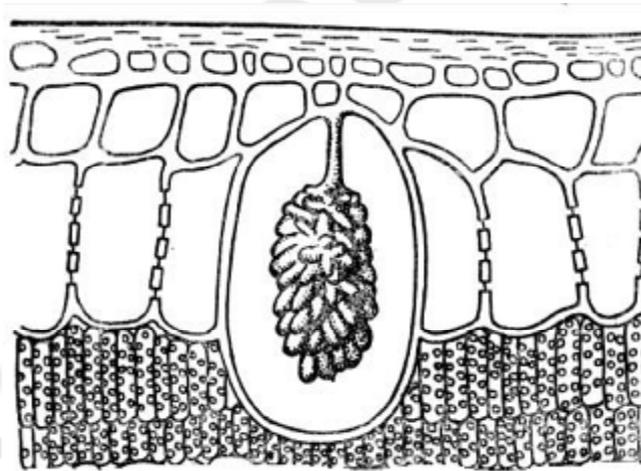
Окрашиваются раствором судана III в оранжево-розовый цвет.

**Экскреторные вещества** находятся в клеточном соке. Это соли органических и неорганических кислот, чаще оксалаты, образуют различной формы кристаллы: палочковидные (стилоиды), игловидные (рафиды), звездчатые (друзы), мелкие одиночные (кристаллический песок) (рис. 14). Форма кристаллов — диагностический признак.



*Рис. 14.* Формы кристаллов кальция оксалата:  
 1, 2 — рафиды (1 — вид сбоку, 2 — вид на поперечном срезе); 3 — друза; 4 — кристаллический песок; 5 — одиночный кристалл

У некоторых растений (крапивные, тутовые) образуются цистолиты — гроздевидные выросты клеточной оболочки внутрь, пропитанные карбонатом кальция или кремнеземом (рис. 15). Образование кристаллов необходимо в клетке для нормализации осмотического давления, кислотно-щелочного равновесия; эпидерма, содержащая кристаллы, — блестящая, в результате чего отражает солнечный свет и защищает растения от перегрева.



*Рис. 15.* Цистолит в клетке эпидермы листа фикуса

**Заключение.** Химические вещества клетки имеют определенное функциональное назначение, обеспечивая жизнедеятельность клетки и всего растения как целостного организма.

### Лекция 3. ТКАНИ РАСТЕНИЙ. ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ, ОСНОВНЫЕ

**Понятие ткани. Общая характеристика, классификация.** Группы однородных по происхождению и строению клеток, связанных между собой и выполняющих общие функции, называют *тканями*. По форме составляющих их клеток различают ткани *паренхиматические*, состоящие из паренхимных клеток, и *прозенхиматические*, состоящие из прозенхимных клеток (длина во много раз превышает ширину).

Ткань из плотно сомкнутых клеток — плотная, с системой межклетников — рыхлая. В зависимости от степени утолщения оболочек клеток различают толстостенную и тонкостенную ткань, от наличия живого содержимого — живую и мертвую.

Общепринятая классификация тканей растений исходит из их функций и анатомического строения. В соответствии с этим все ткани делятся на 2 группы:

- а) образовательные ткани, или меристемы;
- б) постоянные (дифференцированные).

Последние делятся на покровные, основные, проводящие, механические, выделительные.

**Образовательные ткани — меристемы.** Клетки образовательных тканей способны к делению, и за счет них формируются все другие ткани.

В отличие от животных у высших растений образовательные ткани действуют в течение всей жизни и сосредоточены в определенных зонах роста. Выделяют:

- 1) верхушечные, или апикальные, меристемы, расположенные в конусах нарастания корня и стебля;
- 2) боковые, или латеральные, расположенные вдоль осевых органов растений;
- 3) вставочные (интеркалярные) — у основания междоузлий и побегов;
- 4) раневые, образующиеся при повреждении тканей и органов.

Образовательные ткани состоят из сравнительно мелких, плотно сомкнутых клеток, с крупным ядром, без вакуоли или она слабо развита, с густой цитоплазмой, содержащей митохондрии, развитую эндоплазматическую сеть, не имеющую пластиды. Форма клеток меристем чаще всего паренхимная (очертания многогранников, реже удлиненных призм). Клетки некоторых меристем (прокамбий) имеют прозенхимную форму. По происхождению образовательные ткани делятся на первичные и вторичные.

Источником *первичной* образовательной ткани высших растений является зигота. За счет ее деления формируется образовательная ткань зародыша семени — *зародышевая меристема*. В процессе прорастания се-

мени зародышевая ткань дифференцируется, но на кончиках корней и стеблей сохраняется и постоянно возобновляется за счет деления верхушечных, *инициальных* клеток, а они наращивают *промеристемы* точки роста конуса нарастания — корня и стебля. Из промеристем образуются все другие первичные меристемы и постоянные ткани.

#### **Апикальные меристемы корня (рис. 16):**

1. *Дерматоген* формирует первичную покровно-всасывающую ткань — эпиблему.

2. *Периблема* образует основную ткань первичной коры — экзодерму, мезодерму и эндодерму.

3. *Плерома* формирует первичные меристемы: перицикл, прокамбий и основную ткань центрального цилиндра.

Корень покрыт корневым чехликом, который формируется за счет калиптрогена.

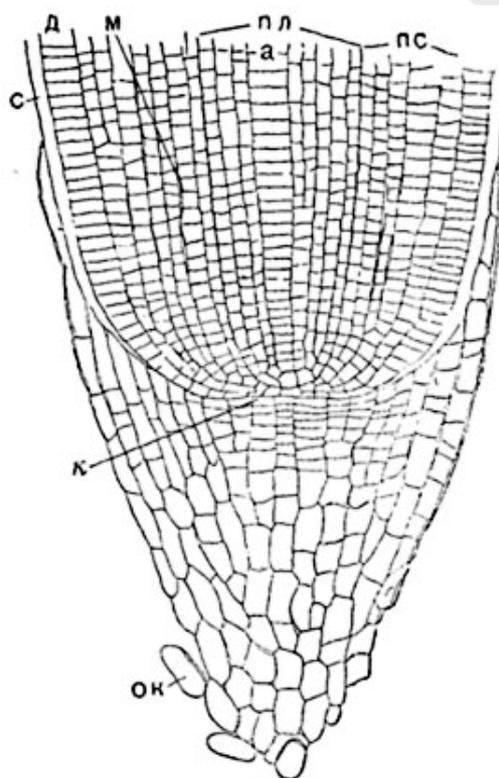


Рис. 16. Продольный разрез кончика корня ячменя:

ок — отпадающие клетки корневого чехлика; к — калиптроген; д — дерматоген; пл — плерома; с — утолщенные наружные стенки клеток; пс — периблема; м — воздухоносные межклетники; а — ряд клеток, из которых образуется центральный сосуд

#### **Апикальные меристемы стебля (рис. 17):**

1. *Туника* — один, два слоя образовательных клеток, формирующих эпидерму и часть первичной коры.

2. *Корпус* — массив образовательных клеток, лежащих под туникой, образуют часть первичной коры и ткани центрального осевого цилиндра (перицикл, прокамбий и основную ткань).

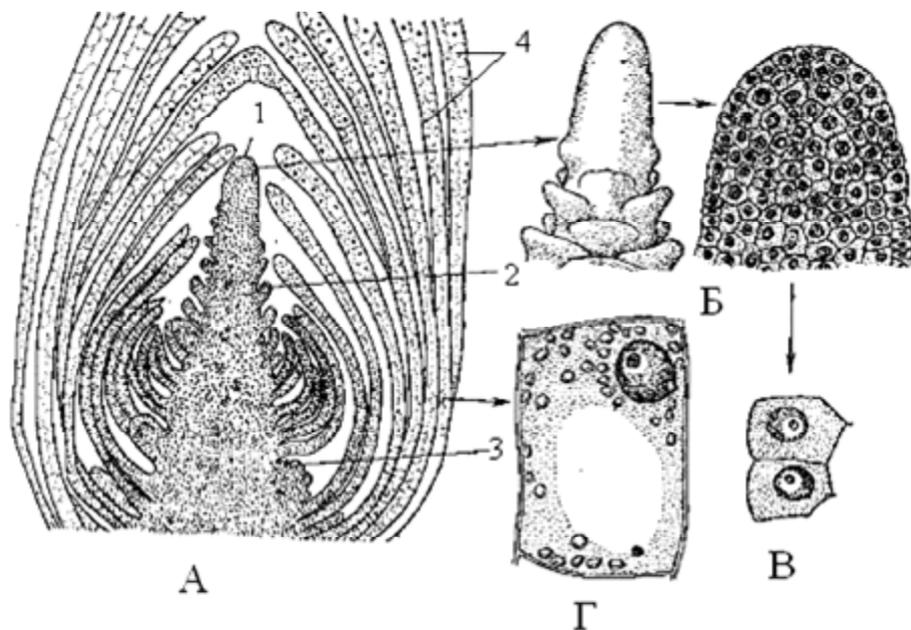


Рис. 17. Апикальная меристема в верхушечной почке побега элодеи (*Elodea canadensis*): А — продольный разрез; Б — конус нарастания (внешний вид и разрез); В — клетка первичной меристемы; Г — клетка из сформировавшегося листа; 1 — конус нарастания; 2 — первичный бугорок; 3 — вторичный бугорок (пазушной почки); 4 — примордии (зачаточные листья)

**Первичные латеральные меристемы.** *Перицикл* закладывается внутри стебля или корня и представляет наружный слой центрального осевого цилиндра (ЦОЦ). Клетки его имеют, как правило, паренхимную форму, хотя могут быть и прозенхимными, делятся периодически и в разных направлениях. Размножаясь, они могут дифференцироваться весьма разнообразно, в силу чего перицикл играет важную роль в процессах формирования растений. Может давать вторичную меристему (камбий, феллоген), основную ткань и формировать боковые корни и побеги.

*Прокамбий* закладывается в основной ткани ЦОЦ тяжами или сплошным кольцом еще в конусе нарастания. Клетки его прозенхимные и полностью превращаются в элементы проводящей и механической ткани, или часть их не дифференцируется и становится клетками вторичной меристемы — камбия.

Таким образом, к первичным меристемам относятся: зародышевая меристема (клетки зародыша семени), инициальная (инициальные клетки точки роста стебля и корня), промеристемы (дерматоген, периблема, плерома, туника и корпус), перицикл, прокамбий и вставочная (интеркалярная) меристема.

**Вторичные меристемы** формируются за счет первичных меристем или за счет клеток основной ткани, способных к делению. К ним относятся *камбий* и *феллоген* (пробковый камбий) (рис. 18).

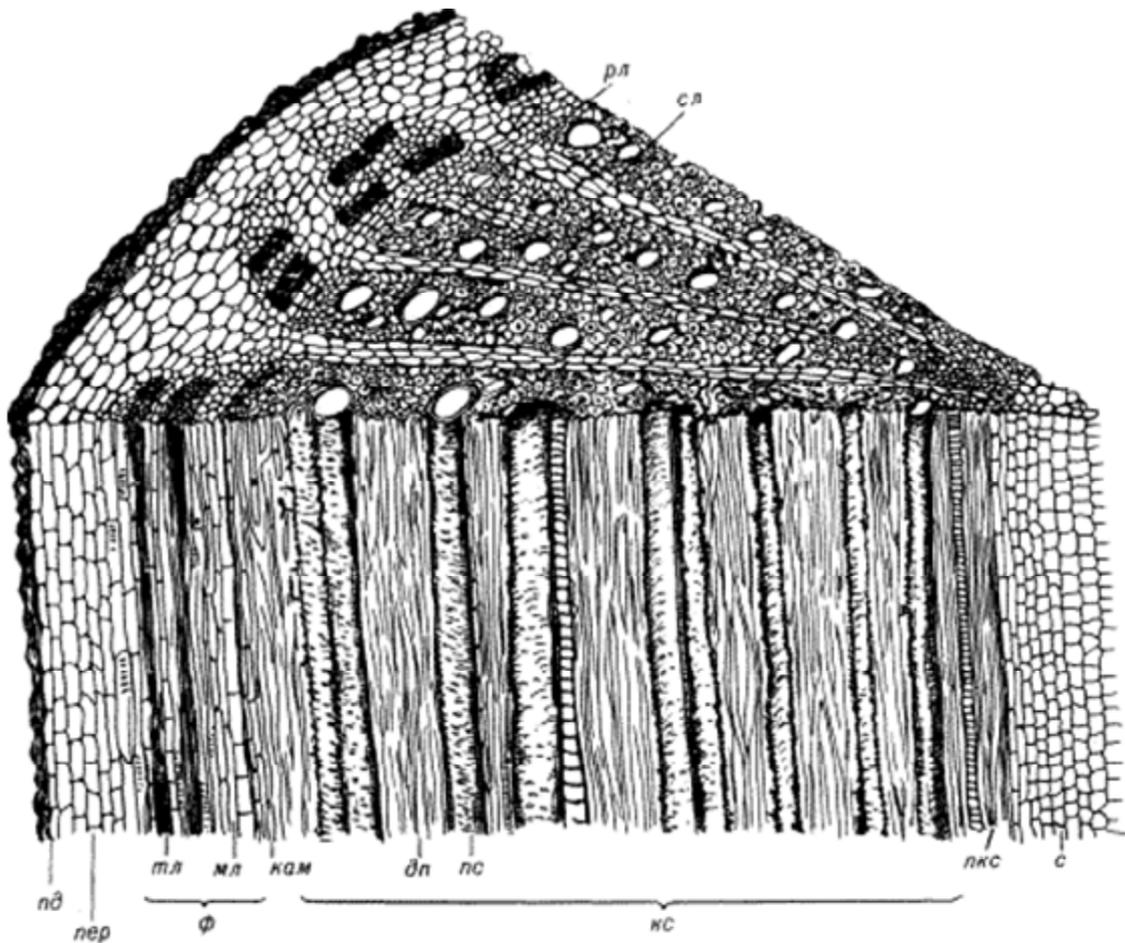


Рис. 18. Вторичное анатомическое строение корня:

*нд* — перидерма; *пер* — перицикл; *ф* — флоэма (луб); *тл* — твердый луб; *мл* — мягкий луб; *кам* — камбий; *кс* — ксилема (древесина); *пс* — пористый сосуд; *дп* — древесная паренхима; *пкс* — протоксилема; *с* — сердцевина; *сл* — сердцевинный луч; *рл* — радиальный луч

Камбий возникает из перицикла, прокамбия или из клеток основной ткани центрального цилиндра и закладывается тяжами или сплошным кольцом. Как правило, он многослойный. Клетки камбия делятся и дают вторичные элементы основной, проводящей и механической тканей, продолжают функции прокамбия. В результате этого растения приобретают возможность неограниченного роста в толщину. Характерен для двудольных растений.

Феллоген (пробковый камбий) формируется за счет наружного слоя клеток перицикла (в корне), или клеток основной ткани первичной коры, или эпидермы (в стебле). Клетки феллогена делятся, дифференцируются и наружу откладывают клетки, которые в конечном счете становятся **пробкой**, а вовнутрь — клетки основной ткани — феллодерму. Таким образом, функция феллогена — образование вторичной покровной ткани, т. е. пробки; комплекс пробки, феллогена и феллодермы называется **перидермой**.

Следовательно, меристемы обеспечивают формирование всех тканей растений, рост всех органов.

**Основные ткани** составляют основу органа и растения (рис. 19). В них размещены другие ткани, поэтому они и называются основными. Состоят из паренхимных, обычно тонкостенных, живых клеток.

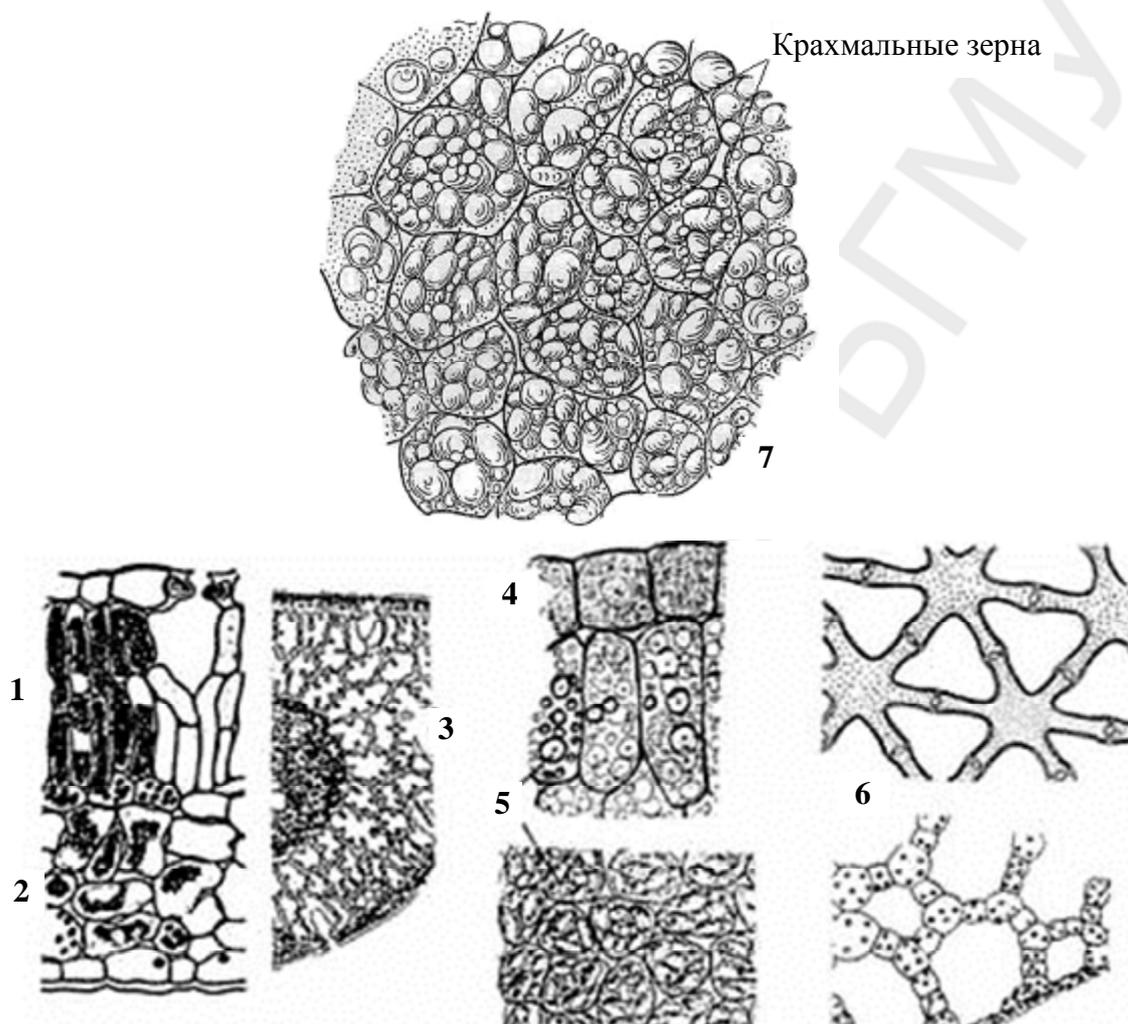


Рис. 19. Основные ткани:

1–3 — хлоренхима столбчатая, губчатая, складчатая; 4, 5 — запасаящая паренхима с зернами алейрона и крахмала; 6 — аэренхима; 7 — запасаящая паренхима клубня картофеля

Главная функция основных тканей — питание, поэтому часто их еще называют питающими тканями.

В зависимости от местоположения и функции различают: **поглощающую**, или всасывающую, паренхиму, **ассимиляционную** паренхиму (хлоренхиму), **запасаящую** паренхиму, **аэренхиму**, **водоносную** паренхиму.

Поглощающая, или всасывающая, паренхима находится на концах корней и в зоне всасывания под корневыми волосками. По ней вода и ми-

неральные соли передаются в следующие слои клеток первичной коры, а затем в проводящие элементы корня. Клетки поглощающей ткани сильно вакуолизированы, а стенки очень тонкие и нежные.

Ассимиляционная ткань, или хлоренхима, составляет основу листа, а также находится под эпидермой молодых стеблей и зеленых плодов. В листе она расположена между двумя слоями эпидермы и называется *мезофиллом*. Клетки его богаты хлорофиллом, и основная функция ассимиляционной ткани — фотосинтез. Вторая функция мезофилла — транспирация, т. е. испарение воды.

Обе эти функции у растений с вертикальной ориентацией листьев (злаки, ирис) выполняются без заметной дифференциации ассимиляционной ткани.

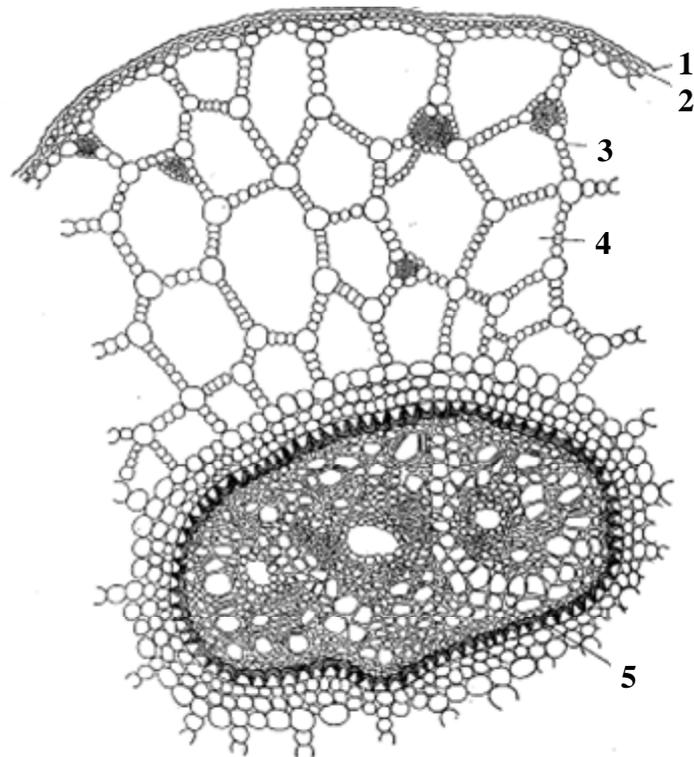
У растений с горизонтальной ориентацией листьев, когда можно различить верхнюю и нижнюю стороны листа, мезофилл дифференцирован. К верхней эпидерме примыкают один или несколько слоев вытянутых, плотно расположенных ровными рядами, богатых хлорофиллом клеток, образующих столбчатую или палисадную ткань. Главная ее функция — ассимиляция, фотосинтез.

К нижней стороне листа примыкают рыхло расположенные клетки. Они имеют почти округлую форму с различными выростами. Между ними имеются большие межклеточные пространства. Протопласт этих клеток относительно беден хлоропластами. Это губчатая ткань, больше приспособленная к выполнению транспирации одновременно с фотосинтезом.

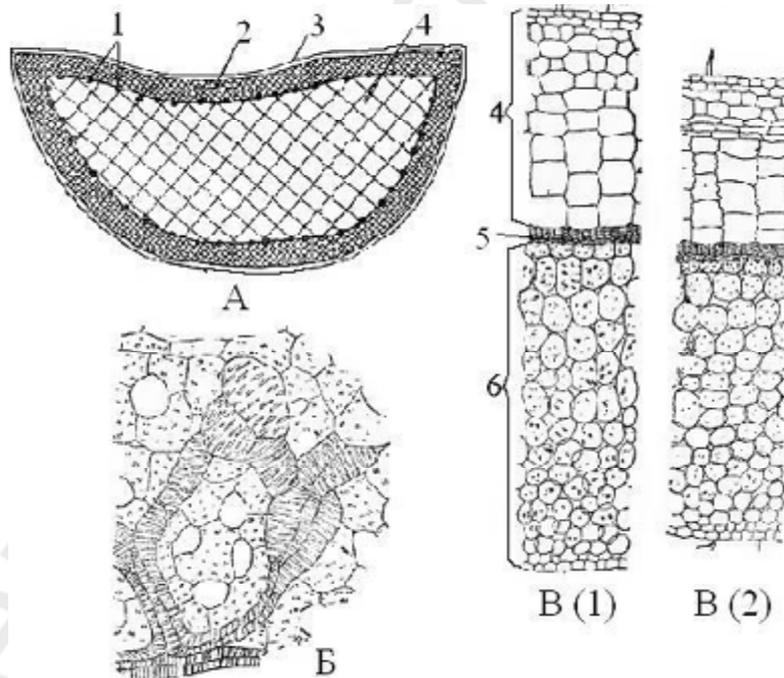
Запасающая ткань широко распространена в таких органах, как стебли, плоды, семена, клубни и др. Обычно она представлена крупными округлой или слегка вытянутой формы клетками, заполненными зернами крахмала, белка, капельками жира или раствором сахара. Стенки таких клеток обычно тонкие. Протоплазма оттеснена к стенке клетки, ядро часто отсутствует. В протоплазме клеток запасяющих тканей имеются различные ферменты, которые гидролизуют запасные пластические вещества, переводят их в растворимое активное состояние.

Клетки паренхимной ткани в органах водных растений, а также на сильно увлажненной почве образуют широкие воздухоносные ходы, через которые проходит воздух к органам и тканям. Воздухоносная паренхима называется аэренхимой (рис. 20).

У некоторых растений засушливых мест обитания в стеблях и листьях имеется крупноклеточная тонкостенная ткань, содержащая запасы воды и слизи (алоэ, кактус). Это водоносная паренхима (рис. 21).



*Рис. 20.* Воздухоносная паренхима в стебле рдеста блестящего:  
 1 — кутикула; 2 — эпидерма; 3 — клетки воздухоносной паренхимы; 4 — воздухоносные полости; 5 — эндодерма



*Рис. 21.* Водоносные ткани:  
 А — схема поперечного разреза через лист алоэ; В — водоносные трахеиды в листе молочая; В — поперечные срезы листа эпифитного растения — пеперомии: (1) — свежего листа; (2) — листа, отделенного от стебля;  
 1 — проводящие пучки; 2 — хлоренхима; 3 — эпидерма; 4 — водоносная ткань; 5 — столбчатая паренхима; 6 — губчатая паренхима

**Заключение.** Многообразие форм тканей обусловлено сложностью процессов обмена веществ, вовлечением в него большого числа элементов и факторов, что нашло свое отражение в особенностях их строения и функционирования.

#### Лекция 4. ПОКРОВНЫЕ И ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

**Покровные ткани.** Поверхность тела высших растений защищена от неблагоприятных воздействий внешней среды покровной тканью. Такая защита необходима, чтобы предохранить органы растения от высыхания, живые внутренние клетки от механических повреждений насекомыми и другими вредителями.

Общие цитологические особенности: ткань плотная, имеет специализированные образования для дыхания и газообмена; живая или мертвая, паренхимная, реже прозенхимная, первичная или вторичная. На листьях и зеленых побегах покровная ткань имеет вид тонкой прозрачной пленки и называется кожицей, или эпидермой.

**Эпидерма** — первичная покровная ткань (рис. 22). Образуется за счет дифференциации клеток туники. Функции: регуляция газообмена и транспирации, защитная.

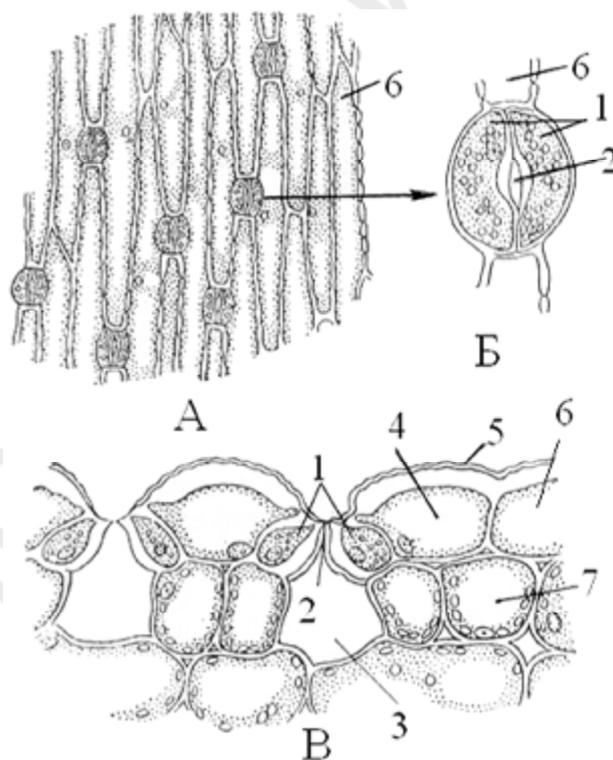


Рис. 22. Эпидерма листа ириса:

*A* — вид с поверхности; *Б* — устьичный аппарат; *В* — поперечный разрез;  
 1 — замыкающие клетки; 2 — устьичная щель; 3 — воздушная полость; 4 — побочная клетка; 5 — кутикула; 6 — основные клетки эпидермы; 7 — клетки мезофилла

В эпидерме различают три группы клеток: собственно эпидермальные, устьица и трихомы. Клетки собственно эпидермальные плоские, боковые стенки их извилистые, выступы одной клетки заходят в вогнутости другой, что придает ей прочность и эластичность. Толщина клеточных стенок неодинакова. Наиболее толстые наружные стенки, а самые тонкие — внутренние, лежащие на границе с внутренними тканями, боковые по толщине занимают промежуточное положение. Наружная поверхность клеток эпидермы часто покрыта слоем кутикулы или восковым налетом. Кутикула может быть складчатой или покрыта бородавками.

Большую часть объема клетки эпидермы занимает крупная вакуоль, заполненная клеточным соком, иногда окрашенная антоцианом. Цитоплазма тонким слоем прилегает к внутренней стенке клетки. В ней имеется ядро и лейкопласты. Хлоропласты отсутствуют.

Форма клеток эпидермы сильно варьирует и в большой степени зависит от формы пластинки листа (широкая пластинка, клетки широкие с крупноизвилистыми краями — двудольные). На вытянутых линейных листьях (злаки) и на стеблях клетки эпидермы вытянутые, извилистость краев мелкая. Эпидерма — «отпечаток пальцев» растения.

**Устьица.** Для осуществления газообмена между внутренними тканями растений и внешней средой, а также транспирации воды в эпидерме имеются устьица. Устьице состоит, как правило, из двух бобовидной формы *замыкающих клеток*, содержащих хлоропласты, и щелевидного отверстия между ними — *устьичной щели*. Оболочка замыкающих клеток устьиц неравномерно утолщена: стенки, примыкающие к собственно эпидермальным клеткам, тонкие; стенки, окаймляющие устьичную щель, толстые.

Работа устьиц, их открытие и закрытие, связана с чередованием дня и ночи. Днем, благодаря деятельности пластид в замыкающих клетках, накапливается сахар, к ним (в силу разности концентраций) устремляется вода, восстанавливается тургор — устьица открываются. Ночью количество сахара в них уменьшается, тургор падает и устьица закрываются.

Клетки собственно эпидермы, окружающие устьица, называются *сателлитами*. В зависимости от их расположения различают несколько типов устьиц (до 15): аномоцитные, анизоцитные, диацитные, парацитные, актиноцитные, энциклоцитные и др. (рис. 23).

Число устьиц — от нескольких десятков до нескольких сотен на  $1 \text{ мм}^2$ . Чаше устьиц больше на нижней стороне листа, особенно когда листья расположены горизонтально (меньше испарения). У таких растений, как смородина, крапива, береза, рябина, таволга, у большинства древесных, водных растений (кувшинка) устьица образуются только на верхней стороне листа. На верхней стороне листа устьиц больше у травянистых

растений на открытых местах обитания. Если лист ориентирован вертикально, число устьиц одинаково с обеих сторон.

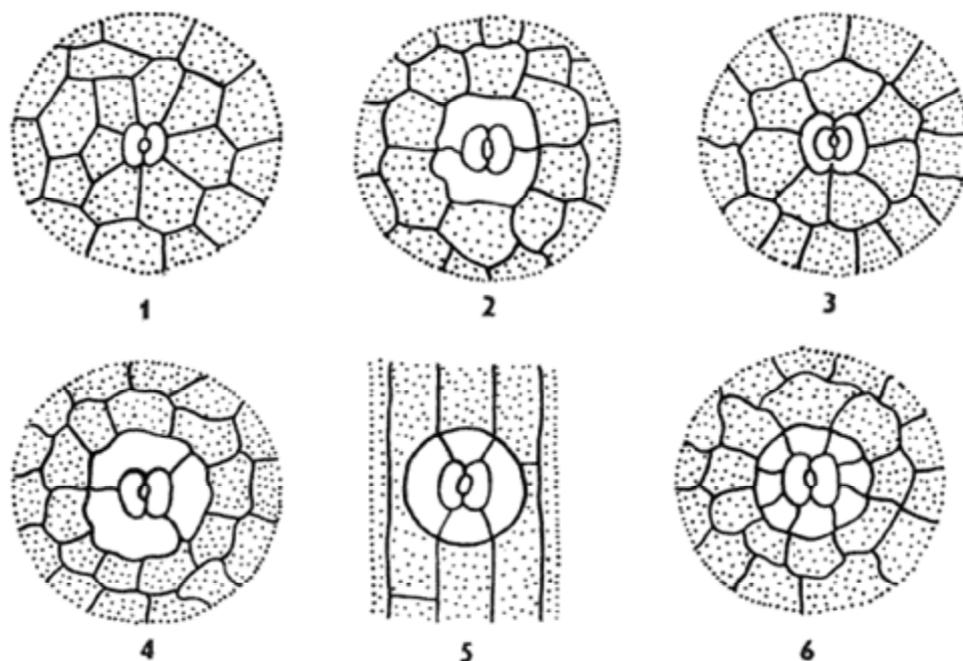


Рис. 23. Типы устьичного аппарата листа растений:

1 — аномоцитный (у всех высших растений, кроме хвощей); 2 — диацитный (у папоротников и цветковых); 3 — парацитный (у папоротников, хвощей, цветковых и гнетовых); 4 — анизоцитный (только у цветковых); 5 — тетрацитный (главным образом у однодольных); 6 — энциклоцитный (у папоротников, голосеменных и цветковых)

Кроме обычных вышеописанных устьиц у многих растений имеются так называемые водные устьица — гидатоды, выделяющие капельно-жидкую воду, что называется *гуттацией*. Явление гуттации можно наблюдать у земляники, шиповника, гороха, злаков и многих травянистых и древесных растений, особенно при тихой погоде и высокой относительной влажности воздуха, ночью или ранним утром.

На поверхности эпидермы часто имеются *трихомы* (рис. 24), которые делятся на *кроющие*, усиливающие защитную роль покровной ткани, и *железистые*, выполняющие выделительную функцию. Кроющие волоски — одноклеточные или многоклеточные выросты клеток эпидермы, скоро отмирают, утрачивают протопласт и заполняются воздухом, что придает им черный или белый цвет (кажется, что лист имеет белый налет). Они уменьшают нагрев растений и испарение воды с поверхности. Форма их разнообразная, что является диагностическим признаком.

Железистые трихомы служат органами выделения. В них накапливаются эфирные масла и другие вещества с острым запахом (привлекают или отпугивают животных). У крапивы, например, волоски содержат муравьиную кислоту, стенки их пропитаны углекислой известью, а кончики — кремнеземом.

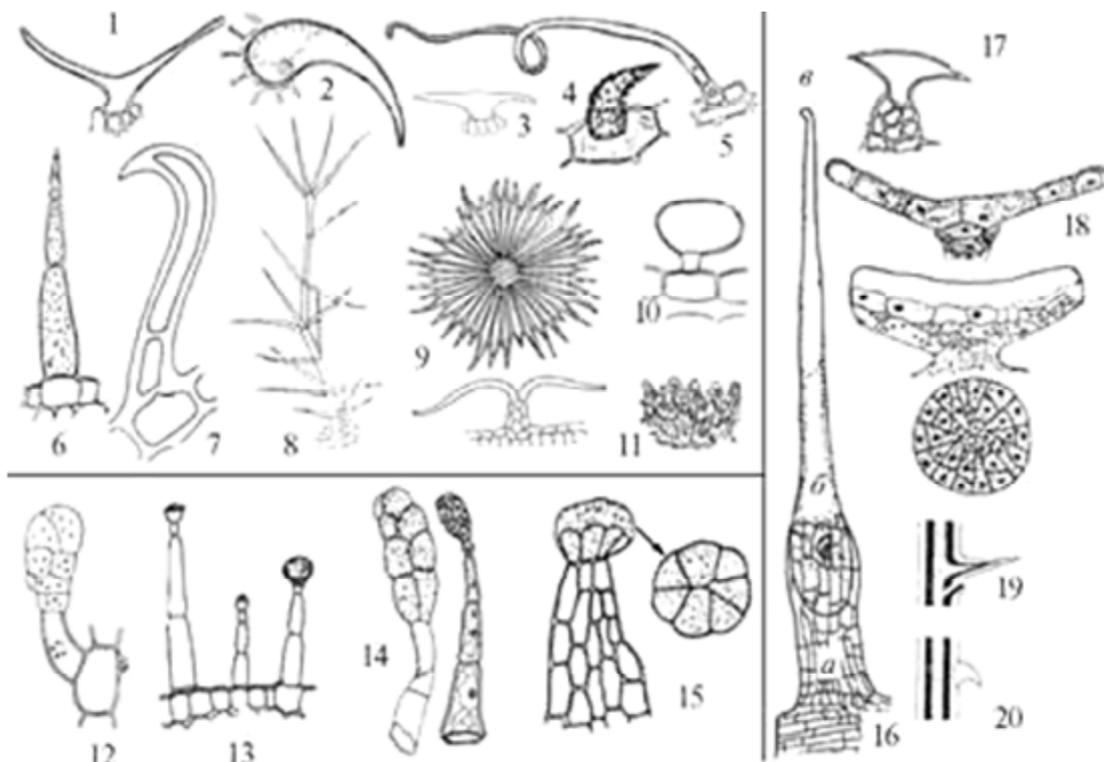


Рис. 24. Трихомы эпидермы:

1–11 — простые волоски: 1 — двурогий; 2 — ретортовидный; 3 — Т-образный; 4 — щетинистый с бородавчатой кутикулой; 5 — бичевидный с вытянутой апикальной клеткой; 6 — многоклеточный однорядный, конический со штриховатой кутикулой; 7 — цепкий крючковидный; 8 — ветвистый; 9 — звездчатый (вид сверху и сбоку); 10 — пузырчатый; 11 — сосочковидные;

12–15 — железистые волоски: 12 — с одноклеточной ножкой и многоклеточной головкой; 13 — с многоклеточной однорядной длинной ножкой и одноклеточной маленькой головкой; 14, 15 — с многоклеточной головкой и многоклеточной ножкой;

16–20 — эмергенцы: 16 — жгучий волосок (а — многоклеточная подставка; б — ампулка; в — головка); 17 — щетинка; 18 — щитковидная, или пельтатная, железка; 19, 20 — колючка и шип (схемы)

Выросты на эпидерме могут формироваться также из нижележащих клеток основной ткани и называются *эмергенцами*. Иногда они одревесневают, приобретают прочность и значительную толщину, превращаясь в шипы (у розы, малины, зонтичных), прицепки (на плодах) и другие выросты.

**Пробка** — вторичная покровная ткань. Как уже отмечалось, поверхность стеблей древесных растений и кустарников уже в первый год их существования приобретает буроватую окраску. Это указывает на то, что на смену эпидерме образовалась новая покровная ткань — пробка (феллема). Пробка — результат деятельности образовательной ткани, т. е. пробкового камбия (феллогена). Слой этой ткани образуется сразу же под кожицей в результате деления клеток эпидермы (яблоня, груша, ива) или клеток основной паренхимы первичной коры, прилегающей к эпидерме (береза, дуб, клен), перицикла (корень).

Клетки феллогена делятся в тангентальном направлении, отлагая снару́жи правильные радиальные слои клеток, постепенно превращающиеся в слои пробки. Стенки клеток пропитываются *суберином*, становятся непроницаемыми для воды, что приводит к гибели клеток. Внутри от себя феллоген отделяет клетки, богатые хлорофилловыми зернами. Они располагаются рыхло, без определенной закономерности. Слой таких клеток называется **феллодермой**, а совокупность пробки, феллогена и феллодермы — **перидермой**. Защитная роль пробки хорошо заметна на плодах арбуза, яблок, клубнях картофеля и др. Царапина на них довольно быстро затягивается защитным слоем пробки. Следует обратить внимание на то, что пробка не только защищает растения от неблагоприятных условий, но и участвует в газообмене и транспирации за счет *чечевичек* (разрывов в перидерме, заполненных слоем рыхлых клеток) (рис. 25). Образуются за счет феллогена на местах бывших устьиц, имеют диагностическое значение при анализе кор.

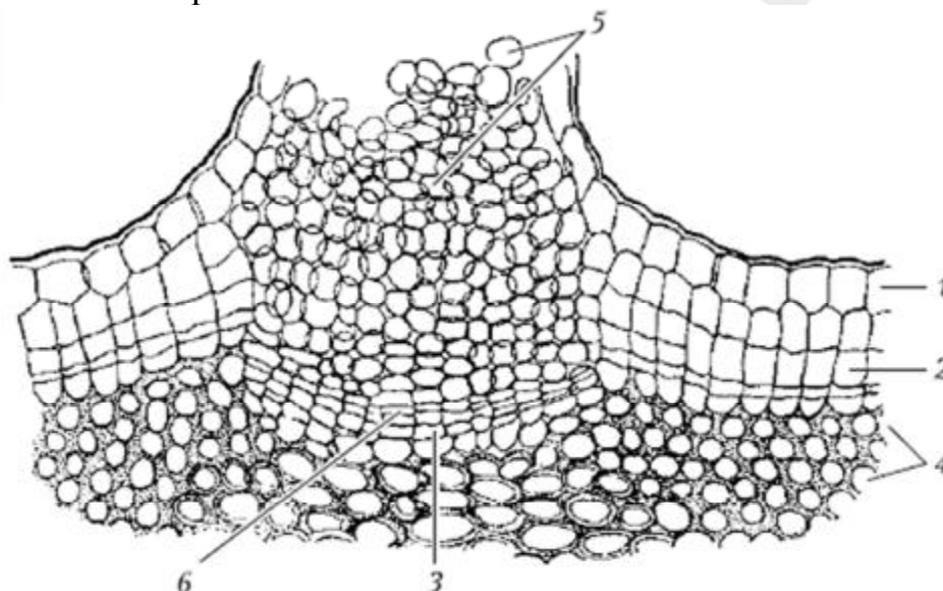


Рис. 25. Чечевичка перидермы бузины осенью:

1 — эпидерма; 2 — пробка (феллема); 3 — феллоген (пробковый камбий); 4 — феллодерма; 5 — выполняющая ткань чечевички; 6 — замыкающий слой феллемы

**Корка** — третичная покровная ткань (рис. 26). Только у некоторых растений (орешник, бук, пробковый дуб) феллоген, раз заложившись, функционирует всю жизнь. У большинства же феллоген функционирует короткое время (несколько весенне-летних месяцев), затем отмирает. Следующей весной возникает вновь и формирует новый слой пробки. В результате все ткани, расположенные снару́жи от перидермы, отмирают. Формируется корка разного сложения — чешуйчатая, кольцеобразная и др.

Как видно из вышеизложенного, покровные ткани имеют разное происхождение и строение, что отражает приспособление растений к многообразным неблагоприятным внешним условиям.

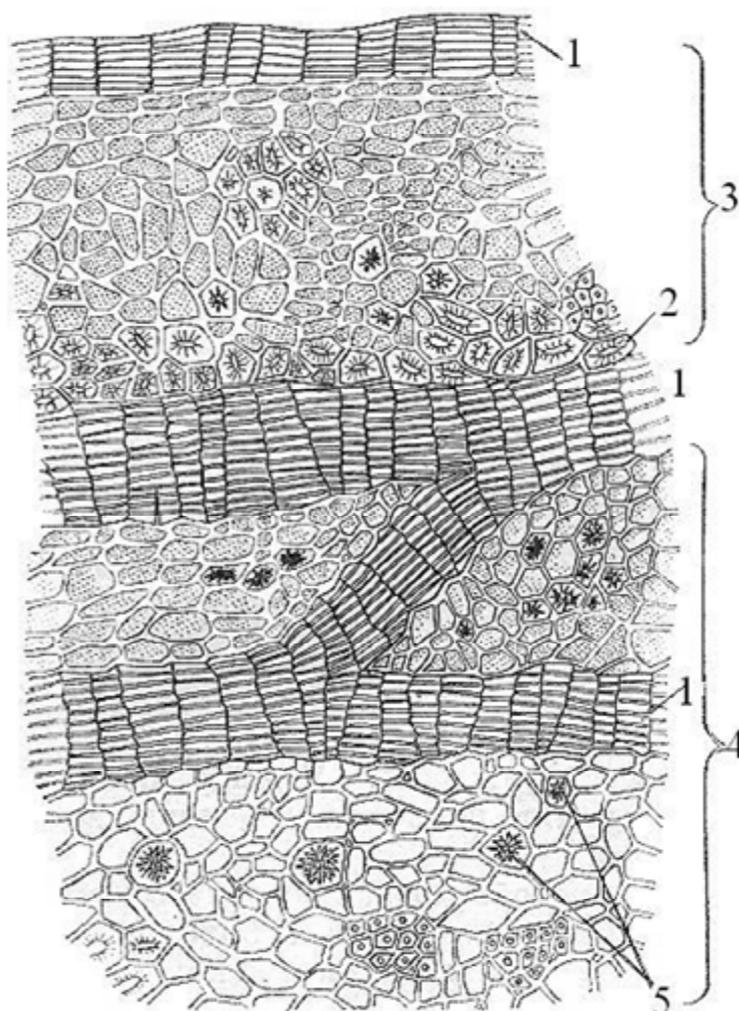


Рис. 26. Кора на поперечном срезе дуба:  
1 — перидерма; 2 — волокна; 3 — остатки первичной коры; 4 — вторичная кора; 5 — друзы оксалата кальция

**Выделительная система.** В отличие от животных у растений нет специализированных органов, тканей и клеток для выведения неиспользованных веществ, ядовитых, вредных соединений и других продуктов обмена. В большинстве случаев отдельные образования (млечники, смоляные ходы, нектарники) выполняют секреторную функцию.

У растений различают две группы структур выделительной системы:

1. **Структуры наружной секреции.** Характеризуются общим происхождением из клеток эпидермы с участием и субэпидермальных клеток. Структуры наружной секреции:

а) *железистые волоски* — трихомы — выросты клеток эпидермы, где накапливаются экскреторные вещества. Они не только накапливают, но и

могут выводить из растения эти вещества в газообразном, жидком, твердом состоянии и выполняют выделительную функцию. По строению разнообразны: головчатые с одноклеточной головкой (пеларгония), многоклеточной (хмель). Выделяют разнообразные продукты — смоляные, камедевые, масляные, слизевые, часто имеющие лекарственное и промышленное значение;

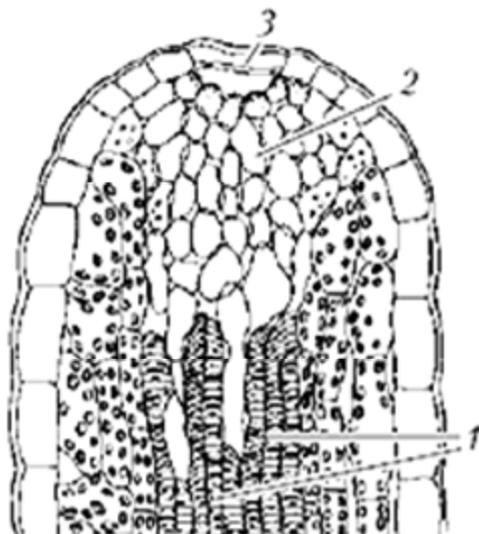


Рис. 27. Гидатода (продольный срез):  
1 — трахеиды; 2 — эпитема; 3 — устье

б) *гидатоды* — водяные устья, один из активнейших органов выделения (рис. 27). Образуются по краю листа на верхушке зубчиков. Обычно они представляют устье, к которому примыкает группа тонкостенных клеток мезофилла листа. Иногда гидатоды представлены многоклеточным волоском (фасоль). Процесс выделения воды в капельно-жидком состоянии называется гуттацией. Интенсивность гуттации может достигать 180 капель в минуту. Гутта содержит соли, сахара и другие вещества;

в) *нектарники* — специализированные железки, выделяющие нектар (рис. 28). Различают:

1) флоральные, расположенные на цветках: у основания тычинок или под тычинками (гвоздичные, маревые), у основания завязи (астровые), в виде измененных тычинок (стаминодии) — мотыльковые, барбарисовые;

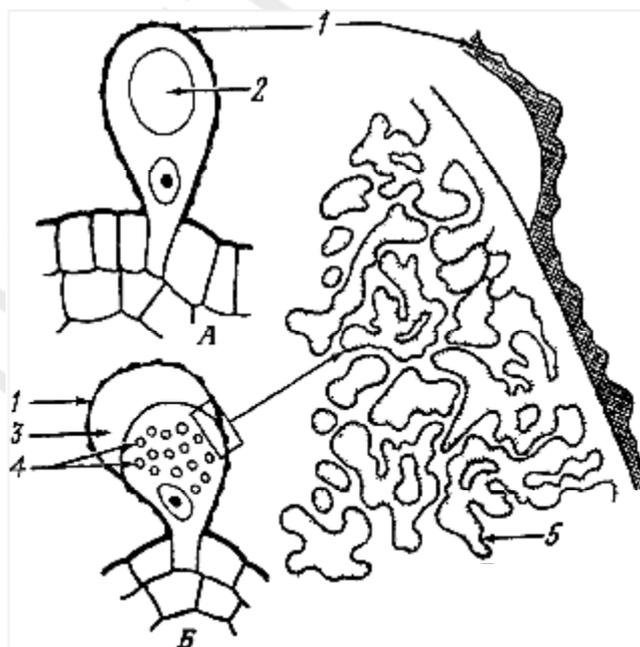


Рис. 28. Детали строения нектарника. Секретирующие нектар волоски внутренней эпидермы трубки венчика до (А) и во время (Б) секреции:  
 1 — кутикула; 2 — вакуоль; 3 — секрет; 4 — секрет вакуоли; 5 — протуберанцы оболочки

2) экстрафлоральные, расположенные на вегетативных органах: цветоножках, прилистниках, стеблях и листьях (пассифлора). Формируются клетками и эпидермы, и лежащими под ней клетками. Выделяется нектар через устьица или непосредственно через стенку клетки;

г) *осмофоры* — эфирномасличные железы, образуют эфирные масла. Формируются в эпидерме, бывают самой различной формы — крыло-видные, ворсистые, реснитчатые. Секреторная ткань многослойна.

2. **Структуры внутренней секреции** накапливают дубильные вещества, млечный сок, эфирные масла, кристаллы и др.:

а) *млечники* — содержат млечный сок, обнаружены у 125 000 видов. Живые клетки, имеют постенный слой цитоплазмы с многочисленными ядрами, крупную вакуоль, заполненную млечным соком (латексом). Стенки млечников отличаются высокой эластичностью, не одревесневают (маковые, молочайные, астровые и др.).

По происхождению и строению различают *членистые* и *нечленистые млечники*. Членистые млечники многоклеточные, состоят из ряда вытянутых клеток, без поперечных перегородок (мак, колокольчик, цикорий, чеснок) (рис. 29). Как правило, расположены в лубяной части (флоэма) или по всему органу (лист цикория). *Нечленистые* (простые млечники) формируются из одной клетки еще в зародыше. Имеют различную форму: цилиндрическую (крапива, конопля), ветвистую (молочай, шелковица).

В млечном соке содержатся не только экскреты — конечные продукты обмена (таниды, алкалоиды, органические кислоты, соли калия и кальция), но и побочные (терпены, каучук, смолы), а также и запасные органические вещества — крахмал (молочай), белок (фикус), сахара (цикорий), жиры и ферменты (дынное дерево). Поэтому функция млечников проводящая, запасная и экскреторная;

б) *вместилища*. По происхождению различают: *схизогенные* вместилища, или ходы, формируются за счет межклетников (рис. 30, 31) —

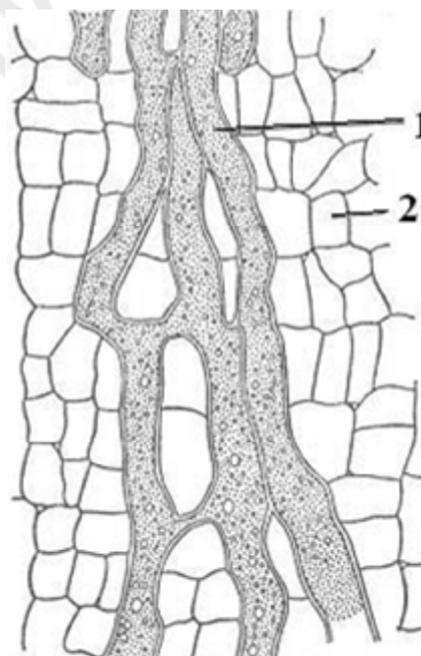


Рис. 29. Членистые млечники корня одуванчика (*Taraxacum officinale*) в продольном разрезе: 1 — латекс; 2 — паренхима коры

обкладочные или эпителиальные клетки, которые выделяют в полость экскреторное вещество: терпены (миртовые, сельдерейные), бальзамы (аралиевые, сосновые), камеди, слизи (стеркулиевые); *лизигенные* вместилища формируются в результате растворения (лизиса) группы клеток (цитрусовые) (рис. 32);

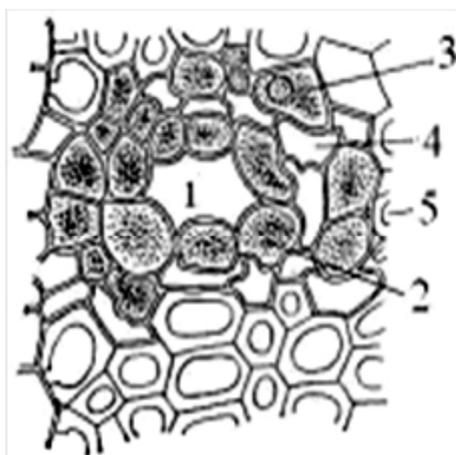


Рис. 30. Схизогенный смоляной ход древесины сосны (*Pinus sylvestris*):  
1 — межклетная полость; 2 — эпителий;  
3 — живые паренхимные клетки; 4 — тонкостенные мертвые раздавленные клетки; 5 — трахеиды

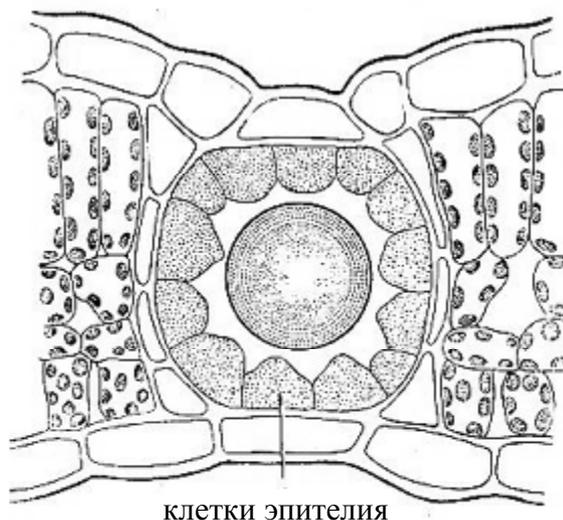


Рис. 31. Схизогенное вместилище эфирных масел на поперечном срезе листа зверобоя продырявленного (*Urtica perforatum*)

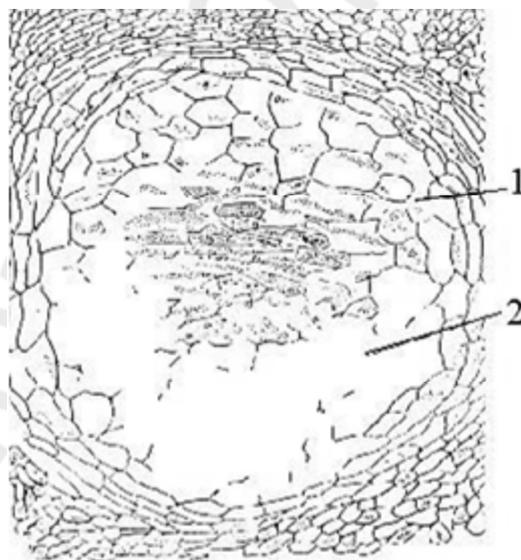


Рис. 32. Лизигенное эфирноносное вместилище околоплодника мандарина (*Citrus reticulata*):

1 — разрушающиеся клетки; 2 — полость

в) *идиобласты* — живые, крупные, одиночные клетки, накапливающие секреты.

## Лекция 5. ПРОВОДЯЩИЕ И МЕХАНИЧЕСКИЕ ТКАНИ. СОСУДИСТО-ВОЛОКНИСТЫЕ ПУЧКИ

### Проводящие ткани

Вода и питательные вещества, поступающие через корни, передвигаются к другим органам и клеткам, образуя **восходящий ток**, который идет по трахеидам и сосудам (трахеям).

Продукты ассимиляции от листьев (стеблей) передвигаются к корням и другим органам и клеткам, образуют **нисходящий ток**, движутся по ситовидным трубкам с клетками-спутницами.

Часть органа (стебля, корня, черешка), где размещены сосуды или трахеиды, называется **ксилемой**; ситовидные трубки с клетками-спутницами — **флоэмой**.

В состав ксилемы и флоэмы входят и другие ткани — механические, основные, но наиболее характерными анатомическими элементами их являются проводящие ткани.

**Сосуды** — трубки различной толщины, которые состоят из члеников (клеток) (рис. 33).

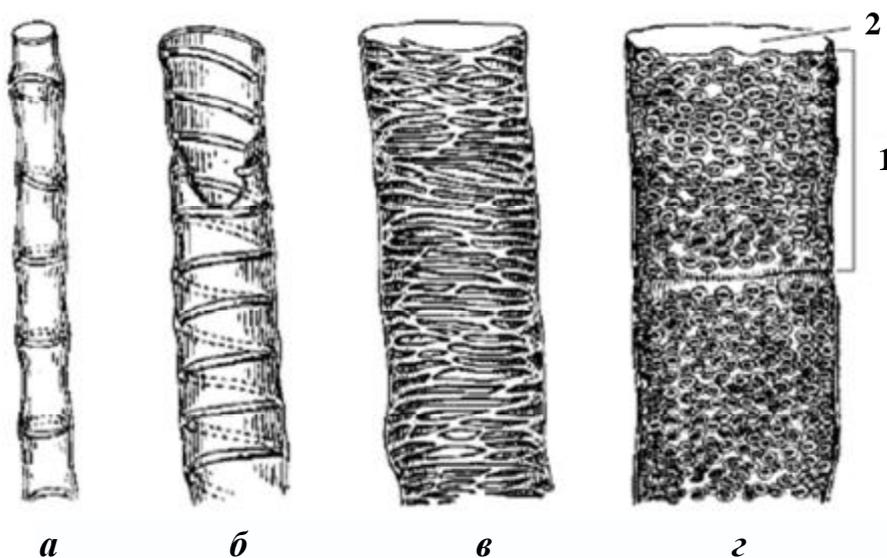


Рис. 33. Сосуды:

*a* — кольчатый; *б* — спиральный; *в* — сетчатый; *z* — пористый: *1* — членик сосуда; *2* — простая перфорационная пластинка

Поперечные стенки у широких сосудов более или менее горизонтальны. В узких сосудах они скошенные, часто под острым углом. Диаметр сосудов — от 0,1–0,2 мм до 0,3–0,7 мм (лианы). Длина их от нескольких сантиметров до нескольких метров (лианы, некоторые деревья). Сосуды редко расположены в одиночку. Обычно они образуют целый пучок. Во время формирования сосудов на их внутренней поверхности образуются целлюлозные утолщения — кольчатые и спиральные, которые

не препятствуют удлинению сосудов. Позже возникают (в более широких сосудах) лестничные и сетчатые утолщения. Они занимают большую часть поверхности стенок. Наибольшая площадь утолщения у точечных, или пористых, сосудов. Здесь не утолщены лишь поры. Сосуды свойственны высокоразвитым покрытосеменным растениям и относятся к высшей ступени эволюции проводящих элементов ксилемы.

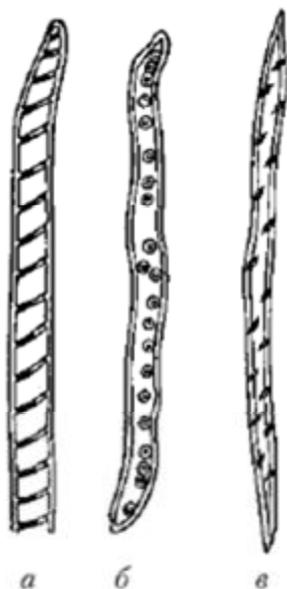


Рис. 34. Трахеиды:

*а* — со спиральным утолщением стенок; *б* — с округлыми окаймленными порами; *в* — волокнистая трахеида со щелевидными окаймленными порами

лигнином утолщения, а затем и вся оболочка клеток, что увеличивает прочность ксилемы.

До возникновения сосудов функции проведения выполняли трахеиды, свойственные высшим споровым и голосеменным растениям. Они сохранились и у большинства покрытосеменных растений в мелких жилках листа.

**Трахеиды** — отдельные прозенхимные клетки со скошенными концами, которыми они и прилегают друг к другу, образуя проводящую сеть (рис. 34). Между соседними трахеидами нет сплошных отверстий, как у сосудов. Сообщаются они посредством округлых окаймленных пор. Трахеидам свойственны такие же утолщения стенок (рис. 35). В сформировавшихся трахеидах протопласт отмирает, и они, как и сосуды, относятся к мертвым тканям.

В стадии формирования трахеиды и сосуды состоят из чистой целлюлозы, затем идет одревеснение. Сначала пропитываются

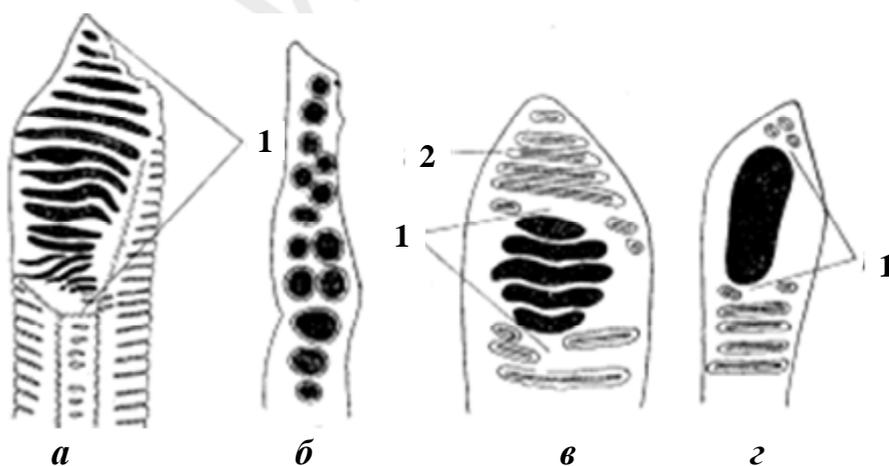


Рис. 35. Типы перфораций на стенках трахеид:

*а* — лестничная перфорация у папоротника (*Pteridium*); *б* — сетчатая перфорация у эфедры; *в* — лестничная перфорация у винограда (*Vitis*); *г* — простая перфорация у винограда;

1 — перфорационная пластинка; 2 — поры

Сосуды и трахеиды всегда соприкасаются с паренхимной тканью. Клетки паренхимы посредством плазмодесм через поры могут вращать в сосуды. Иногда плазмодесмы разрастаются там, образуя тиллы. С возрастом все большая масса сосудов древесных растений заполняется тиллами и они превращаются в механическую ткань. Ксилема приобретает большую прочность, т. к. тиллы древеснеют и заполняются дубильными и смолистыми веществами.

**Ситовидные трубки** флоэмы состоят из живых клеток (рис. 36). Ситовидными они называются, потому что перегородки между клетками пронизаны большим количеством сквозных отверстий (сито), через которые проходят плазмодесмы, соединяющие протопласты соседних клеток. В их протопласте могут содержаться хлоропласты, лейкопласты, крахмал. В клеточном соке растворены белки и углеводы, ядро дегенерирует. Стенки их состоят из чистой целлюлозы и лишь к концу вегетации растений у некоторых трубок древеснеют.

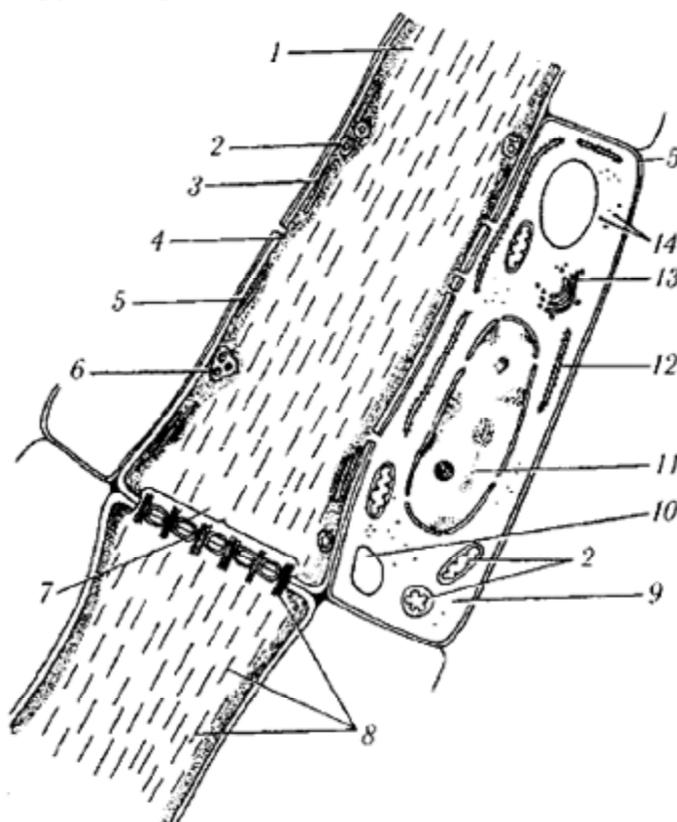


Рис. 36. Строение ситовидной трубки и клетки-спутницы:

1 — членик ситовидной трубки; 2 — митохондрии; 3 — гладкий эндоплазматический ретикулум (ЭПР); 4 — периферический слой цитоплазмы; 5 — клеточная стенка; 6 — лейкопласт с крахмальными зёрнами; 7 — ситовидная пластинка; 8 — флоэмный белок; 9 — клетка-спутница; 10 — вакуоль; 11 — ядро; 12 — шероховатый ЭПР; 13 — аппарат Гольджи; 14 — рибосомы

Размещаются ситовидные трубки в одиночку или пучками. В последнем случае в местах их соприкосновения образуются ситовидные отверстия. Длина клеток ситовидных трубок до 2 мм, толщина несколько десятков микрометров.

Клетки-спутницы сопутствуют ситовидным трубкам. Они тоньше и короче, слабо вакуолизированы, сохранили ядро. Сообщаются с ситовидными трубками через ситовидные отверстия. Они имеются не у всех высших растений. Их нет у хвойных и некоторых покрытосеменных (картофель).

Таким образом, проводящие ткани представлены живыми и мертвыми клетками (элементами). Из этого следует, что функцию проведения они выполняют при помощи различных сил. Если по сосудам и трахеидам вода и растворенные в ней вещества передвигаются под действием осмотических сил, корневого давления и сил сцепления, то по живым ситовидным трубкам — с участием клеток-спутниц путем обменных процессов (биологических сил). В результате скорость движения продуктов ассимиляции (сахаров) в сотни раз больше, чем воды в сосудах.

### МЕХАНИЧЕСКИЕ ТКАНИ

Прочность растений определяется всей совокупностью тканей, их взаимным расположением. Однако основную роль здесь играют механические ткани. Общим свойством всех механических тканей является утолщенность клеточных оболочек. Утолщение может быть равномерным и неравномерным.

Все механические ткани делятся на три типа: колленхима, склеренхима и склереиды (каменистые клетки). Склеренхима и склереиды при окончательном формировании ткани представлены мертвыми клетками, колленхима — живыми.

**Колленхима** расположена обычно в периферической части растущих молодых стеблей, черешков, плодоножек, листовых жилок и др. Клетки вакуолизированы. Их живой протопласт содержит ядро и хлоропласты. Оболочка клеток не древеснеет и на анатомическом срезе выделяется красивым серебристым блеском.

Стенки клетки утолщены неравномерно. В одних случаях утолщены тангентальные стенки, что на поперечном срезе придает им вид выемчатых пластинок, и ткань получила название **пластинчатой** колленхимы. В других случаях четырехугольные клетки утолщены в углах — **уголковая**. Колленхима имеет межклетники, и если стенки, окружающие их, утолщены — **рыхлая** (рис. 37).

В большинстве случаев клетки колленхимы имеют паренхимную форму и только в отдельных случаях они прозенхимные. Колленхима залегает или в виде сплошного цилиндра, или отдельными изолированными

тяжами (при ребристой поверхности стебля или черешка). Характерна, в основном, для двудольных растений.

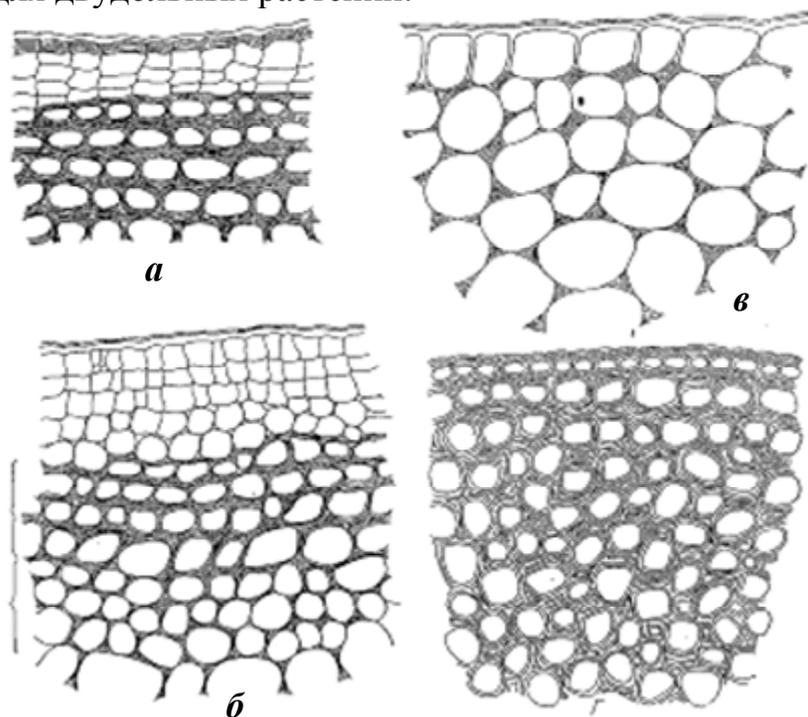


Рис. 37. Типы колленхимы:

*а* — пластинчатая колленхима в однолетнем побеге дуба черешчатого (*Quercus robur*) под формирующейся пробковой тканью; *б* — пластинчатая и угловая колленхима в стебле баклажана (*Solanum melongena*); *в* — угловая колленхима в черешке листа бегонии (*Begonia rex*); *г* — рыхлая колленхима в черешке листа лопуха большого (*Arc-tium lappa*)

**Склеренхима** состоит из прозенхимных, вначале живых, а во взрослом состоянии мертвых клеток с равномерно утолщенными, чаще одревесневшими оболочками, пронизанными поровыми каналами. В зависимости от происхождения склеренхима бывает первичная (из прокамбия, перицикла, основной ткани первичной коры) и вторичная (из камбия). По расположению: коровая, периваскулярная (перициклическая), лубяные волокна, древесные волокна.

**Лубяные волокна** — наиболее прозенхимные элементы растений (рис. 38). Толщина их не превышает несколько сотых миллиметра, а длина лубяных волокон, например, у льна — 60 мм, крапивы — 80 мм, у рами — 250 мм. Молодые клетки лубяных волокон живые, имеют протопласт с многочисленными ядрами. Затем стенки утолщаются, древеснеют, протопласт отмирает. Но у некоторых растений (лен, рами) они остаются чисто целлюлозными, что определяет их высокие текстильные качества. Лубяные волокна объединены в пучки, прочность которых определяется тем, что концы одних вклиниваются между концами других, смежных волокон, а также тончайшим строением фибрилл, расположенных спирально.

**Древесные волокна** гораздо короче, не более 2 мм (рис. 39). Стенки клеток их всегда одревеснены. Особенно сильно развиты в стеблях древесных растений — составляют основную массу древесины. Древесные волокна во вторичной древесине — **либриформ**.

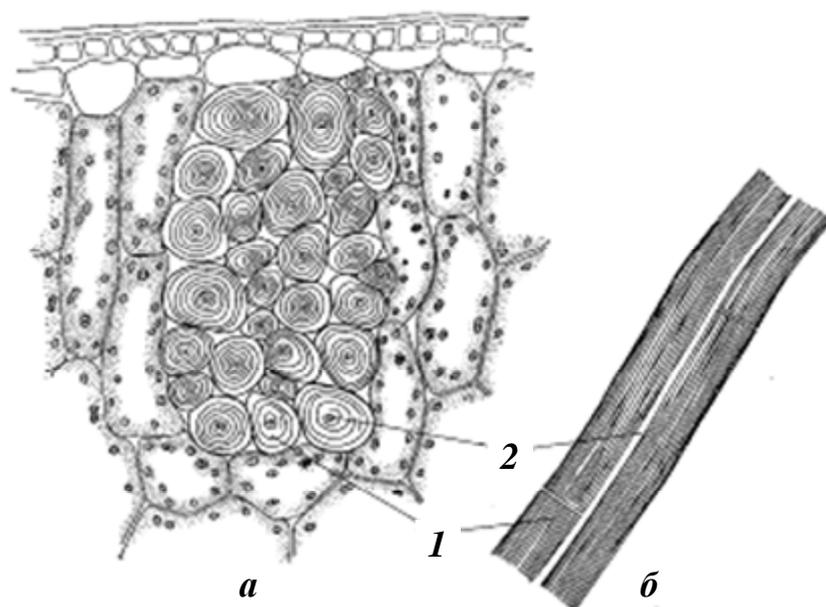


Рис. 38. Лубяные волокна в листьях пальмы веерной:  
*a* — поперечный срез; *б* — продольный срез;  
 1 — оболочка волокна; 2 — полость волокна

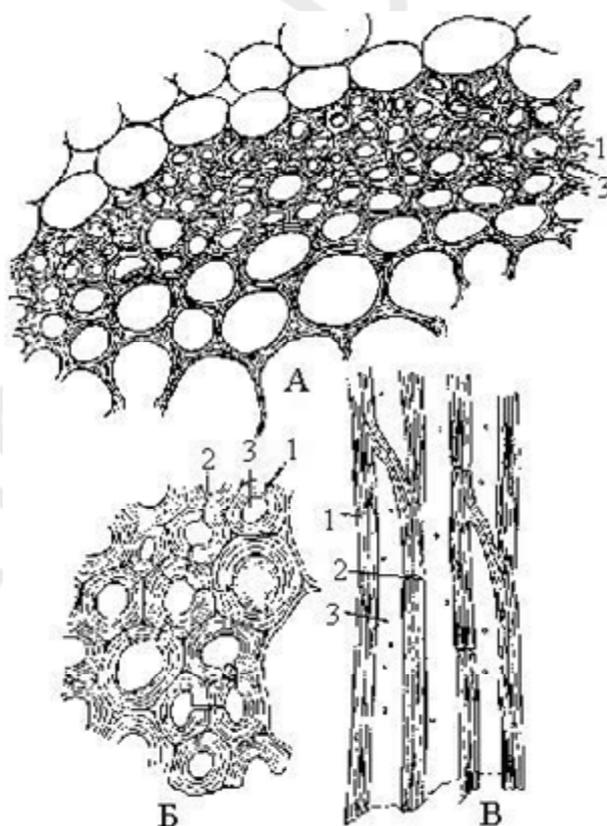


Рис. 39. Древесинные волокна стебля герани (*Geranium pratense*):

*A, B* — поперечный разрез; *B* — продольный разрез;

*1* — оболочка клетки; *2* — простая пора; *3* — полость клетки

**Склерейды** встречаются в различных органах — стеблях, листьях, корнях, плодах, имеют обычно изодиаметрическую форму, встречаются склерейды ветвистые (астросклерейды), округлые (брахисклерейды) и вытянутые (остеосклерейды) (рис. 40).

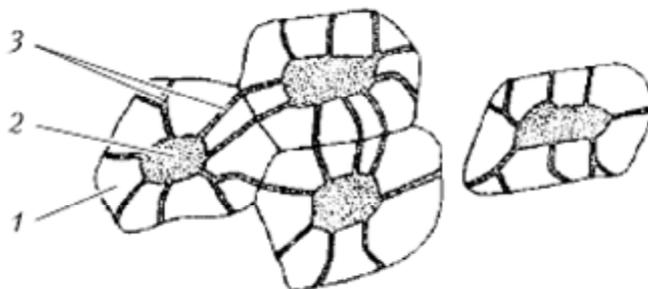


Рис. 40. Склерейды плода груши:

*1* — одревесневшая клеточная стенка; *2* — протопласт; *3* — поровые каналы

Стенки клеток сильно пропитаны лигнином и минеральными солями, что придает им большую прочность (отсюда каменистые клетки) — незрелые плоды груши, айвы, косточки сливы, абрикоса, персика. Они обычно разбросаны среди мякоти плода, листа или стебля, что придает им повышенную прочность. В начале формирования каменистые клетки живые, но затем они отмирают и выполняют лишь механическую функцию, а в ряде случаев защитную роль.

**Сосудисто-волокнистые пучки.** Элементы ксилемы и флоэмы в органах растения сочетаются в пучки. К проводящим элементам ксилемы и флоэмы обычно присоединены механические элементы — склеренхима, отсюда сосудисто-волокнистые пучки.

Тонкие разветвления пучков, например, в листьях, постепенно утрачивают механические элементы и выполняют проводящую функцию. Такие пучки называют проводящими. Состав: основная, проводящая, механическая, образовательная ткани.

Пучки, не содержащие образовательной ткани, называются **закрытыми**. Пучки с действующей образовательной тканью — **открытые**.

В зависимости от расположения флоэмы относительно ксилемы различают пучки (рис. 41):

1. **Коллатеральные** — ксилема прилегает к флоэме с одной стороны. Встречаются в листьях и стеблях двудольных (открытые) и однодольных (закрытые).

2. **Биколлатеральные** — в органах радиального строения (стебель, корень) некоторых растений (пасленовые, тыквенные). Флоэма расположена с двух сторон относительно ксилемы.

**3. Радиальные пучки.** Участки ксилемы располагаются по радиусам, а между ними в периферической части корня — флоэма (корни однодольных и двудольных растений в зоне всасывания).

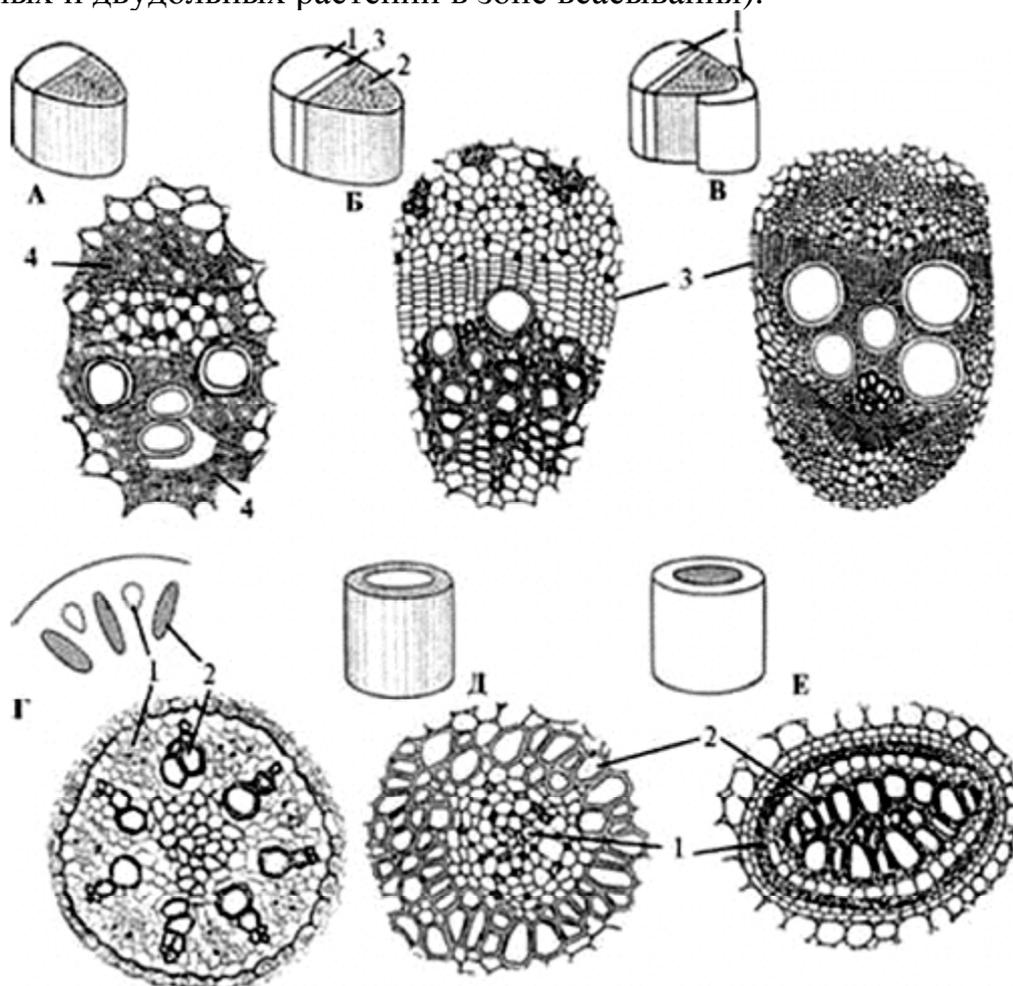


Рис. 41. Типы проводящих пучков:

*A* — коллатеральный закрытый; *B* — коллатеральный открытый; *B* — биколлатеральный; *Г* — радиальный; *Д* — центрофлоэмный; *Е* — центроксилемный;  
 1 — флоэма; 2 — ксилема; 3 — камбий; 4 — склеренхима

**4. Пучки концентрического строения.** В одних случаях в центре ксилема, а вокруг нее флоэма (центрофлоэмные — в корневищах однодольных), в других наоборот (центроксилемные — в корневищах папоротника). Сосудисто-волокнистые пучки густой сетью пронизывают все тело растения. Густота такой сети напоминает мочалку из люффы (семейство Тыквенные). Это не что иное, как сеть сосудисто-волокнистых пучков плода люффы, освобожденная от мягких тканей.

**Заключение.** Все виды тканей в растении специализированы для выполнения определенных функций и при рациональном взаимном расположении обеспечивают анатомо-морфологическую и функциональную целостность растительного организма.

## Лекция 6. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ СТЕБЛЯ ТРАВЯНИСТЫХ РАСТЕНИЙ

**Стебель** — надземный, вегетативный, осевой орган растения, имеющий радиальную симметрию и обладающий верхушечным ростом.

Стебель с почками и листьями — **побег**. Участки стебля, несущие лист — стеблевые узлы, между ними — **междоузлия**. В зависимости от длины междоузлий побеги могут быть удлиненные (злаки), укороченные (одуванчик).

Побег развивается из почки. **Верхушечная** почка — верхушка стебля, прикрытая молодыми зачатками листьев: конус нарастания; в основании его находятся первичные бугорки, из них формируются примордиальные листья. В пазухах первичных бугорков — вторичные бугорки, которые дают **боковые** или **пазушные** почки. Боковые ветви тоже растут своими верхушками, и каждая ветвь заканчивается верхушечной почкой.

С наступлением осени все почки вступают в период покоя. Их называют зимующими. Они могут быть **вегетативными** (образующими листья или побеги) и генеративными, или **цветковыми** (весной распускающиеся в цветки или соцветия). Защищены твердыми чешуями, покрытыми кутикулой и имеющими склереиды, иногда пробку. Распускаются за счет запасов, отложенных в корне, стебле или в самих кроющих чешуях.

Многие пазушные почки остаются в покое долгое время и подрастают лишь своей осью в соответствии с утолщением стебля — **спящие** почки. Они трогаются в рост, если удалить верхушечную почку. Иногда могут быть погружены в древесину и после поломки или сруба ствола просыпаются.

**Придаточные** почки закладываются в узлах и на междоузлиях, корнях, корневищах, листьях — резерв вегетативного размножения. Происхождение: из камбия, феллогена, перицикла, коры. Это почки омоложения — они дают побеги, похожие на молодые сеянцы.

### ***Морфологические признаки стебля:***

I. **По положению в пространстве** стебли бывают: прямостоячие, приподнимающиеся, ползучие, лазающие, вьющиеся и т. д. (рис. 42).

II. **Ветвление побегов** (рис. 43):

1. Дихотомическое — точка роста вильчато разделяется на 2 новые доли (низшие споровые, плауновидные, мохообразные).

2. Моноподиальное — главная ось растет своей верхушкой, боковые ветви развиваются из боковых почек, которые тоже ветвятся моноподиально (хвойные — очень ценятся стволы в лесотехническом деле, кораблестроении).

3. Симподиальное — верхушечная почка отмирает, вместо нее развивается боковая почка, растет часто в вертикальном направлении, как бы продолжая рост главного стебля и т. д. (береза, ивы, яблоня, томат, картофель).

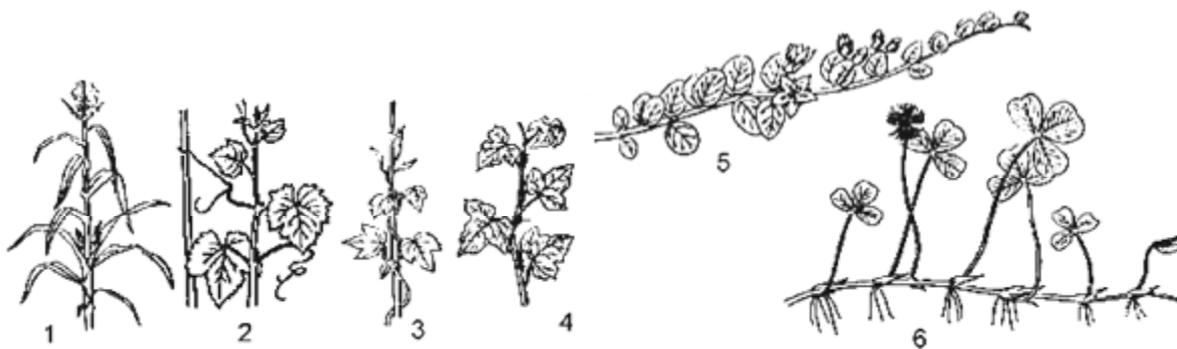


Рис. 42. Типы стебля по положению в пространстве:

1 — прямостоячий; 2 — цепляющийся; 3 — вьющийся; 4 — лазающий; 5 — стелющийся; 6 — ползучий

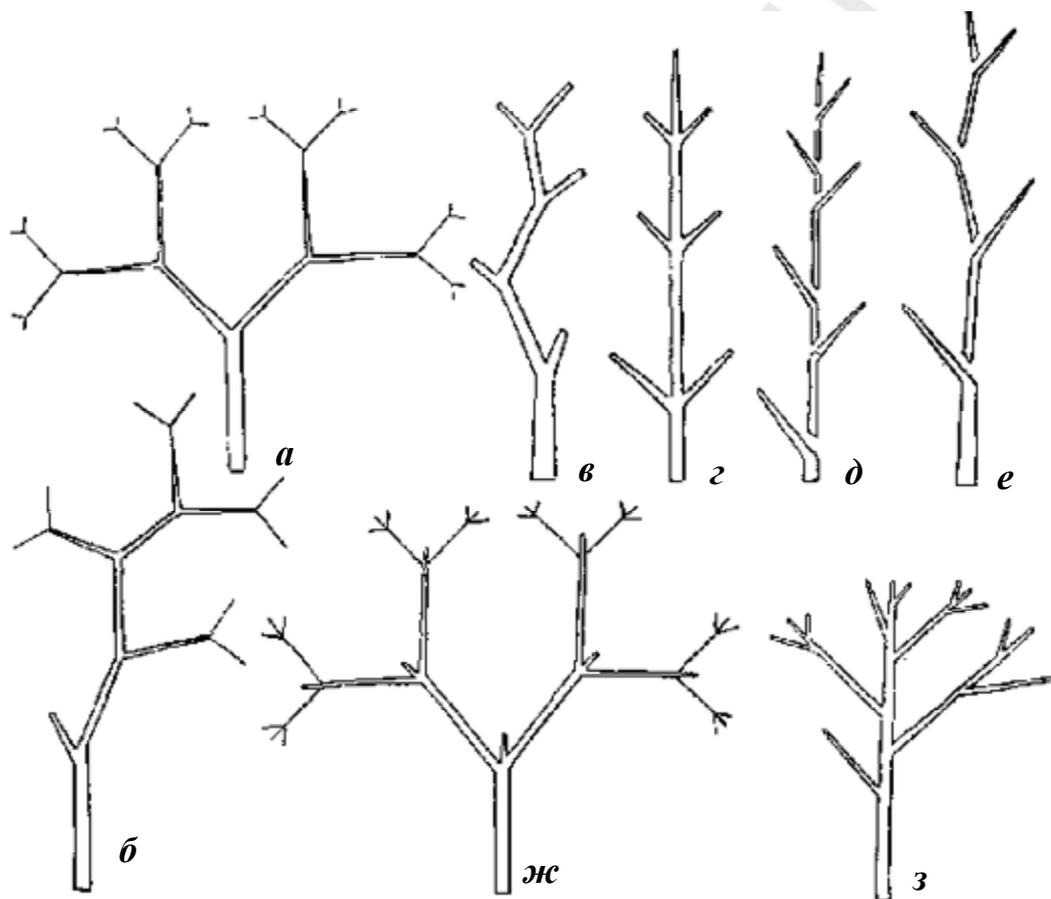


Рис. 43. Основные типы ветвления:

вильчатое (дихотомическое): *а* — равновильчатое; *б* — неравновильчатое; *в* — неравновильчатое очередное дихоподиальное, моноподиальное; *г* — с супротивным ветвлением; *д* — с очередным ветвлением, симподиальное; *е* — монохазий; *ж* — дихазий; *з* — плеихазий

Известно **смешанное** ветвление: сначала моно-, затем симподиальное (у древесных плодовых, хлопчатника).

Интенсивное распускание большого числа почек делает побег укороченным, что обеспечивает развитие на кроне огромного количества листьев, т. е. большой фотосинтезирующей поверхности.

4. Ложнодихотомическое ветвление — под верхушечной почкой образуется две супротивно расположенные пазушные почки; трогаясь в рост, они образуют развилку (омела, дурман, гвоздика, сирень, конский каштан).

Изучение систем ветвления имеет огромное практическое значение, так как с помощью этого можно регулировать урожай.

### Ш. Листорасположение (рис. 44):

1. Очередное — узел имеет один лист (яблоня, береза, клен).
2. Супротивное — два листа в узле (губоцветные, валериана, гортензия).
3. Мутовчатое — три и более листа (олеандр).
4. Прикорневая розетка (первоцвет).

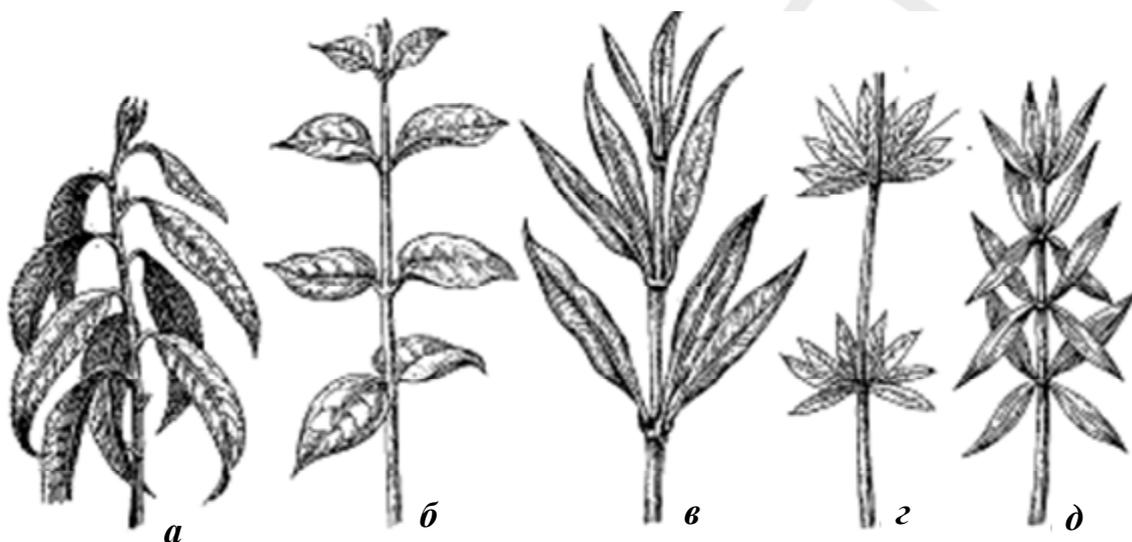


Рис. 44. Листорасположение:

*a* — очередное у персика обыкновенного; *б* — супротивное у бирючины овальнолистной; *в* — мутовчатое у олеандра обыкновенного; *г* — мутовчатое у марены грузинской; *д* — мутовчатое у крестовницы зеленоколосьей

Очередные листья располагаются на стебле по спирали. Если проследить за ее оборотами, то можно обнаружить два листа, расположенных по вертикали один над другим. Линия, соединяющая листья в продольных рядах на стебле, **ортостиха**. Между концами ортостихи остальные листья располагаются по спирали. Число оборотов спирали между двумя листьями, расположенными на одной ортостихе, называется **листовым циклом**. Составляется формула очередного листорасположения в виде дроби, где числителем становится число оборотов спирали в листовом цикле, а знаменателем — число листьев в цикле.

IV. **Форма стебля в поперечном сечении** бывает самой разнообразной: округлый стебель, плоский, ребристый, многогранный и т. д. (рис. 45); а также полый и выполненный, голый и опушенный.

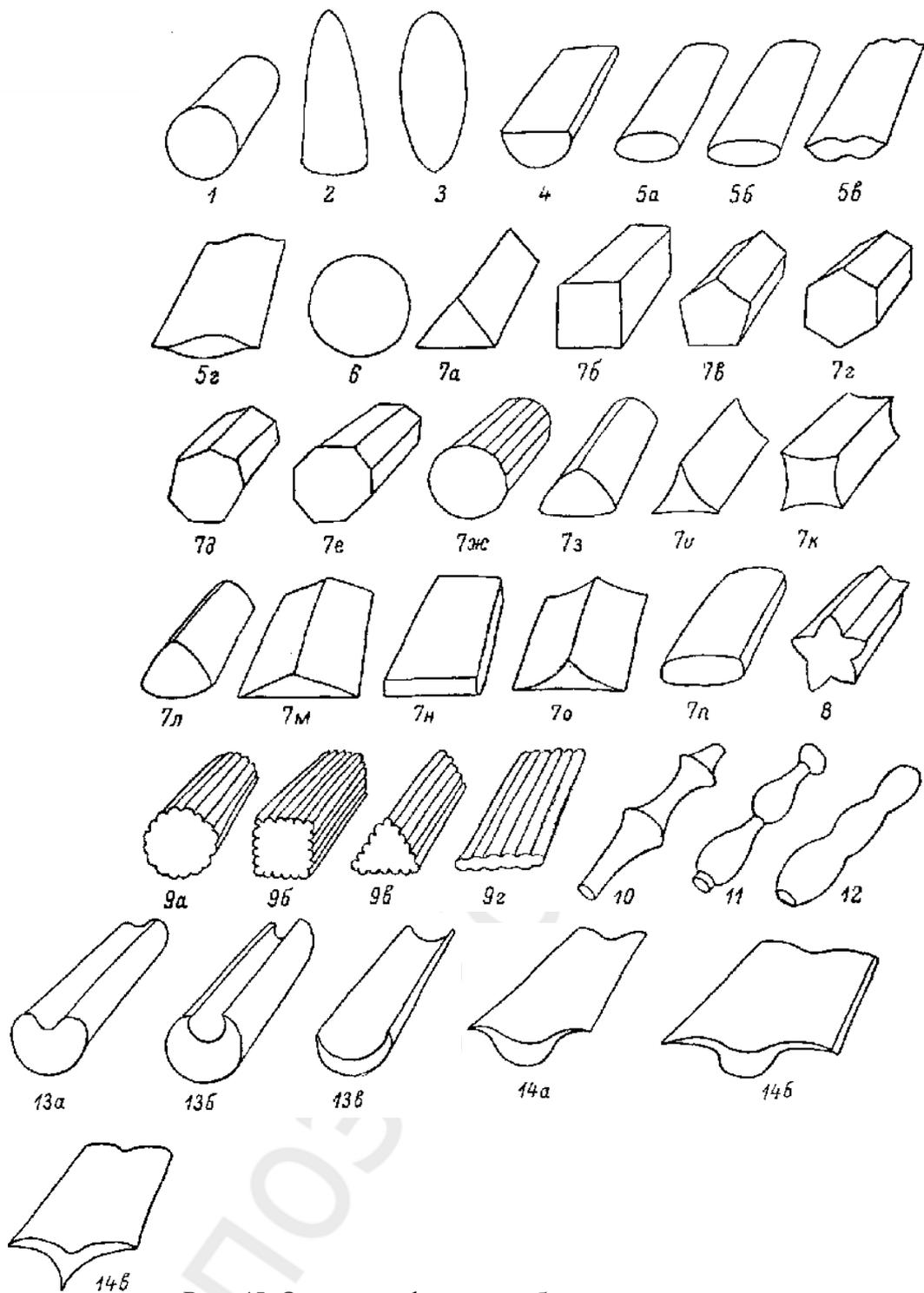


Рис. 45. Основные формы стебля и черешка:

1 — цилиндрический; 2 — конический; 3 — веретеновидный (вальковатый); 4 — полуцилиндрический; сплюснутый: 5а — эллиптический; 5б — линзообразный; 5в — с выемкой (ложбинкой) посередине; 5г — обоюдоострый; 6 — шаровидный; угловатый: 7а — трехгранный; 7б — четырехгранный; 7в — пятигранный; 7г — шестигранный; 7д — семигранный; 7е — восьмигранный; 7ж — многогранный; 7з — тупотреугольный; 7и — вогнутотреугольный; 7к — вогнуточетырехугольный; 7л — выпуклотреугольный; 7м — сплюснутотреугольный; 7н — сплюснutoчетырехугольный; 7о — сплюснuto-вогнутотреугольный; 7п — сплюснuto-выпуклочетырехугольный; 8 — ребристый;

бороздчатый; 9a — округлобороздчатый; 9б — четырехграннобороздчатый; 9в — трехграннобороздчатый; 9г — сплюснутобороздчатый; 10 — узловатый; 11 — членистый; 12 — четковидный; 13a–13в — желобчатый; 14a–14в — крылатый

**Продолжительность жизни и биоморфологические группы растений.** Продолжительность жизни кипариса — 3000 лет, каштана — 2000 лет, дуба — 1200 лет, липы — 1000 лет, тополя — 300–600 лет, яблони — 200 лет, черешни — 40–100 лет, сосны — 50 лет. В зависимости от продолжительности жизни и типа побегов растения делят:

а) на **деревья** — крупные растения с сильно развитыми многолетними стеблями. Имеется вторичный прирост;

б) **кустарники** — главный ствол отсутствует или слабо выражен, ветвление начинается почти у поверхности почвы (барбарис, ирга, шиповник). Выделяются группы кустарников не более 1 м — саксаул;

в) **полукустарники** — побеги в нижней части многолетние, в верхней части однолетние побеги отмерзают или отсыхают (полынь, астрагал, зверобой);

г) **травянистые** — отмирание надземных стеблей наблюдается в конце вегетационного периода. Большинство полевых растений (хлебные злаки, горох, фасоль, лен, конопля).

Среди травянистых растений существуют озимые и яровые формы:

– яровые — прорастание семян весной;

– озимые — прорастание семян осенью (0–5 °С);

д) **двулетние травянистые** — на первый год развивается только розетка прикорневых листьев, а цветы, плоды и удлинённый стебель — на второй год (цикорий, белена, алтей, донник);

е) **многолетние травянистые** — долговечные подземные части и ежегодное отмирание надземных частей (валериана, ландыш, крапива).

**Функции стебля:** остов, соединяющий листья и корни воедино, придает габитус растению; проводящая; запасная; синтетическая; орган вегетативного размножения.

**Метаморфозы:**

1. **Подземные.** *Корневище* — подземный побег, листья в виде чешуек, размеры корневищ определяются функциями: для запаса — толстые (айр, хвощ, купена), для размножения — с почками возобновления (пырей, касатик). *Клубни* образуются на концах подземных стеблей — столонов, имеют почки — глазки (по 3 и больше). *Луковицы* — укороченный стебель, или донце, почки и листья.

2. **Наземные:** *колючки* (боярышник, терн); *усы* (тыква, огурец, дыня); *филлокладии* — стебель в виде листа (иглица).

Стебель обладает длительным ростом в длину с помощью верхушечной меристемы в конусе нарастания или вставочной меристемы; несет на себе листья, закладывающиеся в определенном порядке на конусе нарастания

тания в виде бугорков; может ветвиться за счет почек, закладывающихся в пазухах листьев.

Теория гистогенов Ганштейна, сформулированная в 1818 г. (дерматоген, периблема, плерома), для стебля неверна. В начале 20-х гг. XX столетия Шмидт сформулировал теорию туники и корпуса, согласно которой конус нарастания у покрытосеменных и части голосеменных состоит из двух гистологически разных частей, обладающих разной меристемной активностью. Наружная часть — *туника*, клетки ее делятся перпендикулярно поверхности стебля и образуют эпидерму, иногда эпидерму и несколько слоев или всю первичную кору; внутренняя часть — *корпус*, клетки делятся во всех направлениях и образуют остальные слои первичной коры и ЦОЦ. Первичная структура стебля закладывается при дифференциации клеток верхушечной меристемы. На уровне первых листовых зачатков клетки туники и корпуса перестают делиться; периферическая их часть идет на формирование первичной коры, внутренняя часть — на формирование сердцевины. Но между ними сохраняется несколько рядов активных меристематических клеток, располагающихся кольцом — **образовательное кольцо**. Его клетки в основании молодых зачатков листьев дают начало первичной боковой меристеме — прокамбию.

**Прокамбий** представляет собой эмбриональную фазу в развитии первичной проводящей меристемы, поэтому его расположение в значительной степени предопределяет последующее расположение проводящей системы. Если он закладывается сплошным слоем (кольцом), то возникают сплошные слои флоэмы и ксилемы, если же прокамбий закладывается в виде пучков (тяжей), то и первичные проводящие ткани располагаются в виде пучков. Клетки периферических слоев образовательного кольца, участвующие в формировании прокамбия, образуют перицикл.

Прокамбий возникает у основания листового зачатка, отсюда его развитие распространяется в двух направлениях — *акропетально*, т. е. к верхушке листового зачатка, и *базипетально*, т. е. вниз по стеблю, где он причленяется к другим пучкам, возникшим ранее.

Флоэма образуется раньше ксилемы и развивается центростремительно: сначала протофлоэма, затем протоксилема (кольчатые и спиральные сосуды) и метаксилема. Таким образом формируется ЦОЦ первичного строения.

На поперечном срезе стебля различают три группы тканей: покровную, первичную кору и ЦОЦ.

Покровная ткань стебля травянистого двудольного растения — эпидерма. Клетки мало извилистые, вытянутые в направлении стебля, устьиц мало или нет.

Первичная кора состоит из колленхимы в виде тяжей в углах стебля у губоцветных или в его ребрах у зонтичных, реже в виде кольца — у тык-

венных, пасленовых. На периферии первичная кора состоит из чередующихся полосок хлоренхимы и механической ткани. Во внутренней части — бесцветная паренхима. Самый внутренний слой — эндодерма, в ряде случаев — крахмалоносное влагалище, содержащее мелкие зерна оберегаемого крахмала.

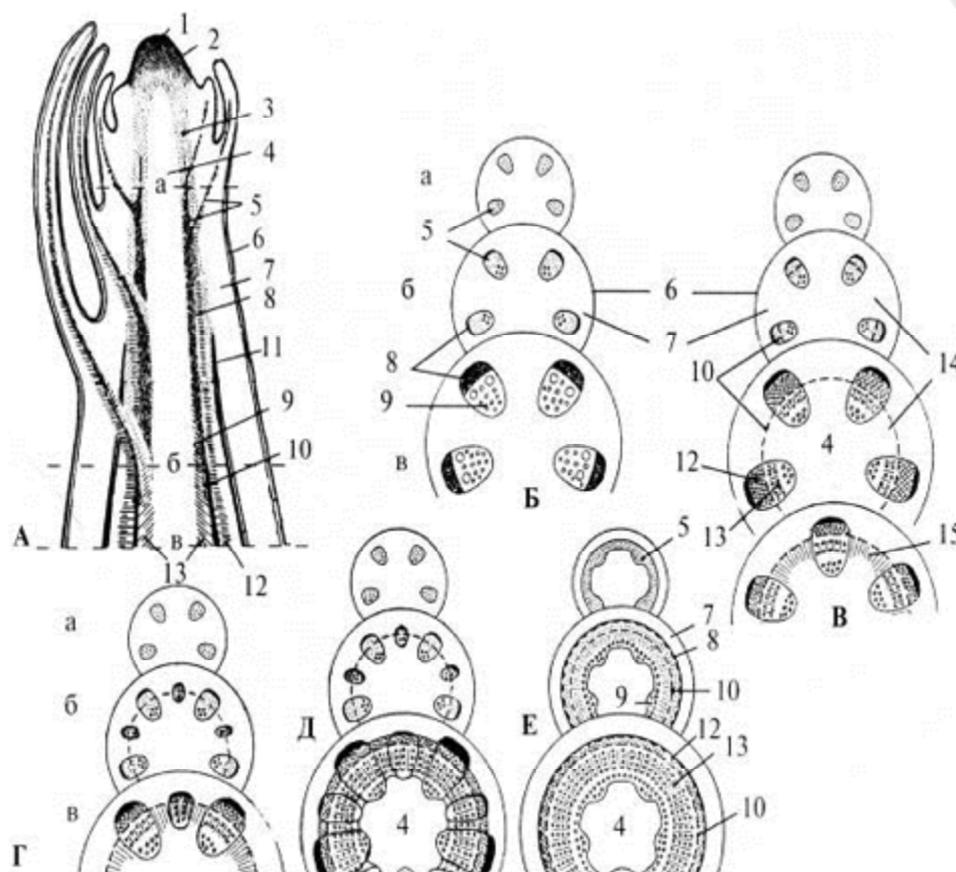


Рис. 46. Развитие тканей в стеблях двудольных растений и формирование различных типов анатомического строения (схемы):

*A* — продольный разрез; *Б–Е* — поперечные срезы стеблей разных типов строения в трех зонах — заложения прокамбия (*a*), появления камбия (*б*), вторичного утолщения (*в*): *Б* — первичное пучковое строение; *В* — вторичное пучковое строение с паренхимой и склеренхимой между пучками; *Г* — переходной тип; *Д* — беспучковый тип, сформированный из переходного; *Е* — беспучковый тип, сформированный однородным кольцом камбия;

*1* — верхушечная меристема; *2* — протодерма; *3* — основная меристема; *4* — сердцевина; *5* — прокамбий; *6* — эпидерма; *7* — первичная кора; *8* — первичная флоэма; *9* — первичная ксилема; *10* — камбий; *11* — перицикл; *12* — вторичная флоэма; *13* — вторичная ксилема; *14* — паренхима сердцевинных лучей; *15* — склеренхима

Периферическая часть ЦОЦ часто представлена перициклической склеренхимой или паренхимой. Проводящие ткани располагаются в виде пучков или сплошным кольцом (в зависимости от заложения прокамбия). Переход ко вторичному строению связан с заложением камбия, в зависимости от чего различают следующие типы строения стеблей (рис. 46):

1. Прокамбий закладывается сплошным кольцом: первичное строение непучковое, камбий образуется из прокамбия; вторичное — непучковое.

2. Прокамбий закладывается тяжами: первичное строение пучковое; камбий формируется из прокамбия в пучках и из основной ткани ЦОЦ между пучками. Образуется сплошное камбиальное кольцо. Вторичное строение непучковое.

3. Первичное и вторичное строение пучковое, т. к. межпучковый камбий не образуется.

4. Первичное и вторичное строение пучковое, т. к. прокамбий закладывается отдельными тяжами, а образующийся межпучковый камбий является основной тканью ЦОЦ, а не флоэмы и ксилемы.

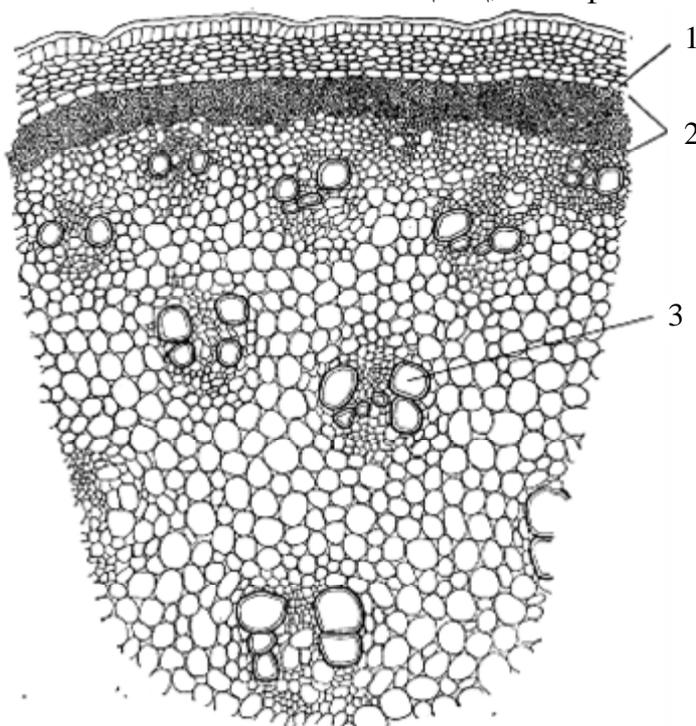


Рис. 47. Стебель спаржи:

1 — эндодерма; 2 — поясск склеренхимы, образованный перициклом; 3 — проводящий пучок

### Стебель однодольных травянистых растений.

Для стебля однодольных травянистых растений характерно пучковое строение. Пучки расположены беспорядочно, отсутствует вторичный прирост. Основные черты анатомического строения стеблей определяются системой листовых следов: из основания листа в стебель входят пучки, таким образом, все сосудистые пучки однодольных представляют собой листовые следы (пальмовый тип). СВП однодольных имеют характерную форму: 2 крупных точечных сосуда (симметрично) и 1–2 более узких с

кольчатыми и спирально-кольчатыми утолщениями. К крайнему из них примыкает воздушная полость, образовавшаяся на месте разрушения элементов протоксилемы. Величина пучков возрастает от периферии к центру.

В строении первичной коры имеются различия:

а) однодольные с выраженной первичной корой (спаржа): состоит из нескольких слоев хлорофиллоносных клеток; колленхима отсутствует;

б) у других однодольных (пальма, злаки) первичная кора не выражена; сразу под эпидермой имеются участки хлоренхимы, окруженные склеренхимой, которая сливается со склеренхимой СВП.

В междоузлиях многих однодольных образуется крупная центральная полость (соломина злаков), в этих случаях пучки оказываются сдви-

нутыми к периферии, но располагаются также разбросанно: более мелкие — к периферии, крупные — к полости (рис. 47).

## Лекция 7. СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ И КОРНЕВИЩ

**Строение стеблей древесных двудольных.** Первичное строение — непучковое. Вторичное связано с заложением феллогена и камбия. Камбий образует вторичную флоэму и ксилему. Флоэма, луб твердый и мягкий, расположена в виде трапеций, разделенных верхушками первичных сердцевинных лучей (рис. 48); функцию проведения выполняет заболонь — 1 мм у камбия. Древесина в виде годичных колец; ядровая древесина выполняет механическую функцию.

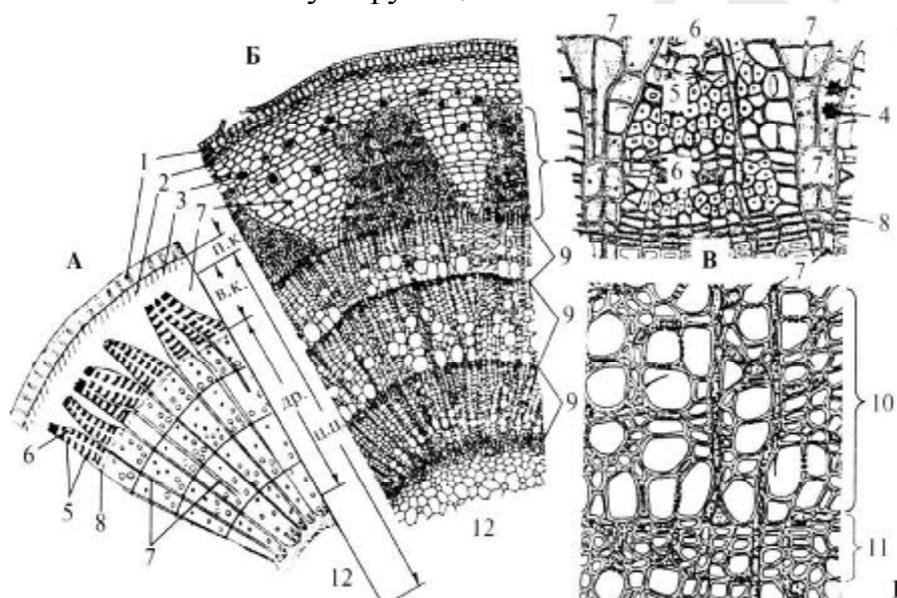


Рис. 48. Анатомическое строение стебля липы:

*A* — схема; *B* — сегмент в плане; *В* — фрагмент луба (вторичной коры); *Г* — фрагмент древесины;

*1* — перидерма; *2* — колленхима; *3* — паренхима первичной коры; *4* — друзы; *5* — лубяные волокна; *6* — тонкостенные элементы луба — ситовидные трубки с клетками-спутницами; *7* — сердцевинные лучи; *8* — камбий; *9* — годичные кольца древесины; *10* — весенние элементы годичного кольца; *11* — осенние элементы годичного кольца; *12* — сердцевина

Сердцевина рыхлая, сначала располагается живая ткань с запасом питательных веществ. Соединена с лубом и корой сердцевинными лучами (первичными и вторичными).

Феллоген образуется за счет эпидермы и слоев первичной коры, формирует перидерму и корку. Под ней сохраняется первичная кора (колленхима, хлоренхима, запасаящая ткань, или эндодерма, не выражена).

Согласно ГФ XI (1987), **кора** в фармацевтической практике — это наружная часть стволов, ветвей и корней деревьев и кустарников, распо-

ложенная к периферии от камбия. **По внешним признакам** цельная кора имеет вид трубчатых, желобоватых или плоских кусков различных размеров. Наружная поверхность коры с бурой или серой пробкой обычно гладкая или с продольными (или поперечными) морщинками, иногда с трещинками. Кора ветвей и стволов имеет округлые или продолговатые чечевички, иногда на ней могут быть листовые лишайники (при заготовке должны удаляться). Внутренняя поверхность коры обычно более светлая, гладкая или ребристая. Поперечный излом обычно неровный: занозистый, волокнистый или зернистый.

**На микропрепарате** обращают внимание на наружную кору, располагающуюся к периферии от окончания сердцевинных лучей и состоящую из перидермы и остатков первичной коры, и внутреннюю, состоящую из флоэмы. Имеет диагностическое значение толщина, окраска и характер пробки, наличие колленхимы, соотношение толщины первичной и вторичной коры, ширина сердцевинных лучей, количество, расположение и строение лубяных волокон, каменных клеток, а также включения оксалата кальция, млечники, клетки с эфирным маслом.

**Строение стеблей хвойных.** Первичное — пучковое, затем образуется сплошное камбиальное кольцо и кольца флоэмы и ксилемы. Закладывается феллоген (рис. 49).

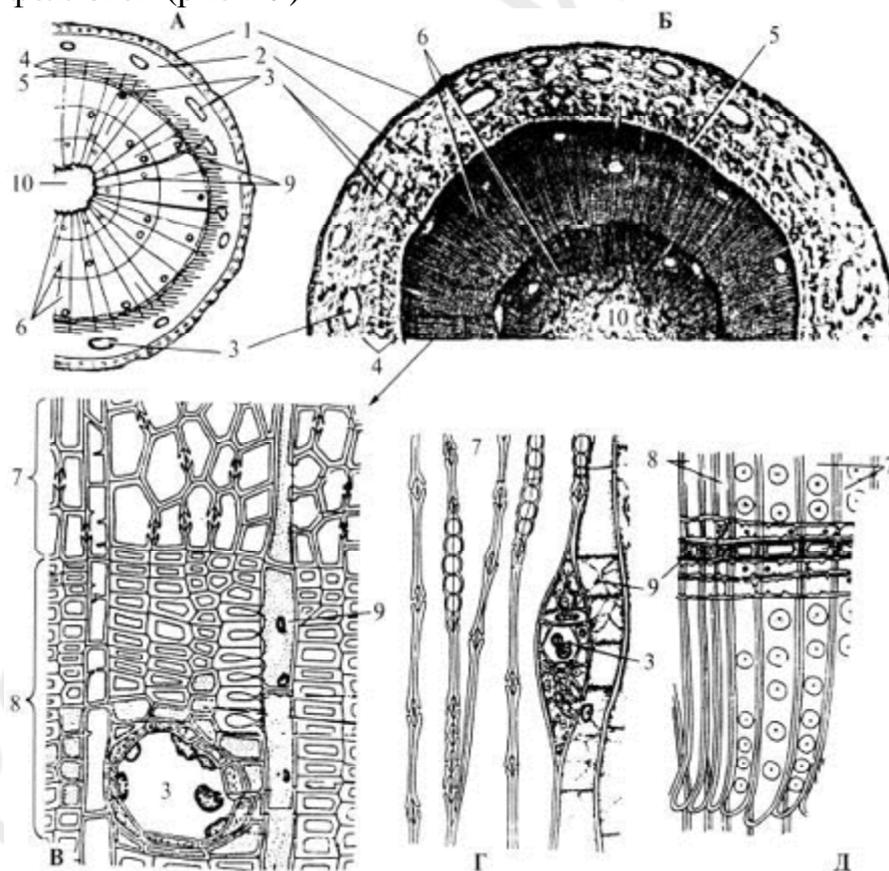


Рис. 49. Анатомическое строение стебля сосны:

*А, Б, В* — поперечные срезы; *Г, Д* — древесина на продольных срезах — радиальном и тангентальном;

*1* — перидерма; *2* — коровая паренхима; *3* — смоляные ходы; *4–10* — центральный цилиндр: *4* — луб; *5* — камбий; *6* — годовичные кольца древесины; *7* — весенние трахеиды; *8* — осенние трахеиды; *9* — сердцевинные лучи; *10* — сердцевина

Отличия от стеблей покрытосеменных:

- а) в коровой части: нет колленхимы, есть смоляные ходы;
- б) во флоэме нет клеток-спутниц, лубяных волокон, лубяной паренхимы;
- в) камбий многорядный;
- г) древесина состоит из трахеид, механические волокна и древесная паренхима отсутствуют;
- д) первичное строение пучковое.

**Строение стеблей древесных однодольных растений** (древовидных однодольных — драцена, юкка, алоэ). Молодой стебель близ конуса нарастания построен как у всех однодольных. Утолщение происходит за счет формирования кольца утолщения, образующегося из перицикла или из внутреннего слоя первичной коры. Образует центробежно центроксиленные концентрические СВП. Покровная ткань — пробка.

**Строение корневищ однодольных растений.** Аналогично древесному стеблю. Покровная ткань — одревесневшая эпидерма; первичная кора всегда развита, представлена запасующей тканью; эндодерма типичная с пятнами Каспари или подковообразными утолщениями. В ЦОЦ — коллатеральные пучки (V-образные) и концентрические центрофлоэмные. Образуются из кольца утолщения (рис. 50).

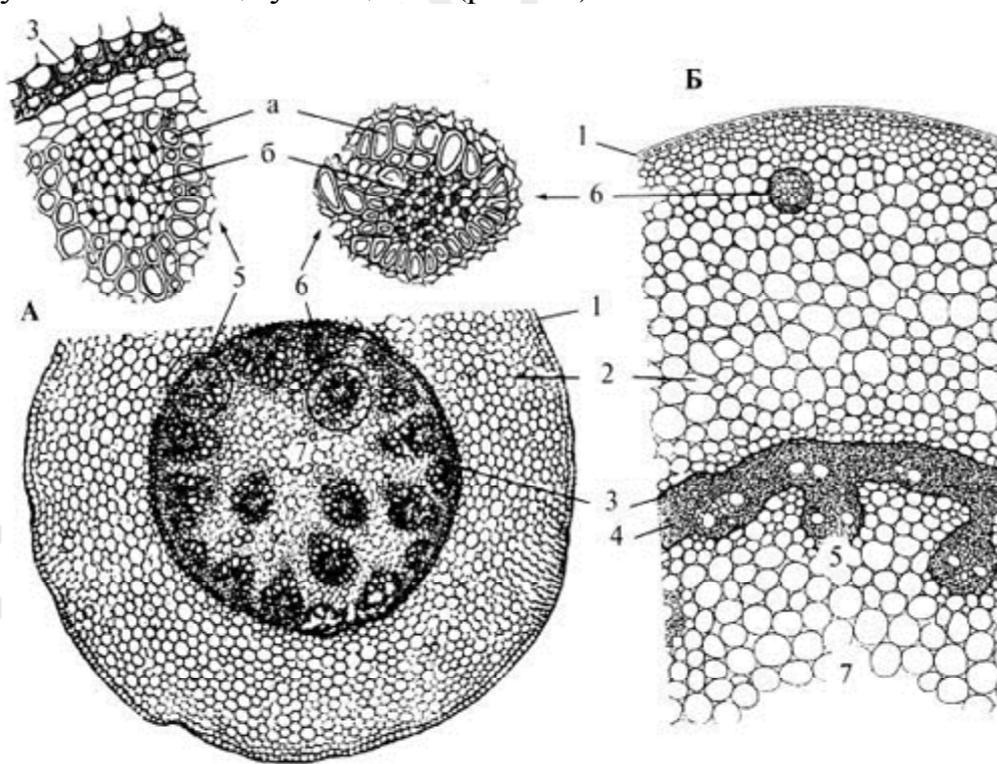


Рис. 50. Корневища однодольных растений:

А — ландыша; Б — пырея;

1 — эпидерма; 2 — запасаящая паренхима коры; 3 — эндодерма; 4 — склеренхима; 5 — закрытый коллатеральный пучок; 6 — центрофлоэмный пучок; 7 — запасаящая паренхима центрального цилиндра; а — ксилема; б — флоэма

**Строение корневищ двудольных.** Покровная ткань — пробка; перидерма образуется из феллогена; первичная кора — запасаящая паренхима; эндодерма с пятнами Каспари или подковообразная; в ЦОЦ расположение тканей аналогично надземному стеблю; у пучкового типа — пучковое; у переходного и непучкового — непучковое.

**Эволюция стелы.** В процессе эволюции наблюдалось изменение в строении и взаимном расположении различных тканей растения, особенно проводящих. Установлено несколько эволюционных типов строения стебля (Ван Тигем, французский ботаник). Стелярная теория позднее получила блестящее подтверждение при изучении вымерших растений (ринииофитов). Наиболее древний тип — *протостела*: тяж ксилемы, покрытый слоем флоэмы. *Актиностела*: ксилема имеет форму звезды (плауны, хвощи), окруженной флоэмой. *Сифностела*: появляется сердцевина. *Диктиостела*: сифностела рассекается на отдельные пучки (папоротники). *Эустела*: открытые коллатеральные пучки (двудольные). *Атактостела*: у однодольных закрытые коллатеральные пучки, расположенные беспорядочно.

**Заключение.** Разнообразие типов строения стебля и корневищ необходимо знать при макро- и микроскопической диагностике ЛРС.

Стебель является частью ЛРС — трава (Herba). При **макроскопической диагностике** травы в соответствии с ГФ XI (1987) отмечают следующие особенности стебля: тип ветвления, форму поперечного сечения, опушение, размеры (длину и диаметр у основания), листорасположение. На **микрорефератах** поперечного среза стебля отмечают особенности строения клеток эпидермиса, расположение проводящих пучков, наличие и характер расположения механических тканей, кристаллических включений, вместилищ, секреторных каналов, млечников и других особенностей диагностического плана.

Корневища (Rhizomata) при анализе по **внешним признакам** отличаются формой (простые или разветвленные, цилиндрические или овальные, четковидные, прямые, изогнутые или перекрученные и т. д.), особенностями наружной поверхности (ровная или морщинистая со следами удаленных корней), характером излома (ровный, зернистый, занозистый или волокнистый). Иногда невооруженным глазом рассматривают на изломе характер расположения проводящих пучков. При **микроскопической диагностике** отмечают непучковое или пучковое строение, особенности расположения и типы пучков, строение покровной и запасаящей ткани, сердцевины, наличие разнообразных вместилищ, механических

элементов, каналов, млечников, кристаллов оксалата кальция, запасных питательных веществ (крахмал, слизь, инулин, жирное масло и т. п.).

При анализе луковиц (*Vulbi*), клубней (*Tubera*) и клубнелуковиц (*Vulbotubera*) имеет значение форма (шаровидные, яйцевидные, овальные, продолговатые, сплюснутые, веретеновидные и т. д.), размеры, характер поверхности, особенности строения чешуй (сухие или сочные) (рис. 51). При микроскопической диагностике отмечают особенности запасяющей ткани и расположения пучков.

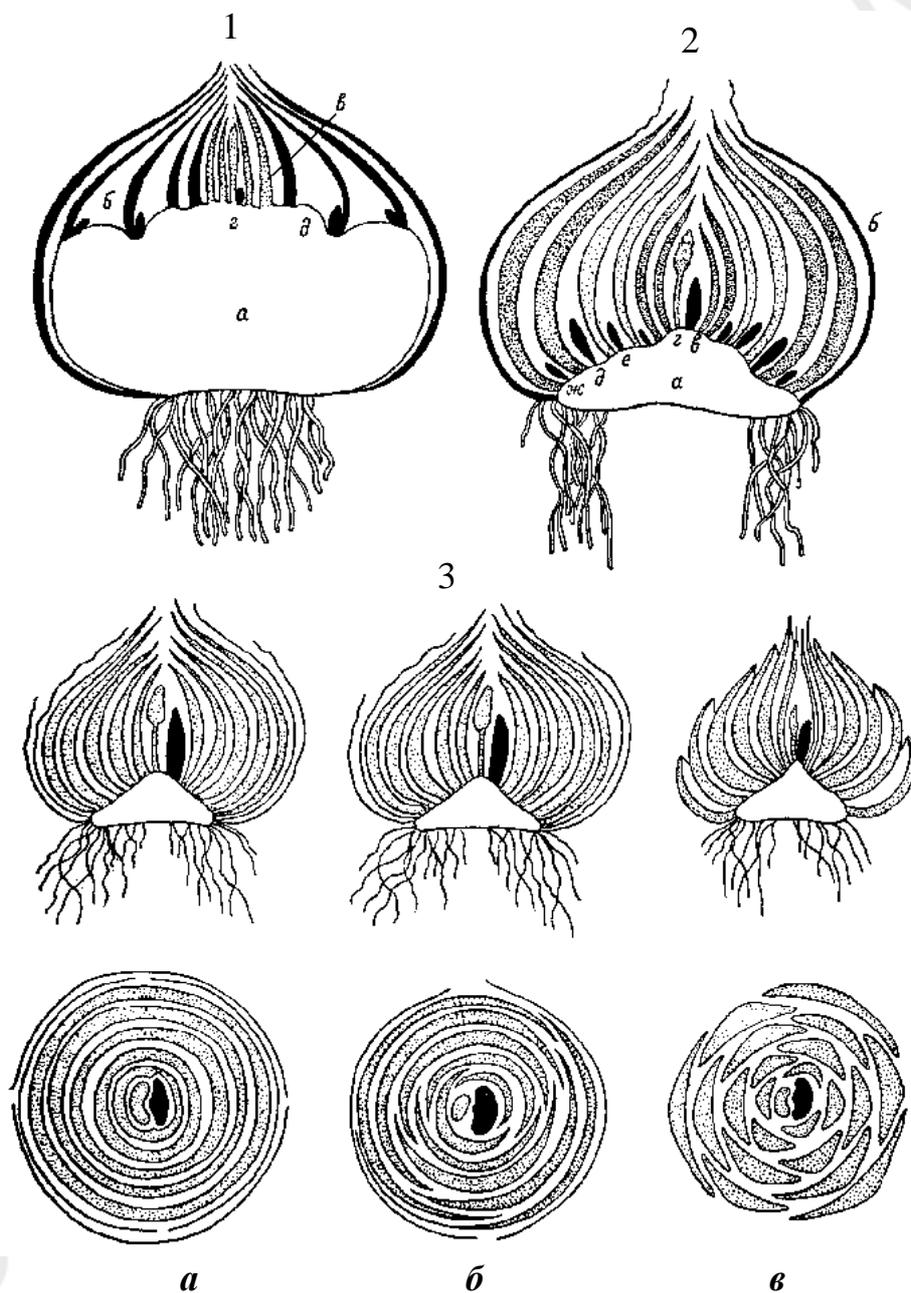


Рис. 51. Особенности строения луковицы и клубнелуковицы:  
 1 — строение клубнелуковицы: а — укороченный стебель; б — отмершие чешуи; в — листья будущего года; г — зачаток цветка; д — почки;

2 — строение луковицы: *a* — донце; *б* — отмершие чешуи; *в* — листья будущего года; *г* — зачаток цветка; *д* — почки; *е* — чешуи — листовые влагалища; *ж* — чешуи — низовые листья;

3 — продольный и поперечный разрез луковицы: *a* — с туникатными чешуями; *б* — с полутуникатными чешуями; *в* — с черепитчатыми чешуями

## Лекция 8. ОСОБЕННОСТИ СТРОЕНИЯ КОРНЯ

**Корень** — подземный осевой вегетативный орган растения, обладающий радиальной симметрией и верхушечным ростом.

По происхождению различают три типа корней: главный, боковые и придаточные. Главный образуется в результате развития зародышевого корешка, боковые — в результате ветвления главного. Придаточные не корневого происхождения, образуются на стеблях, корневищах и листьях. Растение обычно имеет не один корень, а целую корневую систему (совокупность всех корней растения).

Различают три типа корневых систем:

а) *стержневая* — сильно развит главный корень, не ограничен в росте, дает боковые первого, второго, третьего и т. д. порядков; придаточные корни — от нижней части стебля. Характерна для двудольных растений;

б) *мочковатая* — главный корень не развит, ограничен в росте; основная масса — придаточные корни, развивающиеся из зародышевых придаточных корешков, любой другой части. Характерна для однодольных растений;

в) *смешанная* — развиты и функционируют в равной степени главный и придаточные корни (травянистые однолетние двудольные).

В зависимости от условий обитания и биологии растений форма и строение корней отличаются. У растений пустынь и полупустынь корни значительно углубляются в почву, образуется даже несколько ярусов. У верблюжьей колючки 15–20 м. У древесных видов корни углубляются в среднем на 10–15 м.

### Функции корня:

- 1) механическая;
- 2) поглощающая и проводящая;
- 3) синтетическая (азотсодержащие — витамины В<sub>1</sub>, В<sub>6</sub>, фитогормоны — цитокинин, никотин и др.);
- 4) выделительная — выделяет в почву органические вещества (ферменты), стимулирующие развитие полезных почвенных микроорганизмов;
- 5) запасная (корнеплоды);
- б) вегетативное размножение.

**Происхождение и эволюция корня.** Специфические образования у растений, при помощи которых они прикреплялись к субстрату, возникли еще до выхода их на сушу, когда питательные вещества поглощались всей

поверхностью тела. Это **ризоиды** (пример с ламинарией), которые выполняют только механическую функцию. С выходом на сушу ассимилирующая часть лишилась возможности поглощать воду и жизнь растения стала зависеть от органов в почве. На первых порах это были одноклеточные выросты (ризоиды), постепенно начинается специализация клеток к выполнению функций поглощения воды, минеральных солей и передача их другим частям растения, перераспределение органоидов и т. д. Таким образом, функция поглощения воды, минеральных веществ и механизм этих процессов возникли задолго до расчленения тела растения на органы. При функциональной специализации органов и тканей все клетки сохраняют способность самостоятельно поглощать воду и минеральные вещества.

**Анатомия корня.** В молодом корне выделяют 4 зоны: деления, растяжения, всасывания, проведения (укрепления).

**Зона деления** прикрыта корневым чехликом. Клетки его сдвигаются, отмирают, слабо соединены между собой, находятся в тургорном состоянии, что облегчает механическое соприкосновение с частицами почвы. Образуется из меристемы корневого чехлика, **калиптрогена**, у однодольных; у двудольных и голосеменных — из меристемы кончика корня. В нем синтезируются гормоны, стимулирующие рост корня.

На кончике корня имеются инициальные клетки. У папоротника одна инициальная клетка, у голо- и покрытосеменных — группа.

В зоне деления кроме инициальных клеток находятся: один слой дерматогена, 2–3 слоя периблемы и в центре — группа клеток плеромы.

В **зоне растяжения** дерматоген, периблема, плерома сохраняются.

В **зоне всасывания** у одно- и двудольных растений — первичное строение, т. к. все ткани образованы из первичных меристем. Различают три части — покровная ткань, первичная кора, ЦОЦ (рис. 52):

1. Эпиблема (ризодерма) — покровно-всасывающая ткань. Клетки живые, с тонкой целлюлозной оболочкой, крупной вакуолью, повышенной концентрацией клеточного сока, обеспечивающей всасывание воды. Выросты — корневые волоски — 0,15–0,8 мм. Ядро в корневом волоске смещено в переднюю часть, что обеспечивает усиленный обмен ионов коллоидов цитоплазмы с коллоидами почвенного раствора. Общая поверхность корневых волосков одного растения озимой пшеницы 4,2 м<sup>2</sup>, всасывающая поверхность увеличивается в 5–10 раз. Продолжительность жизни до 10–20 дней.

2. Первичная кора корня состоит из трех слоев: экзо-, мезо- и эндо-дермы. Экзодерма представлена плотно расположенными слоями клеток. Оболочки клеток способны одревесневать и опробковевать. Тогда они не пропускают воду, и она проходит через специальные пропускные клетки. При разрушении эпиблемы выполняет покровную функцию. Мезодерма представлена живой паренхимной тканью, наиболее широкая часть коры,

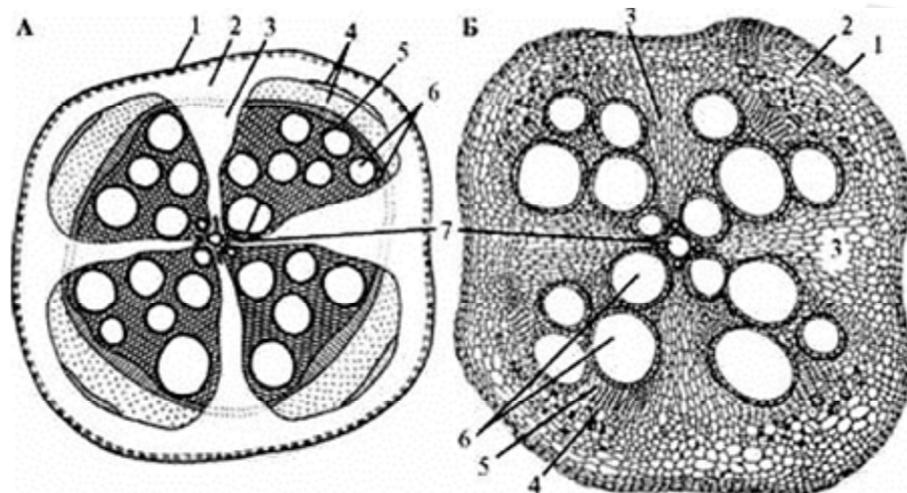
занимает большую часть объема корня. Может выполнять запасающую функцию, а также функцию проведения воды в ЦОЦ. Эндодерма — внутренний слой первичной коры. Состоит из плотно сомкнутых клеток, оболочки которых частично утолщены и подвергаются частичному опробковению или одревеснению. Обычно однослойная. Клетки живые, на поперечных срезах имеют правильную четырехугольную форму. По форме утолщения оболочек различают два типа эндодермы: с пятнами Каспари и подковообразными утолщениями, что регулирует поступление воды и минеральных веществ в ЦОЦ (апопласт и симпласт).

3. ЦОЦ начинается с перицикла, который, как правило, однослойный, реже многослойный (ива, каштан, злаковые, агава). У водных и паразитирующих отсутствует. В отдельных случаях выполняет функцию запасающей ткани или вместилища выделений. У некоторых видов сложноцветных в нем скапливается млечный сок. Участвует в образовании боковых корней — *корнеродный слой*. В середине один радиальный СВП. У двудольных — от одного до 6 лучей ксилемы; у однодольных — более 6. Элементы ксилемы формируются из прокамбия от периферии к центру (в центростремительном направлении), поэтому к центру сосуды крупнее. Иногда в центре пучка имеется древесная паренхима. В *зоне укрепления* у *однодольных растений* ризодерма отмирает и функцию защитной ткани выполняют опробковевшие и частично одревесневшие клетки экзодермы. Других изменений у однодольных не происходит.

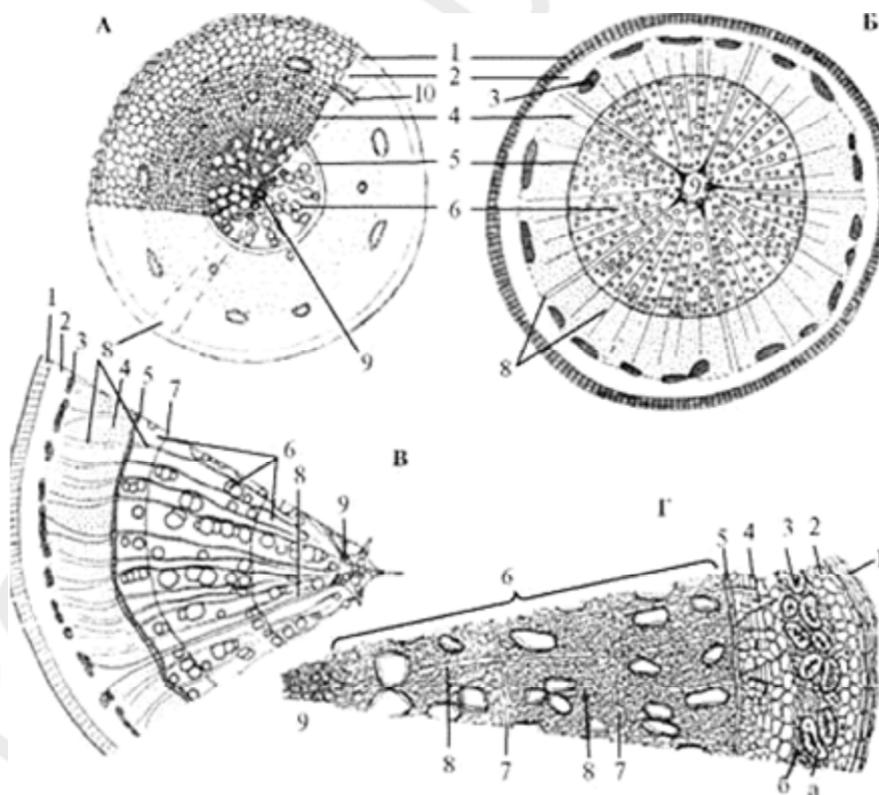


*Рис. 52.* Продольный разрез кончика корня ячменя:  
*ок* — отпадающие клетки корневого чехлика; *к* — калиптроген; *д* — дерматоген; *с* —  
 утолщенные наружные стенки его клеток; *пс* — периблема; *м* — воздухоносные меж-  
 клетники; *пл* — плерома; *а* — ряд клеток, из которых образуется центральный сосуд

### Вторичное строение корня (рис. 53, 54).



*Рис. 53.* Корень двудольного травянистого растения (пучковый тип):  
*А* — схема; *Б* — детальный рисунок; *1* — перидерма; *2* — коровая паренхима; *3* —  
 сердцевинные лучи; *4-6* — открытый коллатеральный пучок: *4* — флоэма первичная и  
 вторичная; *5* — камбий; *6* — вторичная ксилема; *7* — первичная ксилема



*Рис. 54.* Корни беспучкового типа:

*А* — корень травянистого растения; *Б, В, Г* — корни древесных растений: годичный корень груши (схема), трехлетние корни ольхи (схема) и березы (фрагмент детального рисунка поперечного среза);

*1* — перидерма; *2* — коровая паренхима; *3–8* — центральный цилиндр: *3* — толсто-стенные элементы луба — склереиды (*а*) и лубяные волокна (*б*); *4* — тонкостенные элементы луба; *5* — камбий; *6* — древесина; *7* — граница годичного прироста; *8* — сердцевинные лучи; *9* — лучи первичной ксилемы; *10* — секреторные ходы

У двудольных растений на границе зоны всасывания и зоны укрепления происходит переход от первичного строения ко вторичному. В центральном цилиндре появляется вторичная меристема — камбий, образовавшийся в результате деления клеток основной ткани, расположенной между первичной флоэмой и ксилемой. Дуги камбия замыкаются на перицикле, образуя сначала извилистый камбиальный слой. Камбиальные клетки из перицикла образуют паренхимные сердцевинные лучи. Дуги камбия образуют вторичную флоэму (к периферии) и вторичную ксилему (к центру). Таким образом, между лучами первичной ксилемы внедряются открытые коллатеральные СВП. Первичная флоэма отодвигается к периферии и сплющивается. ЦОЦ увеличивается в объеме, первичная кора растрескивается. В центре лучи первичной ксилемы. Клетки перицикла дают феллоген и пробку. Образуется перидерма. Первичная кора сдушивается.

Комплекс тканей снаружи от камбия — вторичная кора. В паренхиме коры могут скапливаться запасные питательные вещества (крахмал, инулин), БАВ, формируются млечники и вместилища.

**Вторичное строение корня однодольных растений** встречается очень редко — у древесных однодольных (рис. 55). В коровой части корня из клеток паренхимы коры или перицикла возникает слой образовательной ткани, из которого формируются ряды закрытых концентрических проводящих пучков.

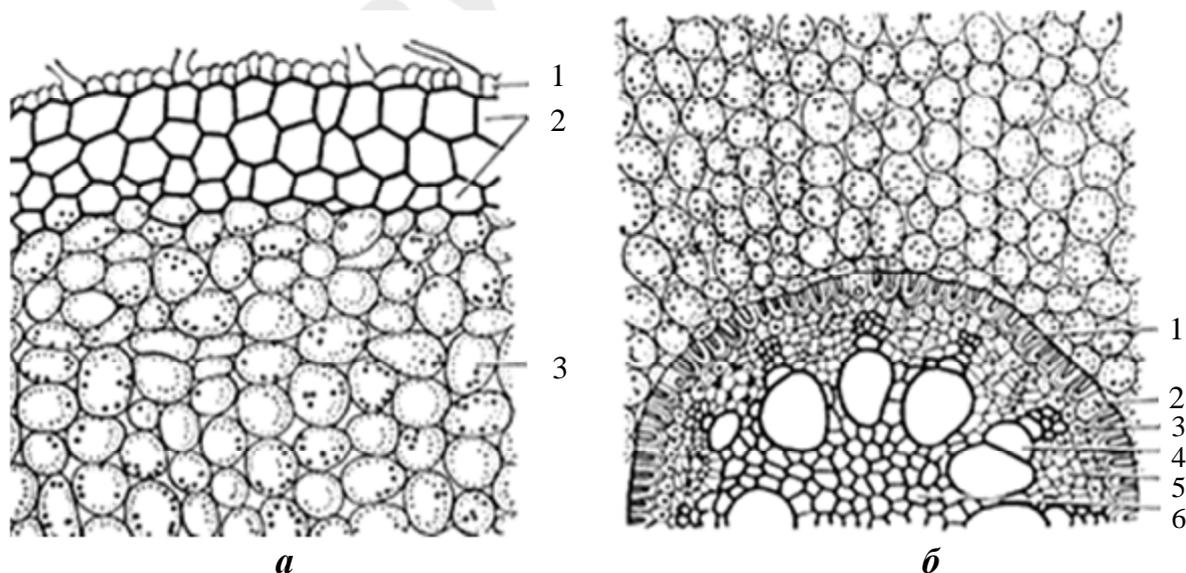


Рис. 55. Поперечный срез корня касатика в зоне проведения:

- а: 1 — эпиблема; 2 — экзодерма; 3 — запасаящая паренхима первичной коры;  
б: 1 — эндодерма; 2 — пропускная клетка; 3 — перицикл; 4 — первичная ксилема;  
5 — первичная флоэма; 6 — механическая ткань

**Метаморфозы корней** (рис. 56). При выполнении некоторых функций может видоизменяться строение корня:

1. Корнеплод образуется из корневой и стеблевой части. У корнеплодов выделяют головку, шейку, корень (свекла) — видоизменение главного корня.

2. Корнеклубни (георгин, ятрышник, любка) — видоизменения придаточных корней.

3. Воздушные корни — у растений с ограниченным доступом воздуха (плотная почва, вода).

4. Корни-подпорки: у растений зоны приливов и отливов.

5. Симбиоз с клубеньковыми бактериями.

6. Микориза:

а) *эктотрофная* — гифы проникают в наружные слои коры (береза, дуб, клен, липа, просо, лен);

б) *эндотрофная* — гифы доходят до центра корня (грецкий орех, орхидеи, донник, люцерна);

в) *перитрофная* — гифы оплетают корни.

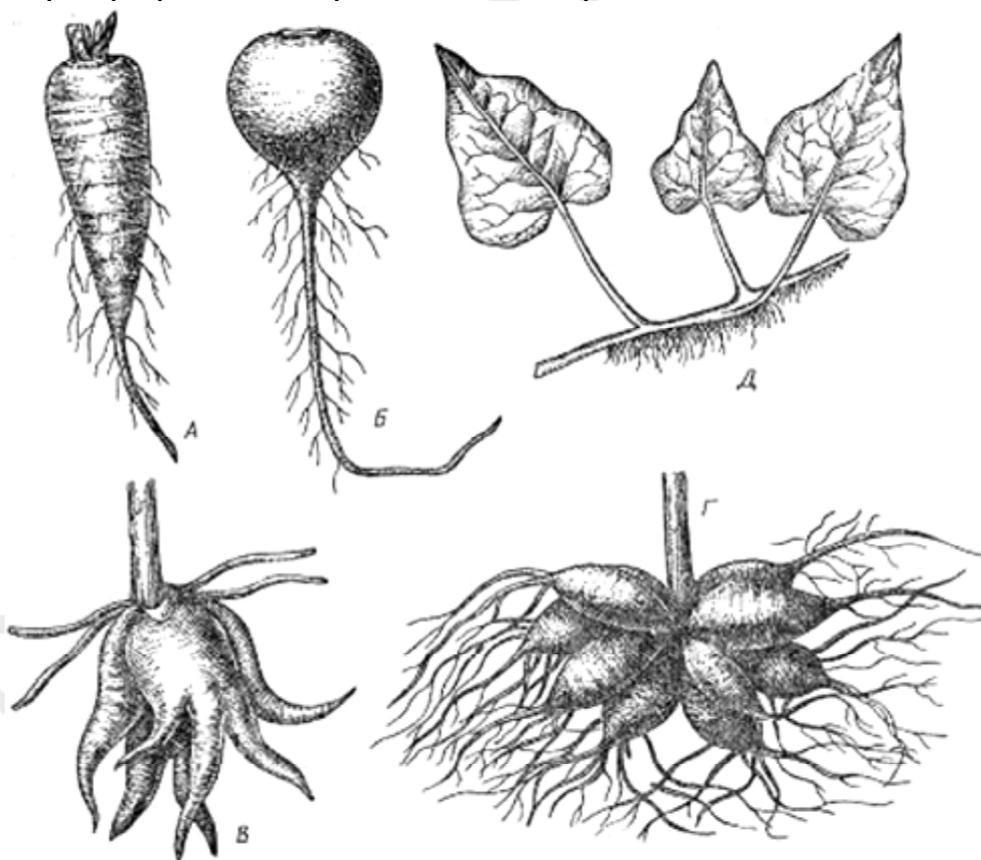


Рис. 56. Анатомия метаморфозов:

А, Б — корнеплоды моркови и редьки; В — мясистый корень орхидного; Г — корневые клубни георгина; Д — корни-прицепки плюща

Согласно Государственной Фармакопее Республики Беларусь, корни (Radices) при **макроскопической диагностике** в качестве сырья анализируют по форме (цилиндрические, конические, простые или разветвленные), характеру поверхности (ровная или морщинистая), особенностям излома (ровный, зернистый, занозистый или волокнистый). **На микропрепарате** обращают внимание на особенности первичного и вторичного строения корней: покровную ткань, первичную кору (эндодерму), флоэму, лубяные волокна, каменные клетки, секреторные вместилища, каналы, млечники, линию камбия, древесину.

## Лекция 9. СТРОЕНИЕ ЛИСТЬЕВ

**Лист** — надземный вегетативный орган растения. В процессе эволюции он возник как боковой вырост стебля. Уплотнение этого выроста связано с приспособлением к выполнению основных функций: фотосинтеза, газообмена и транспирации. Кроме того, лист может быть органом вегетативного размножения, местом отложения питательных веществ. Листья различных растений имеют самую разнообразную форму и размеры, но все они обладают общими чертами строения.

**Части листа.** Плоская расширенная часть листа называется пластинкой. Пластинка прикрепляется к стеблю черешком, который обеспечивает пространственную ориентацию по отношению к свету. Листья с черешками называются **черешковыми**. Нередко лист не имеет черешка. Такие листья называют сидячими (мак).

У многих растений (злаки, осоки, орхидные, зонтичные) нижняя часть листа расширена и охватывает стебель в виде желобка или трубки. Эта часть листа называется **влагалищем**. Влагалище прикрывает узел и предохраняет его от повреждения. У некоторых злаков листья не имеют пластинки и представлены одним влагалищем, выполняющим функцию как фотосинтеза, так и транспирации. У многих злаков на границе влагалища и пластинки имеется пленчатый вырост — язычок. В ряде случаев вместо язычка — пучок волосков, реснички. Верхние уголки влагалища имеют клиновидные выросты — ушки, охватывающие стебель.

Многие растения (преимущественно двудольные) у основания листа имеют листовидные выросты — прилистники. Они обычно меньше самого листа и представляют часть листовой пластинки, отделившуюся в процессе эволюции. Как и листья, прилистники могут превращаться в чешуйки и колючки. Срастаясь, прилистники образуют **раструб** (гречишные).

**Морфологические параметры листьев:**

1. Способ прикрепления к стеблю: черешковые, сидячие, низбегающие, пронзенные и др. (рис. 57).

2. Форма листовой пластинки: определяется отношением длины к ширине и характером верхушки и основания. Верхушка: острая, оттянутая, тупая, округлая, выемчатая, заостренная. Основание: клиновидное, узкоклиновидное, ширококлиновидное, низбегающее, усеченное, округлое, выемчатое, сердцевидное. Форма листьев — округлая, широкоэллиптическая, яйцевидная и т. д.

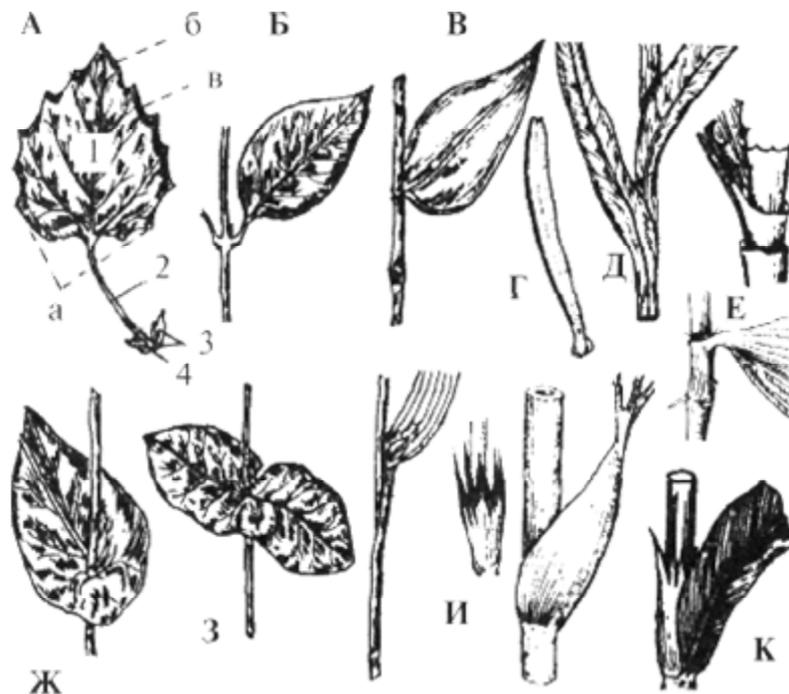


Рис. 57. Способы прикрепления листьев к стеблю:

*I* — листовая пластинка и ее части: *a* — основание, *б* — верхушка, *в* — край; 2 — черешок; 3 — прилистники; 4 — основание листа;

*A* — полный лист; *B* — лист короткочерешковый без прилистников; *B* — лист сидячий, прикрепленный основанием; *Г* — лист с листовой подушкой; *Д* — лист низбегающий; *Е* — листья стеблеобъемлющие; *Ж* — лист пронзенный; *З* — листья супротивные, сросшиеся, пронзенные; *И* — листья с влагалищем; *К* — лист с раструбом

3. По характеру края — цельнокрайние, зубчатые, пильчатые, городчатые и т. д.

4. Жилкование: *простое* (одна жилка у моховидных, плаунов, элодеи); *дихотомическое* — вильчатое (у гинкго); *пальчатое* и *перистое* (сетчатое, петлевидное, крабежное), *дуговое* и *параллельное* — несколько неветвящихся жилок, соединенных анастомозами.

5. Степень изрезанности: лопастные (лопасти), отдельные (доли), рассеченные (сегменты).

6. Степень сложности: простые и сложные (пальчато- и перисто-сложные). Общий черешок — *рахис*.

Морфология отдельных листочков сложных листьев соответствует морфологии простых листьев. Наиболее примитивными являются простые листья, более совершенными — сложные.

Листья могут быть опушенными и неопушенными.

На одном побеге образуются листья неодинаковые по величине, форме, окраске. Различают *три формации листьев*: низовую, срединную, верхушечную. **Низовая** — видоизмененные листья в связи со специализированной функцией (семядольные, почечные чешуи, редуцированные листья корневищ и надземных побегов). **Срединная** — основная масса листьев растения. **Верхушечная** — листья, расположенные на цветonoсных побегах, прицветники, обертки. Различие срединных листьев одного побега называется гетерофилия (экологическая, возрастная), листовая мозаика.

**Продолжительность жизни листьев:** сосны — 2 года, лавровишни, плюща, олеандра — 1–3 года, брусники, толокнянки — 1–4 года, ели — 5–12 лет, африканской вельвичии — свыше 100 лет. У большинства растений листья живут один вегетационный период, опадают при наступлении зимы или засушливого периода. У эфемеров они функционируют 4–5 недель. Листопад — защитное приспособление для уменьшения испарения и выделения из растений некоторых продуктов обмена (кристаллы солей).

**Размеры листьев** сильно варьируют. Например, у некоторых пальм они достигают в длину 20 м, а в ширину — 12 м. Большие листья у бананов. Из растений нашей умеренной зоны крупные листья имеют борщевик, кукуруза (длина 0,5–1,5 м). Другие растения (клюква) имеют мелкие листья (ширина 0,5–1 см, длина 1–5 см).

Благодаря многоярусному расположению и возможности различной пространственной ориентации, общая поверхность листьев во много раз превышает занимаемую растением площадь. Отношение площади листьев к площади, занимаемой растением, называется *листовым индексом*. У культивируемых растений он может быть 4, 7, 12, что очень важно для ассимиляционной продуктивности растений. У лекарственных растений листовой индекс показывает относительные возможности запасов надземной массы и заготовки листьев.

**Видоизменения листьев** (рис. 58). У многих растений наблюдаются различные видоизменения листа. Например чешуи, прикрывающие почки древесных и кустарниковых растений, играют защитную роль. Своеобразными изменениями листьев являются семядоли — органы запаса в семенах. У большинства двудольных растений при прорастании семян семядоли выносятся на поверхность, зеленеют и служат первыми фотосинтезирующими органами. После образования настоящих листьев они обычно отмирают. Филлодии — черешок уплощается и выполняет функции листовой пластинки. Листья, подобно стеблям, могут видоизменяться в колючки и усики. В колючки могут переходить различные части листа:

кончики жилок (чертополох, осоты), центральная жилка (астрагал), прилистники (белая акация), часть листьев (барбарис). Все формы перехода от нормальных листьев к колючкам можно наблюдать у верблюжьей колючки.

Считается, что колючки защищают от поедания животными. Однако колючки спасают от поедания не все растения (верблюжья колючка), а многие из них, освобожденные от колючек, не поедаются животными. Колючки сохраняют растения в условиях сухого климата, недостатка влаги.



Рис. 58. Метаморфозы листа:

1 — почечные и кроющие чешуи; 2–5 — стадии видоизменения частей листа в усики; 6 — усики — видоизменения рахиса и верхних листочков сложного листа; 7 — колючки — видоизмененные листья; 8–10 — стадии превращения частей листа в колючки; 11 — прилистники, видоизмененные в колючки; 12 — филлодии — уплощенные фотосинтезирующие черешки; 13 — ловчий аппарат насекомоядного растения

Превращение листьев в усики широко распространено в семействе Бобовых. В усики превращаются центральные жилки только верхних или нескольких листочков — простые усики (горох, вика), весь лист (некоторые чины), черешок листа (ломонос, настурция).

Таким образом, колючки и усики могут быть листового и стеблевого происхождения. Органы различного происхождения, но имеющие сходное строение и выполняющие одинаковую функцию, называются **аналогич-**

*ными* (колючки барбариса и розы). Органы, имеющие одинаковое происхождение, *гомологичными* (лист-колючка, лист-филлодий, лист-ловушка).

Известно свыше 400 видов растений, у которых листья превратились в улавливающие аппараты, с помощью которых они ловят насекомых и таким образом имеют дополнительное питание (венерина мухоловка, росянка, пузырчатка).

**Анатомическое строение листьев.** Анатомическая структура листа формируется в конусе нарастания одновременно со стеблем. Покровы листа являются продолжением покрова молодого стебля, проводящая система его вливается в проводящую систему стебля. Пучки, выходящие из листа, образуют в стебле *листовые следы*. В строении черешка листа и стебля можно обнаружить много схожих черт, что подчеркивает общность их происхождения.

Одновременно с этим имеются и существенные различия, обусловленные специфичными функциями листа (фотосинтез и транспирация), а также недолговечностью его по сравнению со стеблем.

Начиная с формирования в конусе нарастания, лист растет своей верхней частью. Затем верхушечный рост затухает, растет вся пластинка и постепенно зона роста сохраняется лишь в нижней части листа. Последним формируется черешок путем наращивания его верхней части. Обычно форма листа складывается сразу после разворачивания почки. Затем идет лишь увеличение пластинки за счет разрастания клеток.

Однако листья злаков и некоторых других однодольных растений могут длительное время расти в длину за счет зоны меристематических клеток в нижней части пластинки, подобно вставочному росту стебля злаков.

Пучки в листьях однодольных растений закрытые, коллатерального типа, как и пучки стебля. В листьях двудольных растений камбий имеется в крупных жилках. Деятельность его затухает к периферии. Мелкие жилки имеют только первичную структуру, сформированную прокамбием. Следовательно, вторичные изменения не играют существенной роли в строении листа.

С обеих сторон лист покрыт эпидермой, защищающей внутренние ткани от высыхания и неблагоприятных условий среды. Защитная функция эпидермы усиливается наличием кутикулы, воскового налета и различного рода выростов. Газообмен фотосинтезирующих клеток осуществляется через устьица.

Между двумя слоями эпидермы находится мезофилл, или хлоренхима, составляющая основную массу листа.

Если лист ориентирован горизонтально, в нем можно различить верхнюю, спинную, или *дорзальную*, сторону и нижнюю, брюшную, или *вентральную*. В листьях такого дорзовентрального строения мезофилл обычно дифференцирован на *палисадную* (столбчатую) и *губчатую* па-

ренхиму. К верхней стороне листа примыкает один или несколько слоев столбчатых клеток, направленных перпендикулярно поверхности листа. Клетки богаты хлоропластами (рис. 59). В условиях сильного освещения, при котором усиливается разрушение хлорофилла, хлоропласты располагаются вдоль вертикальных стенок, затеняя друг друга. При недостаточном освещении хлоропласты перемещаются на горизонтальные стенки.

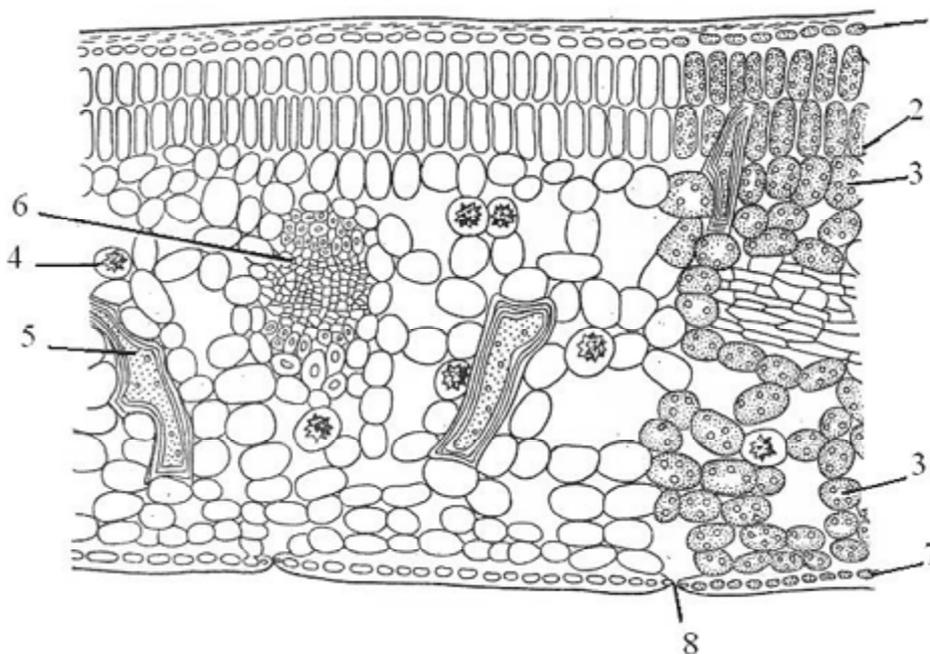


Рис. 59. Строение листа камелии японской (*Camellia japonica*) с дорзовентральным типом мезофилла:

1 — верхняя эпидерма; 2 — столбчатая паренхима; 3 — губчатая паренхима; 4 — клетка с друзой; 5 — склереида; 6 — проводящий пучок; 7 — нижняя эпидерма; 8 — устьице

Палисадная ткань хорошо выражена в условиях обильного освещения (хлопчатник). У теневых растений она выражена слабо.

Губчатая ткань дорзовентральных листьев примыкает к нижней стороне листа и состоит не из вытянутых, а изодиаметрических, рыхло расположенных клеток. Между ними большие межклетники, соединенные с устьицами. Эта ткань наряду с фотосинтезом приспособлена к транспирации — испарению воды.

У листьев, ориентированных вертикально или под острым углом к стеблю, нет резкого разграничения на палисадную и губчатую ткань. Такие листья называют двусторонними, **изолатеральными** (гвоздика, ирис). Верхняя и нижняя эпидерма не различаются (рис. 60).

Прочность листьев обеспечивается, прежде всего, сосудисто-волокнистыми пучками. Крупные жилки хорошо оснащены механической тканью — склеренхимой. По мере утончения жилок они утрачивают склеренхимную обкладку, имеют только проводящие элементы пучка.

У очень тонких жилок нет и элементов флоэмы, а сосуды ксилемы заменяются трахеидами.

Таким образом, заканчиваются жилки в мезофилле узенькими одиночными трахеидами, по которым проводится вода и растворенные в ней питательные вещества. Отвод ассимилятов сначала идет по обычным клеткам хлорофиллоносной паренхимы, образующим обкладку вокруг трахеид, и передаются уже ситовидным трубкам флоэмы. Клетки флоэмы слабо вытянуты, часто не имеют ситовидных пластинок и приближаются к обычным вытянутым паренхимным клеткам.

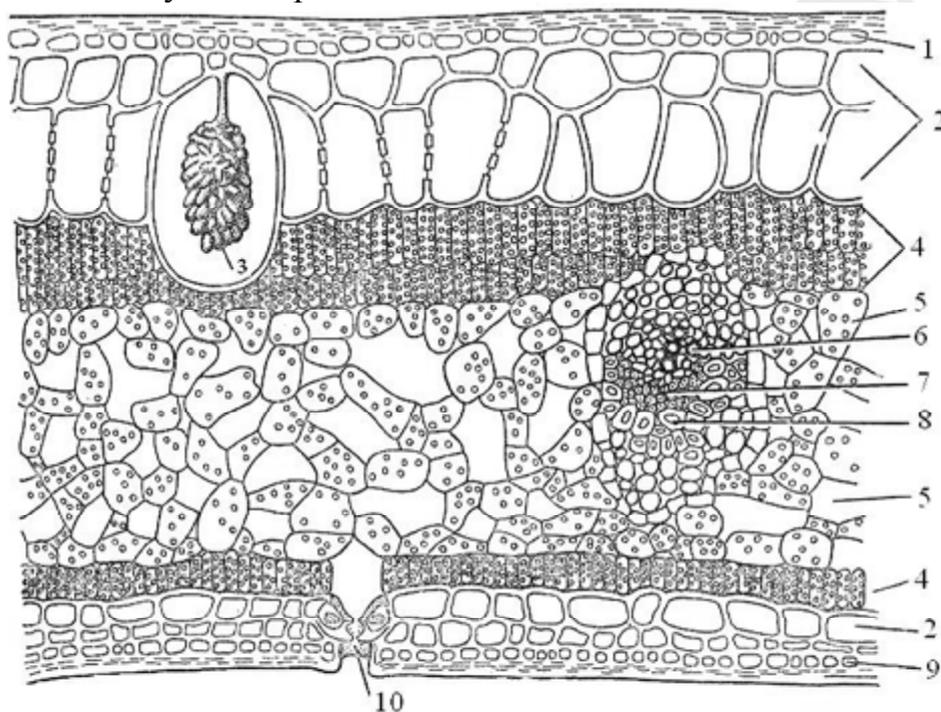
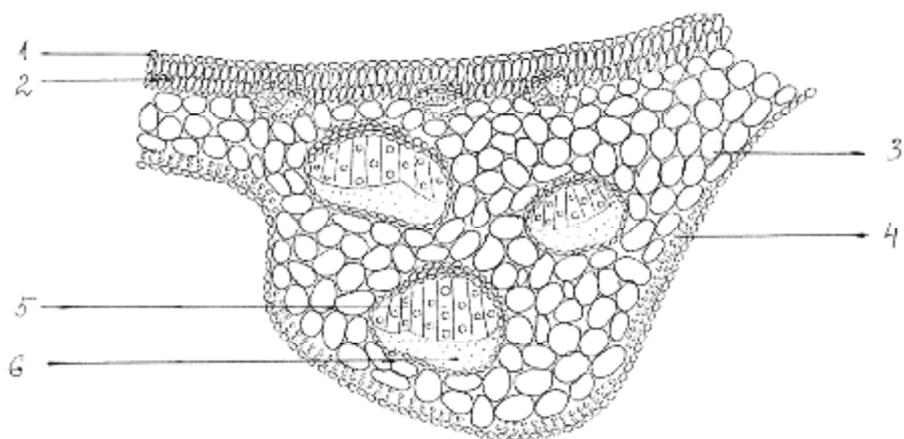


Рис. 60. Строение листа фикуса (*Ficus elastica*) с изолатерально-палисадным типом мезофилла:

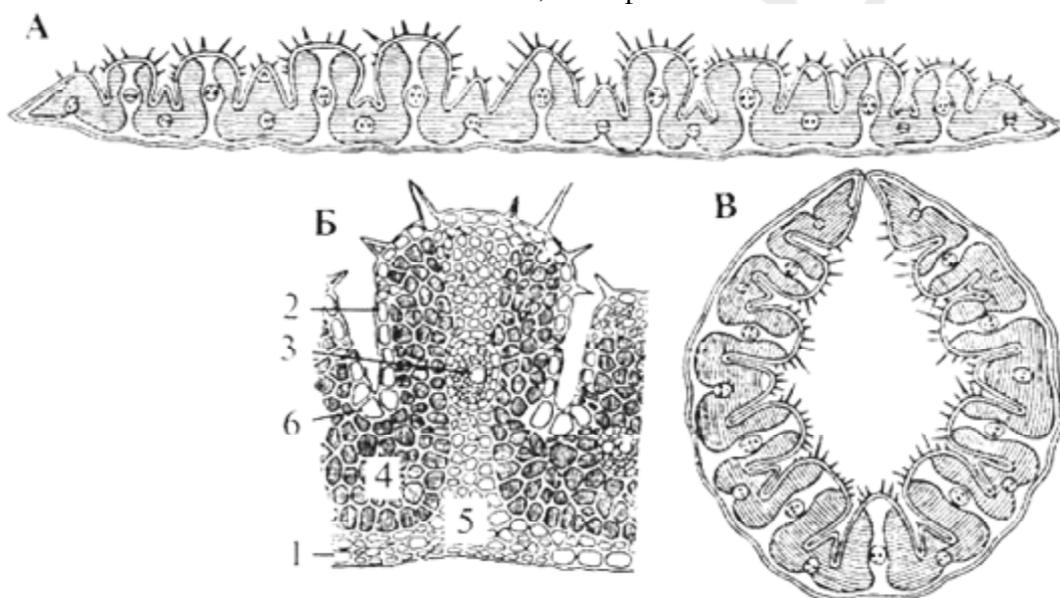
1 — верхняя эпидерма; 2 — гиподерма; 3 — цистолит; 4 — столбчатая паренхима; 5 — губчатая паренхима; 6 — ксилема; 7 — флоэма; 8 — склеренхима (6–8 — коллатеральный пучок); 9 — нижняя эпидерма; 10 — устьичный аппарат

Механическая ткань, кроме пучковой склеренхимы, в листьях может размещаться и отдельными самостоятельными прослойками. Непосредственно под эпидермой встречается слой колленхимы (рис. 61–63).



*Рис. 61.* Поперечный срез центральной жилки листа черники обыкновенной (*Vaccinium myrtillus*):

1 — эпидермис; 2 — столбчатый мезофилл; 3 — губчатый мезофилл; 4 — колленхима;  
5 — ксилема; 6 — флоэма



*Рис. 62.* Лист ксерофита:

*A, B* — развернутый (при достаточном увлажнении); *B* — скрученный (при недостатке влаги);

1 — нижняя эпидерма без устьиц; 2 — верхняя гофрированная сторона, эпидерма с устьицами и трихомами; 3 — жилки; 4 — хлоренхима; 5 — склеренхима; 6 — моторные клетки

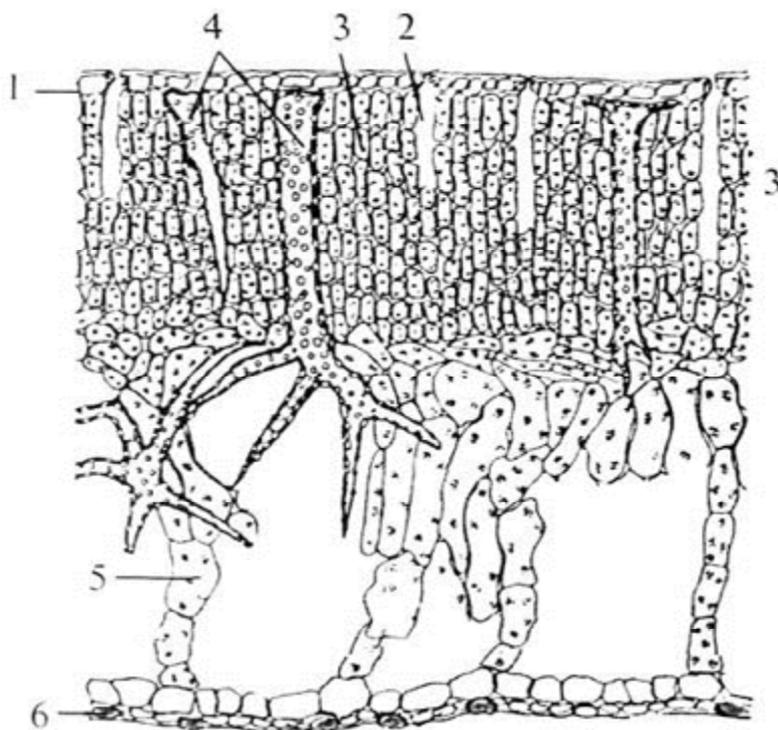


Рис. 63. Лист гигрофита:

1 — верхняя эпидерма с толстой кутикулой и устьицами; 2 — подустыичные воздухоносные камеры; 3 — многослойный палисадный мезофилл; 4 — ветвистые склереиды; 5 — аэренхима; 6 — нижняя эпидерма с опробковевшими клетками

**Особенности строения листа злаков.** Листья злаков по анатомическому строению отличаются от листьев дорзовентрального типа (рис. 64, 65):

1. Клетки эпидермы имеют сильно удлинённую форму и в поперечном разрезе различны по величине.

2. Механическая ткань (склеренхима) неравномерно размещается по длине листа (под эпидермой).

3. Над механической тканью клетки эпидермы мельче, чем над паренхимой. Поверхность листа благодаря этому неровная, волнистая.

4. На верхней стороне листа между ребрами имеются **двигательные клетки** — крупные с большими вакуолями. Они обеспечивают выпрямление и свертывание листа. Особенно хорошо выражены у растений степей и полупустынь (ковыль, типчак).

5. Мезофилл не дифференцирован на палисадную и губчатую ткань. У просовидных злаков пучки окружены слоем обкладочных клеток в виде розетки (просо, кукуруза, сорго). У мятликовидных мезофилл расположен равномерно между верхней и нижней эпидермой.

Анатомическое строение прилистников зависит от их размеров. Крупные прилистники имеют такое же строение, как и листья. У мелких

проводящая система сильно редуцирована. Она сливается с системой листа еще до поступления ее в центральный цилиндр стебля.

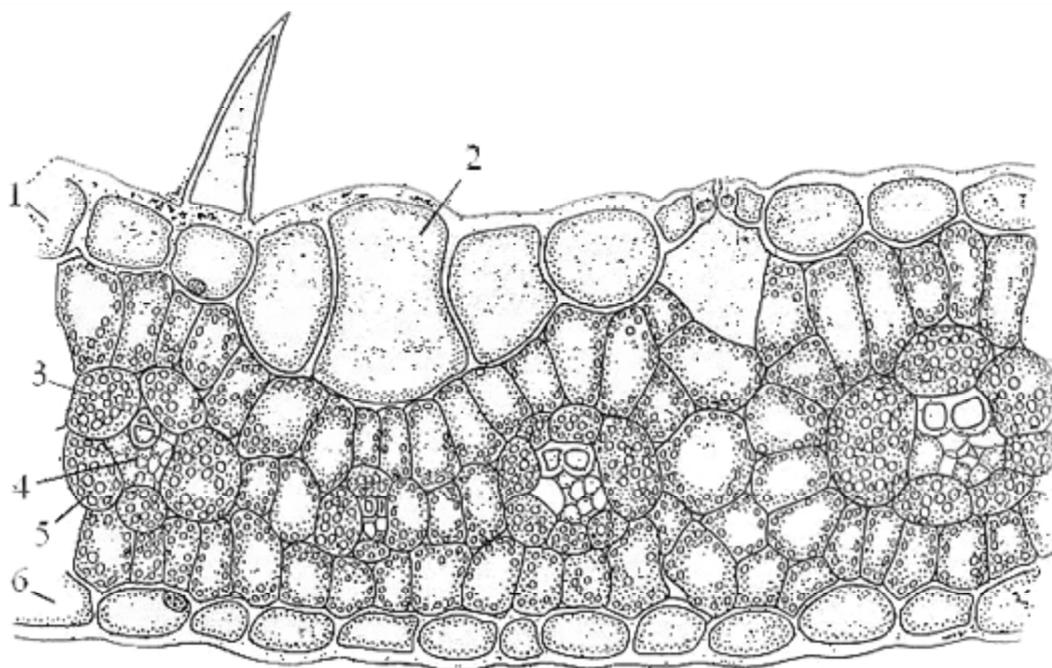


Рис. 64. Строение листа кукурузы (*Zea mays*) с изолатеральным типом мезофилла:  
 1 — верхняя эпидерма; 2 — моторные клетки; 3 — мезофилл; 4 — проводящий пучок;  
 5 — обкладочные клетки; 6 — нижняя эпидерма

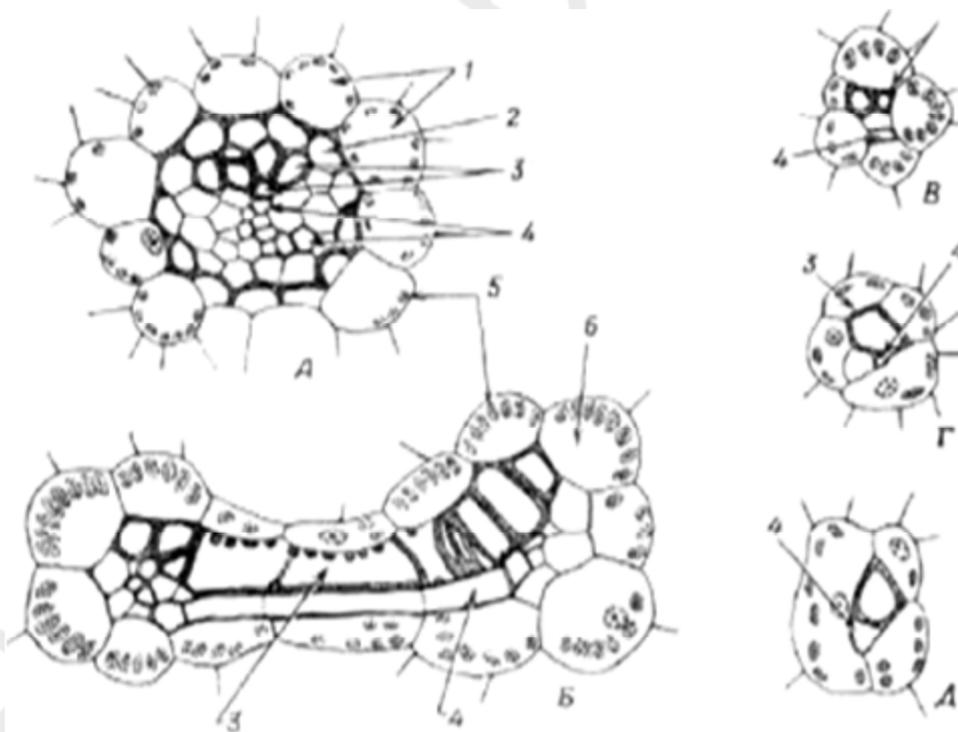


Рис. 65. Лист злака:  
 А — продольный пучок на поперечном разрезе листа *Triticum*; Б — два продольных пучка, связанных поперечно расположенным пучком на поперечном разрезе листа

*Zea*; *B* — один из мельчайших продольных пучков *Zea*; *Г, Д* — поперечные анастомозы у *Zea*, какими они представляются на срезах, сделанных параллельно длинной оси листа и перпендикулярно слоям эпидермальных клеток;

*1* — наружная обкладка пучка; *2* — внутренняя, или местомная, обкладка пучка; *3* — трахеальные элементы; *4* — ситовидные элементы; *5* — хлоропласты; *6* — клетка обкладки пучка

**Листья большинства хвойных растений** живут в течение нескольких лет, имеют ксероморфную структуру, жесткие, мелкие, с малой испаряющей поверхностью. Анатомическое строение листьев хвойных представлено на примере листа (хвоинки) сосны (рис. 66).

В поперечнике лист имеет полукруглое очертание. Снаружи расположена эпидерма с толстой кутикулой. Клетки эпидермы почти квадратные, толстостенные. Под эпидермой — гиподерма из 1–2 слоев клеток с утолщенными одревесневшими стенками. Устьица расположены по всей поверхности листа. Их замыкающие клетки находятся на уровне гиподермы, под крупными околоустьичными клетками. Под устьищем расположена крупная воздушная полость, окруженная клетками мезофилла.

Мезофилл складчатый, что увеличивает поверхность клеток. Между клетками очень мелкие межклетники. В мезофилле расположены смоляные ходы. Центральная часть листа отграничена эндодермой, где расположены 2 проводящих пучка. Ксилема пучков обращена к плоской (верхней) части листа, флоэма — к выпуклой (нижней части листа).

Между пучками с нижней стороны расположена склеренхима с толстыми, слегка одревесневшими стенками. Проводящие пучки окружены трансфузионной тканью (паренхима) с тонкими стенками.

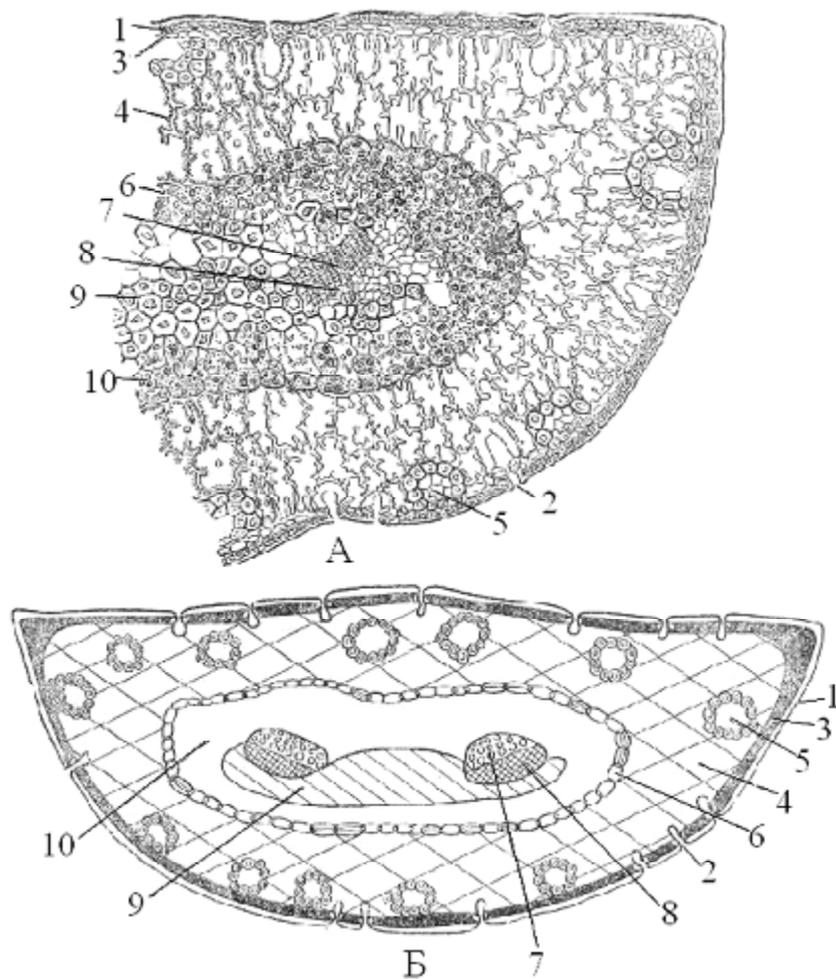


Рис. 66. Строение листа (хвоинки) сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) с центрическим типом мезофилла:

А — детальный рисунок; Б — схематичный;

1 — эпидерма; 2 — устьичный аппарат; 3 — гиподерма; 4 — складчатая паренхима; 5 — смоляной ход; 6 — эндодерма; 7 — ксилема, 8 — флоэма (7–8 — проводящий пучок); 9 — склеренхима; 10 — паренхима

Кроме сосны, складчатый мезофилл и смоляные ходы имеются в листьях ели, кедра, которые имеют один проводящий пучок. По одному проводящему пучку в листьях сосны сибирской, тисса.

**Анатомия черешка** (рис. 67). Черешок формируется из тех же тканей, что и стебель. Эпидерма имеет устьица, под ней колленхима и склеренхима. Проводящие пучки связаны со стеблем. В стебле над входящими из листа пучками (листовыми следами) дифференцируется паренхима (лакуны). Узлы могут быть одно-, трех- и многолакунные. В зависимости от количества лакун и пучков узлы бывают однолакунные однопучковые, однолакунные трехпучковые и т. д.

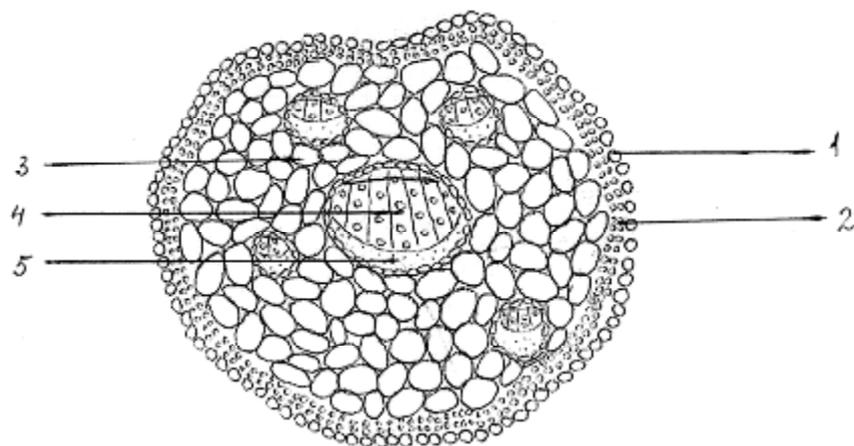


Рис. 67. Поперечный срез черешка листа черники обыкновенной:

1 — эпидермис; 2 — колленхима; 3 — рыхлая паренхима; 4 — ксилема; 5 — флоэма

**Заключение.** Внешнее и внутреннее строение листа растений довольно разнообразно, что обеспечивает выполнение его основных функций в различных условиях внешней среды. Взаимное расположение тканей в различных листьях является диагностическим признаком.

При диагностике листьев **по внешним признакам** имеет значение форма и размеры листовой пластинки и черешка, опушение, характер края и жилкование. При приготовлении **микрореферата поверхности листа** мелкие листья используют целиком, от крупных берут отдельные участки с учетом распределения важнейших диагностических признаков: край листа, зубчик по краю листа, участок главной жилки, верхушка листа и основание. Обращают внимание на строение эпидермиса, тип устьиц, характер трихом, наличие и форму кристаллических включений, механической ткани, различных вместилищ, млечников, секреторных каналов, характер слоя кутикулы, покрывающей поверхность листа. На поперечном срезе обращают внимание на форму главной жилки, число, форму и расположение проводящих пучков в жилке. В строении пучков отмечают расположение флоэмы и ксилемы, наличие механической ткани, кристаллоносной обкладки. Отмечают особенности структуры мезофилла (губчатый и столбчатый), наличие аэренхимы, кристаллов оксалата кальция, вместилищ, секреторных клеток и каналов, млечников и т. д.

## Лекция 10. РОСТ, РАЗВИТИЕ И РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Жизнедеятельность растений выражается через рост и развитие. Под **ростом** понимается увеличение размеров растений, их массы и объема. Это количественное изменение.

**Развитие** — качественное изменение растений, связанное с дифференциацией клеток и процессами превращения веществ, приводящими к образованию репродуктивных органов и в конечном счете нового поколе-

ния. Рост и развитие не тождественны, но они присущи одной и той же клетке, растению, поэтому взаимосвязаны, взаимообусловлены, одно без другого не происходит.

В основе роста и развития лежат:

- 1) постоянная и непрерывная связь растений с окружающей средой;
- 2) направленность процессов роста и развития. Определяется наследственностью растения, иначе говоря, способностью каждого вида растений приспосабливаться к определенным условиям внешней среды, которые непрерывно изменяются.

**Рост растений.** Увеличение размеров, массы и объема присуще всем живым организмам. В отличие от животных:

- 1) растения растут всю жизнь, может быть только с небольшими перерывами, да и то процессы не прекращаются, а замедляются;
- 2) ростовые процессы локализованы в определенных, иногда многочисленных участках тела растения.

Увеличение размеров, массы, объема происходит, прежде всего, за счет роста клеток. Различают фазы роста:

1. Деление — увеличение числа, количества клеток путем их деления. Наиболее интенсивно идет в точках роста (стебля, корня). В процессе деления происходит накопление белков.

2. Растяжение — увеличение размеров клетки, нарастание массы, главным образом за счет роста вакуоли — увеличения содержания воды.

3. Утолщение оболочки — начинается с момента дифференциации клетки, откладывается целлюлоза и гемицеллюлоза. Рост идет за счет накопления углеводов.

4. Отложение в запас органических веществ — клетки полностью дифференцируются и откладывают в запас органические вещества (крахмал, белки, жиры). Практически объем не увеличивается, а масса растет.

Закономерности роста клеток на различных стадиях находят выражение в росте растения в целом. Например, содержание воды в клетке определяется фазами роста: чем моложе растение, тем больше воды.

**Особенности роста отдельных органов растений.** Стебель и корень растут верхушкой (зона роста у корней — 1 см, стеблей — 10 см). Утолщение за счет первичной и вторичной меристем. Листья вначале растут всей поверхностью, затем рост локализуется в основании листа, последним формируется черешок. У папоротниковидных лист нарастает верхушкой.

**Влияние условий на ростовые процессы:**

1. **Температура.** Минимальная +4–5 °С для большинства — начало роста, увеличение до +16 °С — увеличение роста, максимальная +25 °С, дальнейшее увеличение температуры — снижение роста, при +40–45 °С рост прекращается.

2. **Свет** — обязательное условие фотосинтеза. Низшие растения могут расти в темноте, высшие — нет, только когда есть запас питательных веществ. Прямой солнечный свет тормозит ростовые процессы.

3. **Влажность**. Рост начинается при поглощении 50 % воды, необходимой для полного набухания. Для набухания разных семян — различное количество воды.

Особенностью роста растений является его ритмичность, т. е. чередование процессов интенсивного и замедленного роста, а также состояния покоя, что зависит от условий среды и биологических особенностей растения.

**Движение растений**. Одновременно с ростом растения движутся во времени и пространстве. Эти движения осуществляются под влиянием внешних условий: температуры, света, влажности, элементов минерального питания и т. д.

Различают виды движения растений:

– тропизмы (факторы действуют односторонне — фототропизм, хемотропизм);

– настии (равномерно — у табака цветы на ночь раскрываются, у ночной красавки — наоборот);

– нутеции — ростовые движения.

**Развитие растений**. Развитие — это качественные изменения (морфогенез), связанные с образованием репродуктивных органов. Онтогенез цветковых растений включает следующие этапы:

1) латентный (скрытый) — покоя;

2) виргинальный (догенеративный) — от прорастания семени до первого цветения. Включает стадии **проростка** (сохраняются семядоли и остатки эндосперма); **ювенильные** — растения имеют еще семядольные листья; **имматурные** — семядольных листьев нет, но растения полу-взрослые;

3) генеративный — от первого до последнего цветения. Бывают молодые, средневзрослые, зрелые и старые генеративные особи в зависимости от числа и размеров цветущих побегов;

4) сенильный, или старческий — с момента последнего цветения до отмирания.

В зависимости от особенностей биологии различают растения, цветущие и плодоносящие один раз в жизни — **монокарпики** (однолетники, часть двулетников, некоторые многолетники, например бамбук), **поликарпики** — способные плодоносить в течение жизни многократно.

**Размножение растений и его сущность**. Размножение растений — процесс увеличения числа особей, воспроизведение себе подобных, что очень важно для продолжения жизни вида. В то же время оно обеспечивает качественное разнообразие особей, что необходимо для биологическо-

го совершенствования растений в процессе эволюции. Поэтому размножение растений — процесс увеличения числа особей и получение биологически разнокачественного потомства. Это достигается сочетанием различных типов размножения.

Растения размножаются бесполом путем, вегетативным и половым способом.

**Бесполое размножение** возникло раньше вегетативного и полового. При бесполом размножении растения образуют специальные клетки — споры (зооспоры), которые отделяются от материнского растения, разносятся ветром, водой, животными и в благоприятных условиях, без слияния с другой клеткой, развиваются в самостоятельные новые растения. Сущность его состоит в том, что дочерний организм представляет собой повторение, копию исходного растения и продолжает жизнь. По своему характеру оно консервативно.

Бесполом путем размножаются многие растения: водоросли — зооспорами, грибы — конидиями, мхи, плауны, хвощи, папоротники — спорами. Споры образуются и у семенных растений (микроспоры, мегаспоры). При дальнейшем развитии они обеспечивают процесс полового размножения. При бесполом размножении растения образуют большое количество спор. Например, гриб дождевик дает их несколько миллионов.

**Вегетативное размножение** заключается в том, что новое растение образуется из части различных вегетативных органов — побега, корневища, луковицы, клубня, корня, листа и т. д. В основе его лежит наличие полной наследственной информации в каждой живой клетке, а также способность к регенерации — восстановлению целого растения из части его. Способность к регенерации сильнее всего выражена у низших растений, особенно одноклеточных, которые размножаются путем деления клетки и роста дочерних клеток до размеров материнских (бактерии, водоросли). У многоклеточных вегетативное размножение идет кусочками слоевища (водоросли, грибы, лишайники).

Некоторые высшие растения размножаются выводковыми почками — придаточными почками на листьях, стеблях, которые опадают, прорастают и дают начало новым особям.

Естественное вегетативное размножение хорошо развито у большинства семенных растений, за исключением многих голосеменных. Высокой способностью к вегетативному размножению обладают многолетние травянистые и древесные покрытосеменные растения. У однолетних и двулетних видов оно отсутствует. Искусственным путем и они могут размножаться вегетативно.

По своему характеру вегетативное размножение консервативно. Новые особи продолжают жизнь материнский, что широко используется в селекционной практике для сохранения и размножения ценных форм.

### Способы естественного вегетативного размножения:

1. *Побегами*. В простейших случаях у некоторых растений (ряски, элодеи) вегетативное размножение происходит путем отделения побегов от материнского растения. В большинстве случаев вегетативное размножение осуществляется ползучими побегами (плети, усы, столоны), которые представляют переход от типичных вертикальных стеблей к корневищам (земляника, костяника, живучка ползучая, будра, барвинок, малина, ежевика, лютик ползучий, лапчатка гусиная и др.). Растут побеги обычно в направлении свободных мест, стелются по земле и в узлах образуют придаточные корни, а почки из пазух листьев образуют вертикальные олиственные побеги. Междоузлия ползучих побегов затем отмирают, теряют связь с материнским растением. Длина годичных побегов может быть от 4 см (некоторые камнеломки) до 1,5 м (земляника). Одно растение земляники может дать за два года 200 новых растений.

2. *Корневищами* (рис. 68). По своему происхождению это подземные побеги с запасом питательных веществ. В пазухах их чешуйчатых листьев закладываются и развиваются почки, которые дают новые растения. Ежегодный прирост корневищ у ветреницы лютиковой, душицы обыкновенной — 5–10 см, тысячелистника обыкновенного, хвоща полевого — 10–15 см, пырея ползучего, иван-чая — 85–100 см, сахалинской гречихи — 150–300 см.

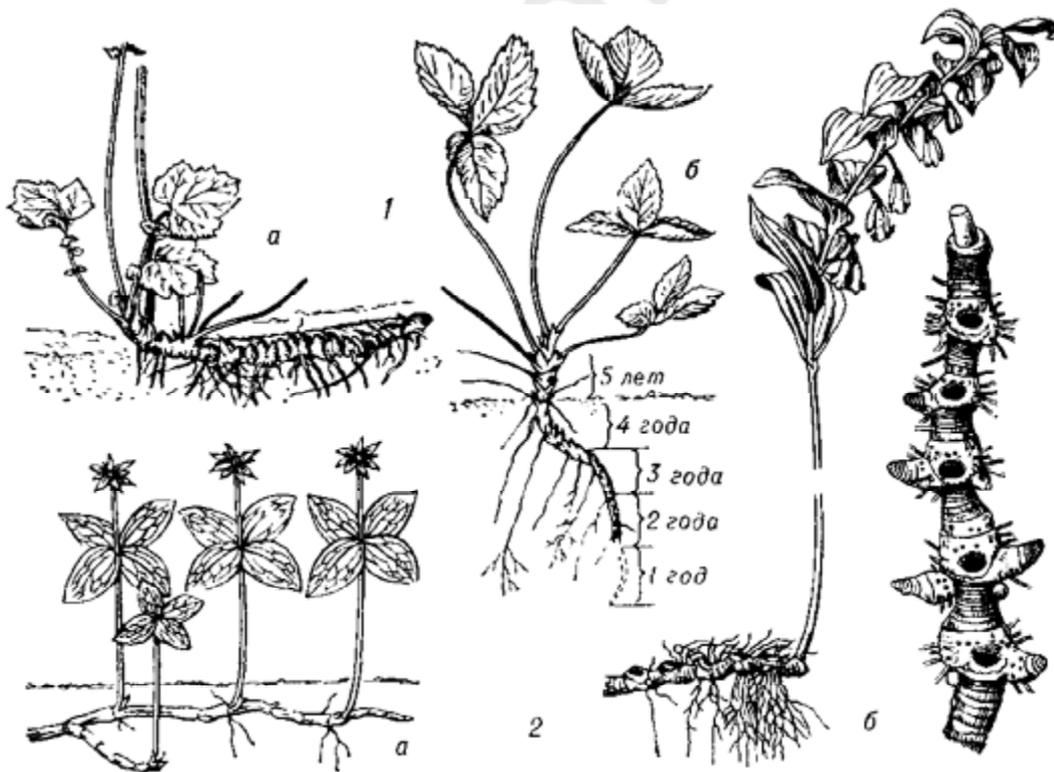


Рис. 68. Корневища:

1 — эпигеогенные — горизонтальное у гравилата (а), вертикальное у земляники (б);  
2 — гипогеогенные — моноподиально нарастающие у вороньего глаза (а), симподиально нарастающие у купены (б)

На коротких побегах почки сближены, на длинных нет. Поэтому в первом случае получаются скученные, во втором — разреженные надземные побеги. Когда корневища гнивают, новое растение становится самостоятельным.

Корневища разрастаются во все стороны, и растения (особенно длиннокорневищные) быстро занимают большую площадь. Корневищами размножаются многие лекарственные растения: марена красильная, мята перечная, пассифлора мясо-красная, аир болотный, ирис бледный, ревень тангутский, ландыш, спаржа лекарственная.

Способность размножаться корневищами обеспечивает относительное постоянство лугов, несмотря на то, что они ежегодно скашиваются до образования репродуктивных органов. В то же время корневищные сорняки (пырей ползучий) приносят вред земледелию.

3. *Луковицами.* Луковица представляет собой сильно укороченный стебель (донце) с сочными листьями (рис. 69). Бывают луковицы подземные (лук, тюльпаны, гладиолусы, крокусы, лилии) и надземные (зубянки, очитки, ситники, некоторые луки, чеснок, отдельные лилии, т. н. живородящие). У лилий луковички образуются на побегах в пазухах листьев, а у видов лука — на цветоножках в соцветиях. Отпадая, они прорастают и дают начало новому растению. Подземных луковиц бывает довольно много. Например, определено, что в почвах Центральной черноземной области имеется 400–600 кг луковичек дикого чеснока на 1 км<sup>2</sup>.

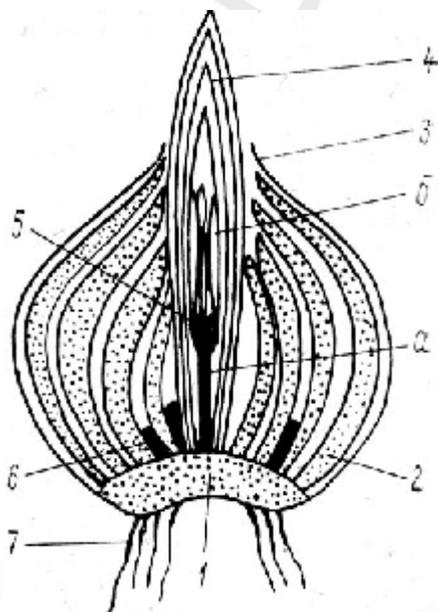


Рис. 69. Строение луковицы тюльпана:

1 — укороченный стебель (донце); 2 — мясистые чешуи; 3 — кроющая чешуя; 4 — лист; 5 — цветок: а — пестик, б — тычинки; 6 — почки; 7 — корни

4. *Клубнями.* Клубни бывают стеблевого (картофель, топинамбур) и корневого (ятрышник, любка, георгин) происхождения (рис. 70). Клубни

стеблевого происхождения дают новое растение, корневого — образуют только корни, а для образования надземной части необходимо, чтобы они имели часть прикорневой шейки с почкой.



Рис. 70. Клубни:

1 — корневые подземные клубни у георгина; 2 — подземные стеблевые клубни картофеля; 3 — надземные стеблевые клубни цикламена (а) и кольраби (б)

5. *Отпрысками*. Надземные побеги, развивающиеся из придаточных корневых почек — осина, иван-чай, льнянка, осот, одуванчик, хрен и др. После отмирания корневой системы материнского растения новое растение становится самостоятельным.

6. *Зимующими почками*. Водные растения — пузырчатка, некоторые рдесты, телорез и др. — на вершинах стеблей или боковых побегов образуют зимующие почки, богатые крахмалом. Осенью они опускаются на дно (самостоятельно или вместе с материнским растением). Весной почки всплывают, прорастают и дают начало новому растению.

**Способы искусственного вегетативного размножения.** Как правило, в естественных условиях оно отсутствует и возникло в результате вмешательства человека для ускорения размножения, улучшения качества посадочного материала, сохранения сортов и др. Выделяют следующие способы искусственного вегетативного размножения:

1. *Делением куста*. Куст из нескольких побегов разделяют (побеги и корни) и каждую часть высаживают отдельно (картофель, примула, щавель, ревень).

2. *Отпрысками*. От материнского растения отделяют (выкапывают) порослевые побеги (малина, черемуха, облепиха).

3. *Отводками*. Сущность этого способа состоит в том, что сначала части растения — побеги, корни, листья — отводят, присыпают землей и поливают, чтобы образовались корни (укореняют), а затем отделяют от материнского растения и высаживают отдельно (алоэ древовидное, шелковица, виноград, фикус, смородина и др.).

4. *Черенками*. Отделяют (срезают) части растения (побега, корня, листа), укореняют их (обычно в парниках, ящиках), а затем высаживают на постоянное место (лимонник китайский, чай почечный, бегонии, гиацинты).

5. *Корнями*. Осенью, после сбора урожая, выкапывают корни с пеньками (нижней частью стебля), очищают от сухих, поврежденных корней, сортируют. В течение зимы хранят в траншеях. Весной высаживают в грунт (паслен дольчатый).

6. *Прививкой*. Почка или черенок одного растения (привой) срачивается с другим растением (подвой), имеющим корневую систему. В результате обмена пластическими веществами между привоем и подвоем развивается новая особь. Прививкой размножается большинство культурных плодовых растений. Существует более 15 видов различных способов прививки.

**Половое размножение.** Характеризуется слиянием двух клеток — гамет (мужской и женской) и их ядер с образованием одной — зиготы. Зигота дает начало новому организму, способному развить свойства и признаки родительских форм. Этот новый организм начинает жизнь заново и повторяет цикл индивидуального развития, присущий его близким и далеким предкам.

При половом размножении происходит полное обновление жизни путем соединения различных наследственных задатков (материнских и отцовских), в результате получается генетически разнородное потомство с более широкими приспособительными возможностями.

В зависимости от степени дифференциации, половой выраженности гамет различают 4 вида полового процесса:

1. *Зигогамия* — слияние обычных, не дифференцированных в половом отношении клеток (многие грибы).

2. *Изогамия* — слияние подвижных, морфологически одинаковых гамет (форма, размер). Во многих случаях они различаются физиологически, т. к. соединяются не в любой комбинации (многие зеленые водоросли).

3. *Гетерогамия* — слияние подвижных, морфологически различных (по размерам) гамет — мужская меньше, женская крупнее (некоторые зеленые и бурые водоросли).

4. *Оогамия* — слияние морфологически различных гамет: женской — крупной, неподвижной, мужской — мелкой, подвижной.

Гаметы образуются в особых гаметангиях — одноклеточных у низших растений и многоклеточных у высших. Яйцеклетки образуются в оогониях (у водорослей и грибов), архегониях (у высших споровых растений). **Архегоний** — это многоклеточное образование колбовидной формы: расширенная часть — брюшко, содержит яйцеклетку, узкая часть — шейка, выполнена канальцевыми клетками, заполнена слизью. Сперматозоиды развиваются в **антеридиях**, обычно мешковидной формы.

**Смена ядерных фаз.** При слиянии половых клеток (гамет) и их ядер хромосомы не сливаются, образуется копуляционное ядро с двойным, диплоидным набором хромосом ( $2n$ ). При образовании гамет идет редукция хромосом и ядра половых клеток содержат одинарный, гаплоидный ( $n$ ) набор хромосом.

Таким образом, переход от гаплоидного к диплоидному состоянию происходит при оплодотворении, а от диплоидного к гаплоидному — путем редукционного (мейоза) деления ядра во время микро- и мегаспорогенеза. В результате в жизненном цикле может доминировать гаплоид (мхи), у других — диплоид (бурые водоросли, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные, покрытосеменные).

**Чередование поколений.** У большинства растений размножение происходит бесполом и половым путем. У многих из них со сменой ядерных фаз происходит и чередование поколений: полового — **гаметофита** и бесполого — **спорофита**.

Во многих случаях одно поколение доминирует в цикле развития, а другое морфологически развито слабее, а в ряде случаев — не способно к самостоятельной жизни. Например, у мхов спорофит в виде спорогония (коробочки) со спорами живет на гаметофите и за его счет. У папоротников, хвощей, плаунов гаметофит и спорофит существуют отдельно; доминирует спорофит. У семенных растений доминирует спорофит, мужской и женский гаметофиты развиваются отдельно.

Эволюционное значение чередования поколений состоит в обеспечении обильного и биологически разнокачественного потомства.

**Заключение.** Растения обладают весьма совершенными способами размножения. Бесполое и вегетативное размножение обеспечивают, главным образом, количественное увеличение особей и сохранение видов, а половое — их совершенствование и новообразование путем увеличения качественного разнообразия потомства.

## ТРЕБОВАНИЯ ГОСУДАРСТВЕННОЙ ФАРМАКОПЕИ РЕСПУБЛИКИ БЕЛАРУСЬ К ДИАГНОСТИКЕ ЛЕКАРСТВЕННОГО РАСТИТЕЛЬНОГО СЫРЬЯ

**Листья (*Folia*)** — лекарственное сырье, представляющее собой высушенные или свежие листья или отдельные листочки сложного листа.

***Макроскопические диагностические признаки:***

- тип листьев (простые или сложные);
- форма и размеры листовой пластинки и черешка;
- характер края;
- жилкование;
- опушенность.

***Микроскопические диагностические признаки:***

- форма и размеры клеток эпидермы;
- тип устьиц;
- наличие и строение трихом, вместилищ, эфиромасличных железок, млечников, идиобластов, кристаллов;
- особенности строения жилок листа.

**Травы (*Herbae*)** — лекарственное сырье, представляющее собой высушенные или свежие надземные части травянистых растений (стебли с листьями и цветками, отчасти с бутонами и плодами).

***Макроскопические диагностические признаки:***

- тип ветвления;
- форма поперечного сечения;
- размеры (длина и диаметр у основания);
- характер поверхности, опушенность;
- листорасположение.

***Микроскопические диагностические признаки:***

- форма и размеры клеток эпидермы;
- тип устьиц;
- наличие и строение трихом, вместилищ, эфиромасличных железок, млечников, идиобластов, кристаллических включений;
- особенности расположения механических и проводящих тканей.

**Цветки (*Flores*)** — лекарственное сырье, представляющее собой высушенные отдельные цветки или соцветия, а также их части.

***Макроскопические диагностические признаки:***

- тип соцветия;
- форма и размеры цветка, опушенность;
- строение околоцветника (число, форма и характер срастания чашелистиков и лепестков);
- число и строение тычинок и пестиков;
- характер завязи и цветоложа.

**Микроскопические диагностические признаки:**

- форма и размеры клеток эпидермы лепестков, чашелистиков, цветоножа;
- тип устьиц, наличие и строение трихом, вместилищ, эфиромасличных железок, млечников, идиобластов, кристаллических включений в мезофилле чашелистиков, лепестков, завязи;
- характер расположения механической и проводящей ткани;
- особенности строения пыльцевых зерен.

**Корни (*Radices*), корневища (*Rhizomata*), клубни (*Bulbi*), луковицы (*Tubera*), клубнелуковицы (*Bulbotubera*)** — высушенные или свежие подземные органы многолетних растений, очищенные или отмытые от земли, освобожденные от остатков стеблей и листьев.

**Макроскопические диагностические признаки:**

- форма, размер;
- особенности наружной поверхности и излома;
- цвет поверхности и на свежем изломе;
- запах, вкус.

**Микроскопические диагностические признаки:**

- особенности строения покровной ткани;
- выраженность и строение запасющей ткани коры и ЦОЦ. Наличие включений;
- наличие и расположение механических тканей, проводящих и сердцевинных лучей.

**Плоды (*Fructus*)** — высушенные или свежие, простые или сложные плоды (соплодия) и их части.

**Макроскопические диагностические признаки:**

- консистенция околоплодника (перикарпия);
- характер поверхности;
- размеры (длина, толщина, поперечник);
- расположение остатков частей цветка.

**Микроскопические диагностические признаки:**

- характер эпидермиса экзокарпия;
- строение клеток мезокарпия, наличие включений, механических волокон, склереид, проводящих пучков;
- фрагменты эпидермиса семени, клетки эндосперма и семядолей;
- наличие жирных капель, алейроновых и крахмальных зерен;

**Семена (*Semina*)** — цельные семена или отдельные семядоли.

**Макроскопические диагностические признаки:**

- форма, размеры (длина, толщина, поперечник);
- характер поверхности;
- цвет, запах, вкус;
- форма, размеры и расположение зародыша;

- наличие и форма рубчика или семяшва.

***Микроскопические диагностические признаки:***

- строение наружной и внутренней эпидермы семенной кожуры;
- наличие механических тканей (клеток колленхимы, склереид, волокон);
- особенности строения паренхимы эндосперма, семядолей;
- наличие и строение крахмальных, алейроновых зерен;
- наличие капель жира, кристаллических включений, клеток со слизию.

***Почки (Gemmae)*** — собранное до распускания и высушенное растительное сырье

***Макроскопические диагностические признаки:***

- форма и размеры;
- расположение и особенности строения почечных кроющих чешуй;
- опушенность чешуй;
- цвет, запах.

***Микроскопические диагностические признаки:***

- строение эпидермиса чешуй и листового зачатка: форма клеток, тип устьиц, наличие трихом, железок и т. п.;
- характер расположения проводящих пучков, наличие механических тканей, кристаллической обкладки;
- особенности строения мезофилла зачатка, наличие включений.

## САМОКОНТРОЛЬ УСВОЕНИЯ ТЕМЫ

По рисунку определить орган растения и расположение тканей.

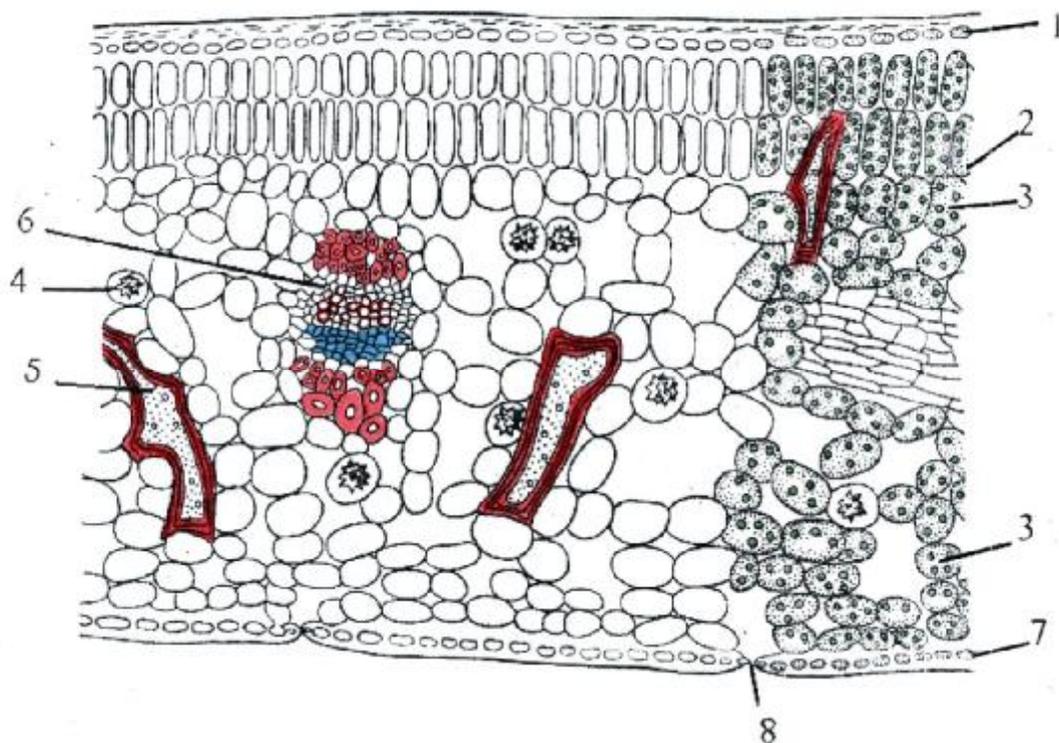


Рисунок 1

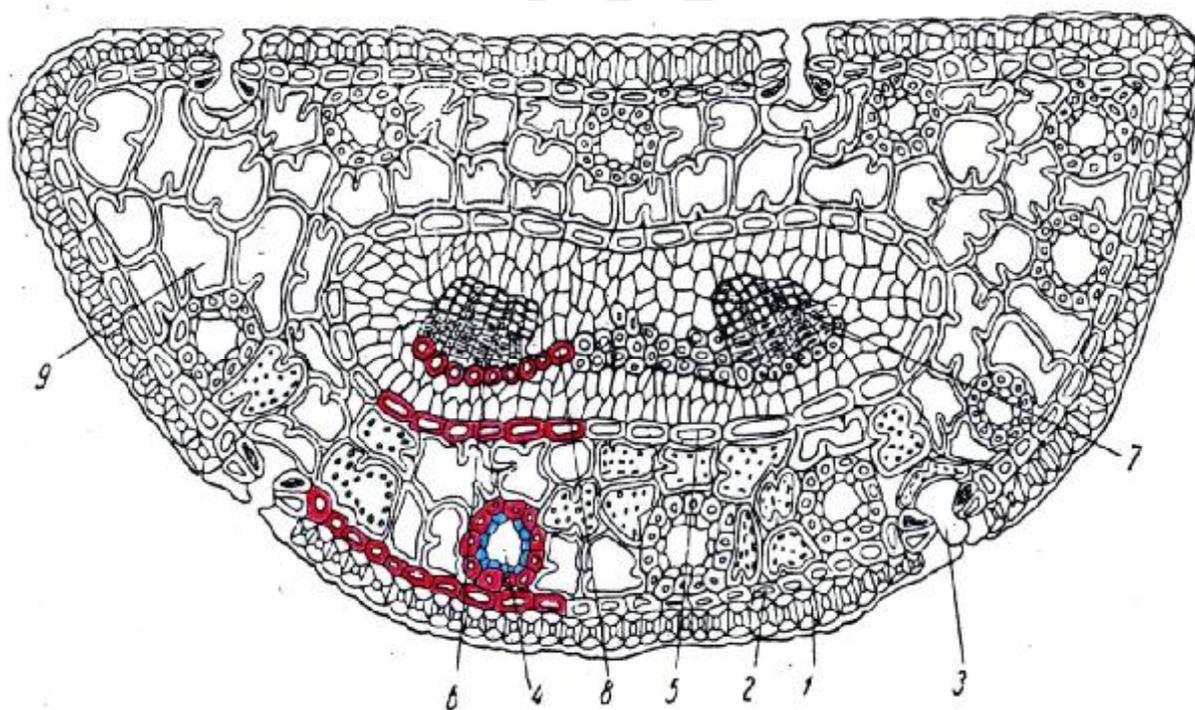


Рисунок 2

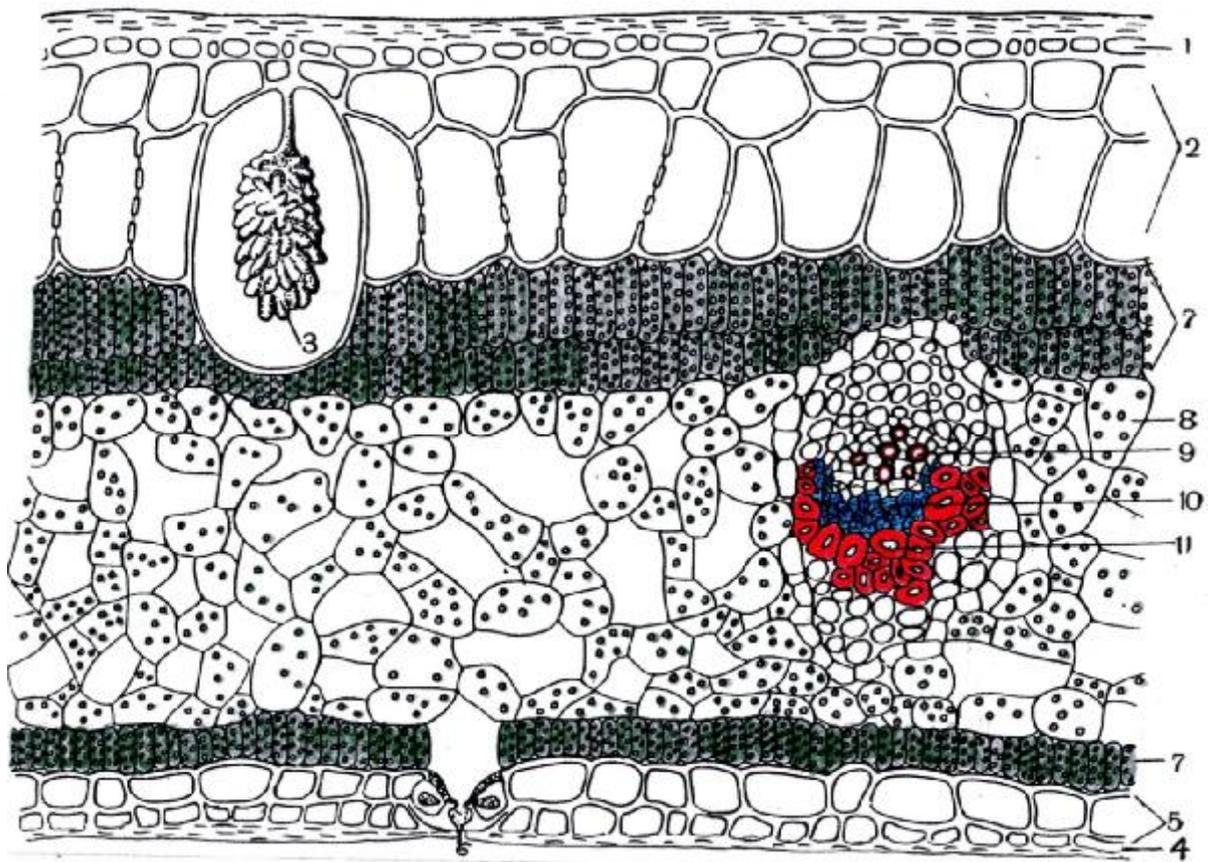


Рисунок 3

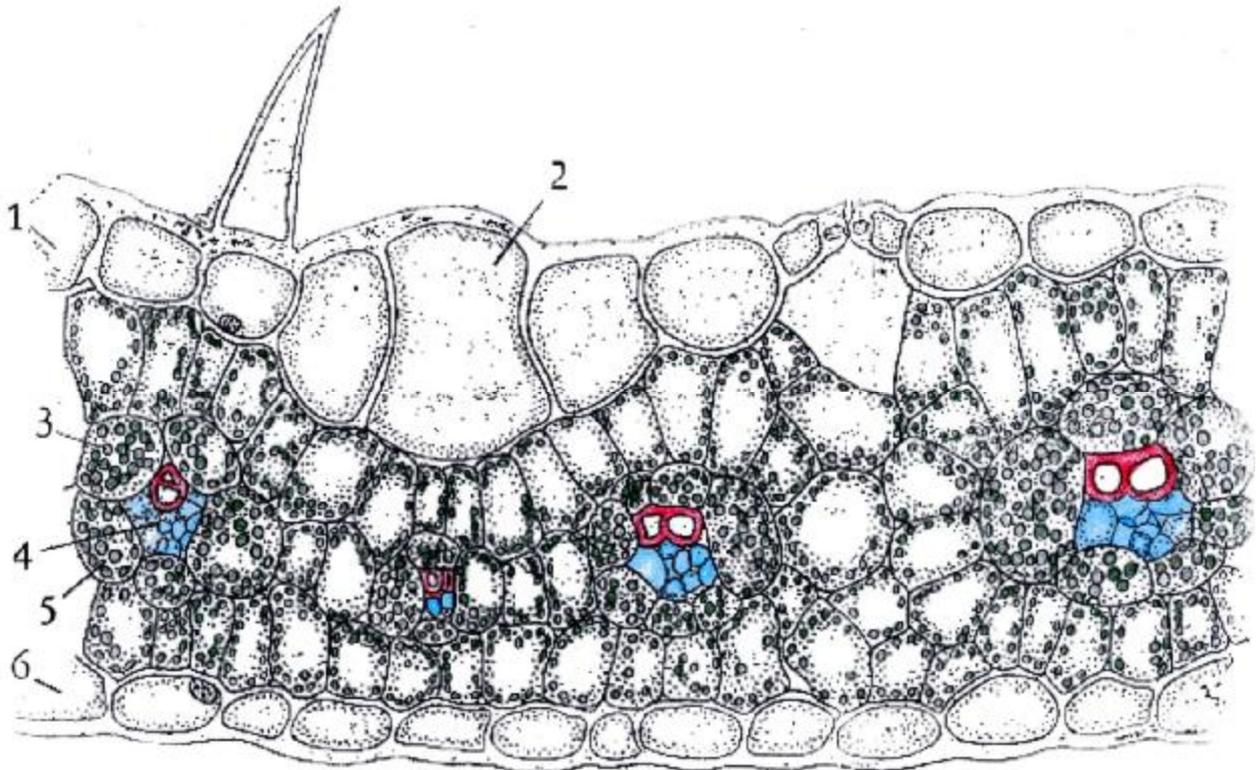


Рисунок 4

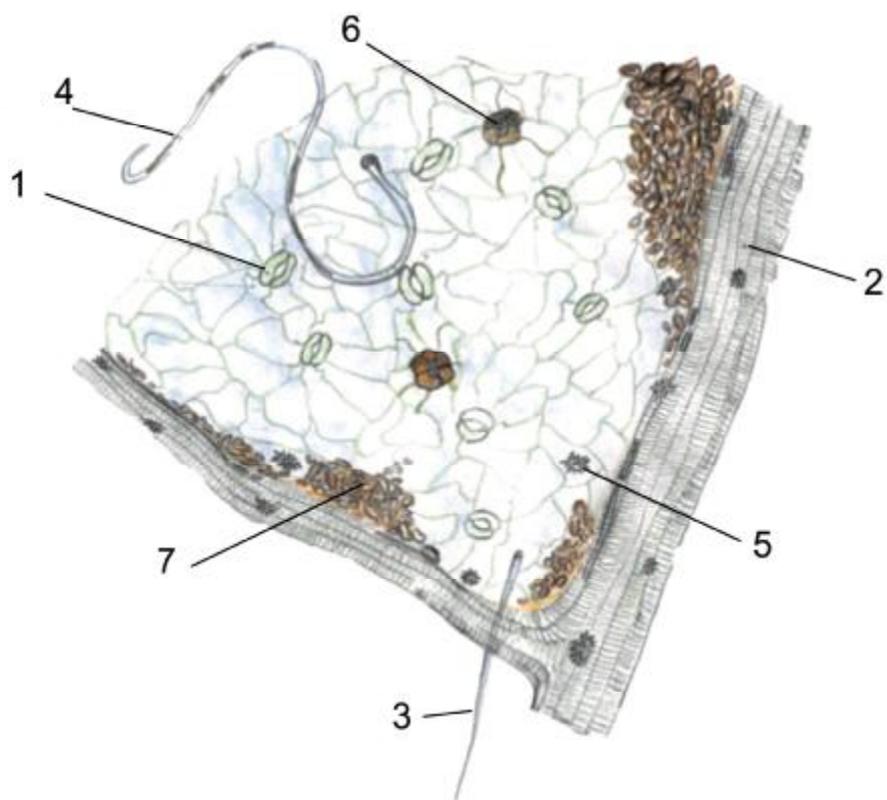


Рисунок 5

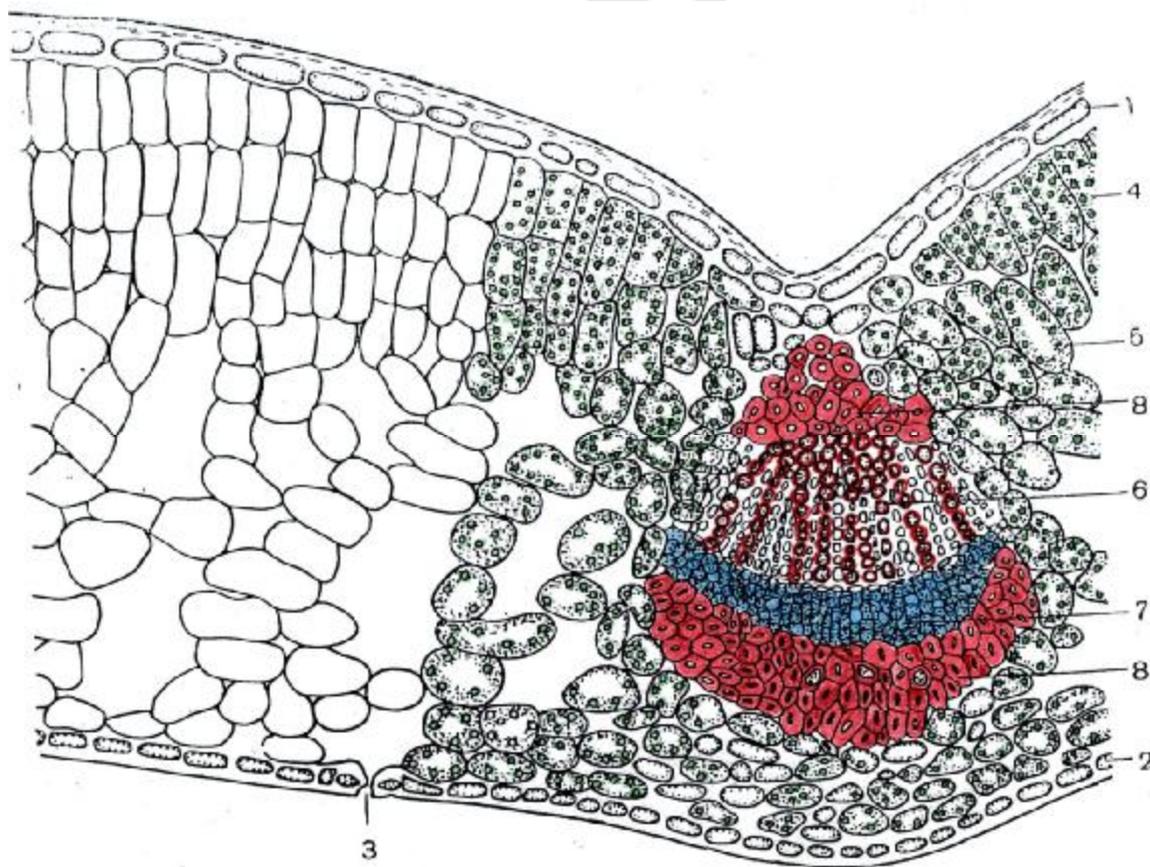


Рисунок 6

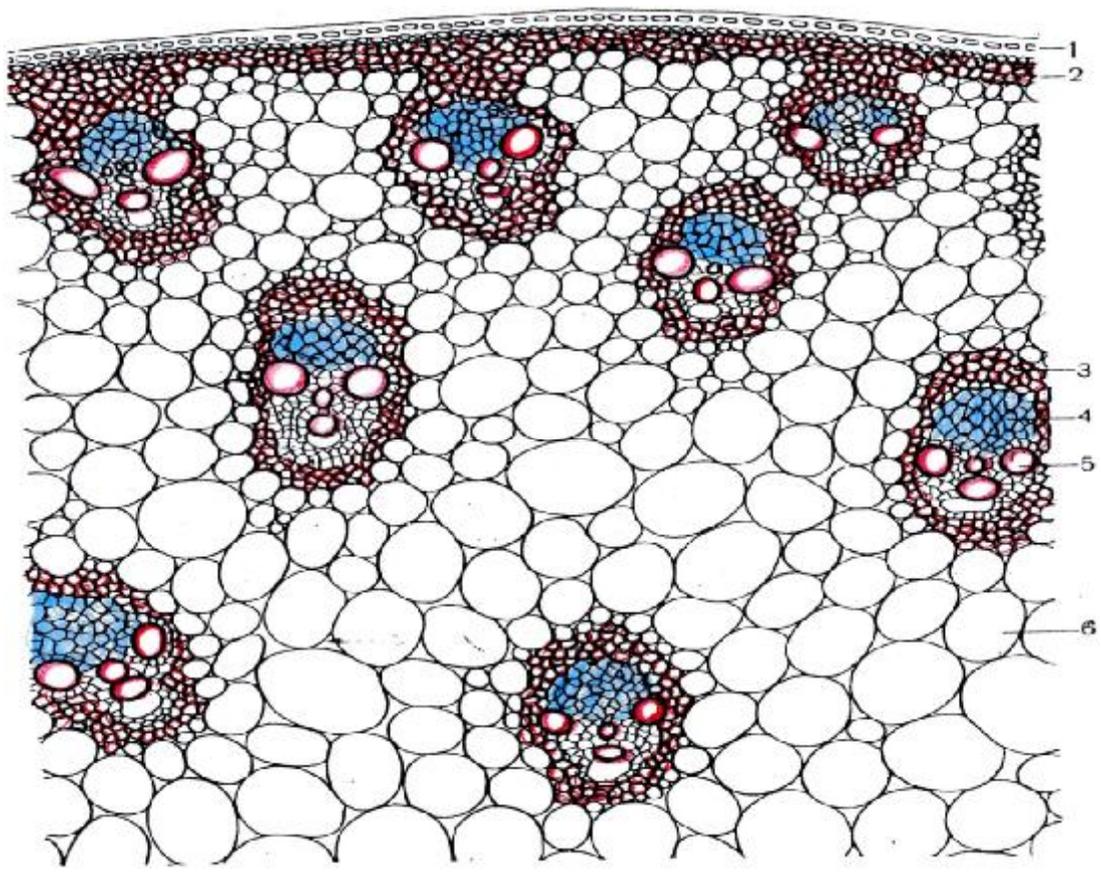


Рисунок 7

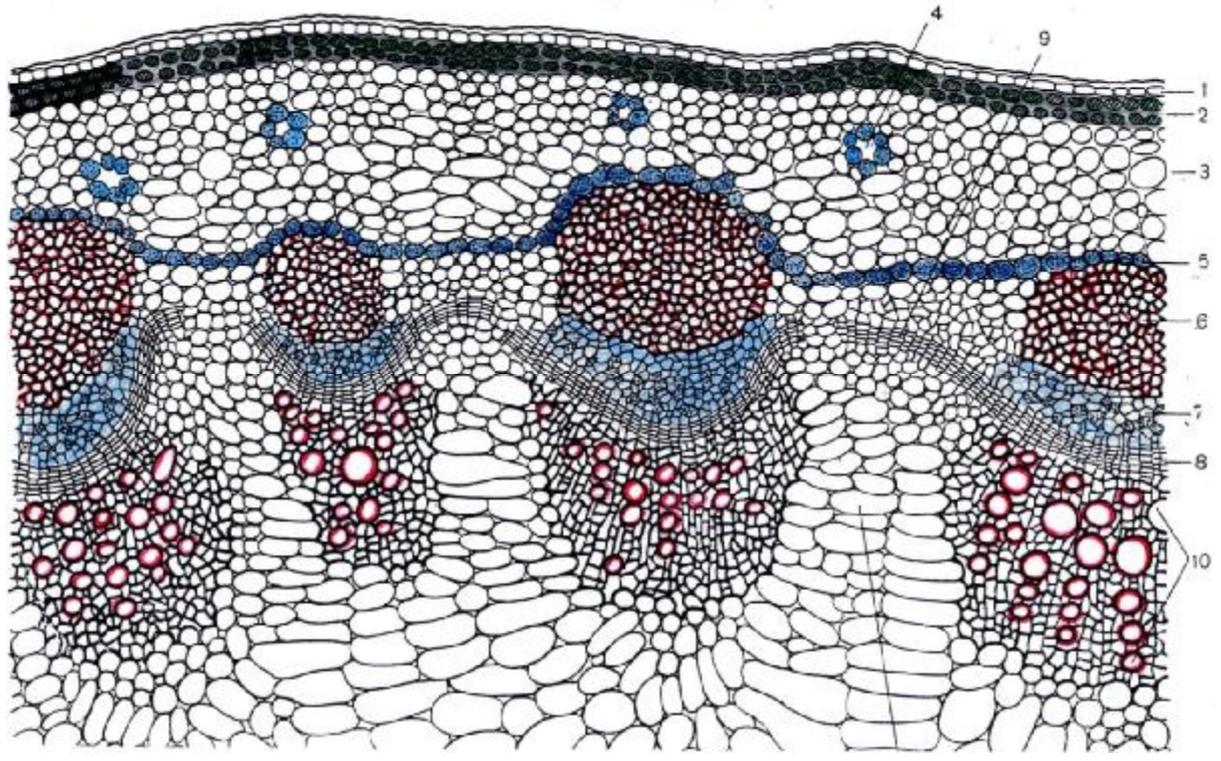


Рисунок 8

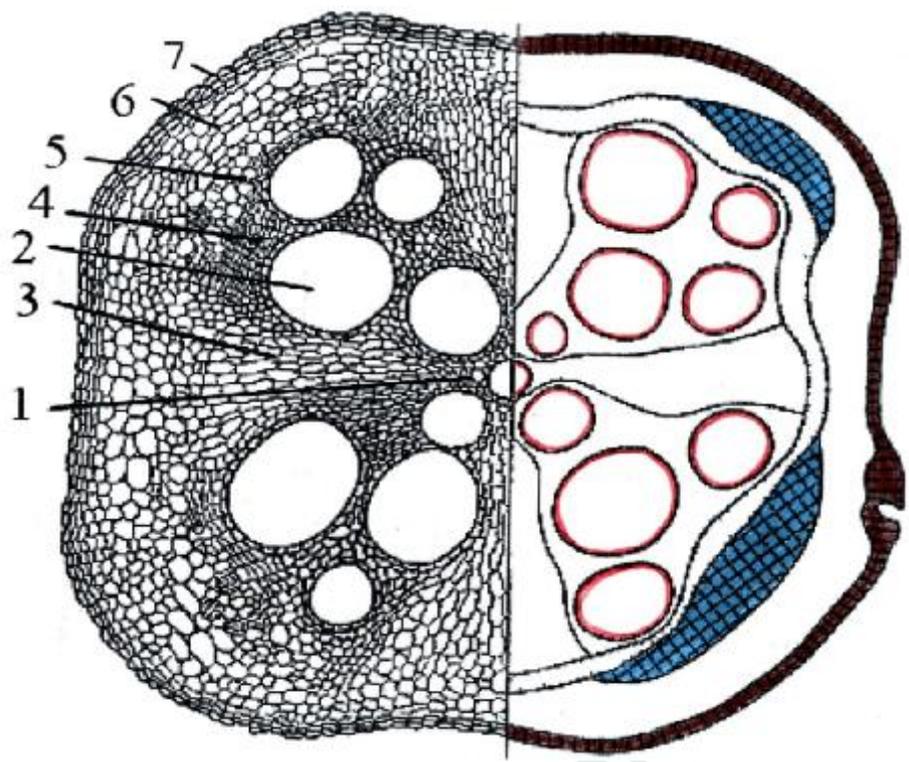


Рисунок 9

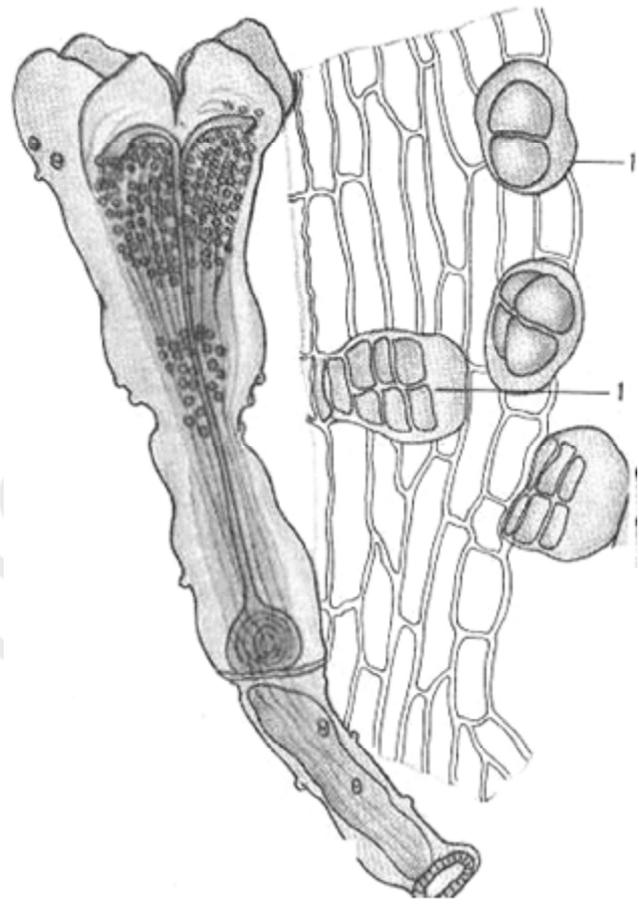


Рисунок 10

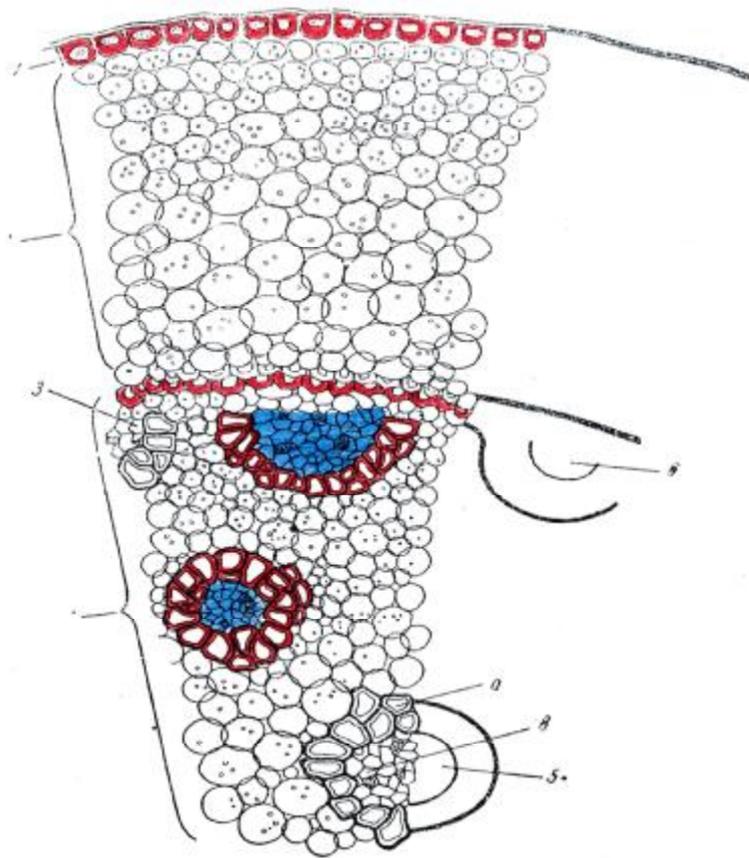


Рисунок 11

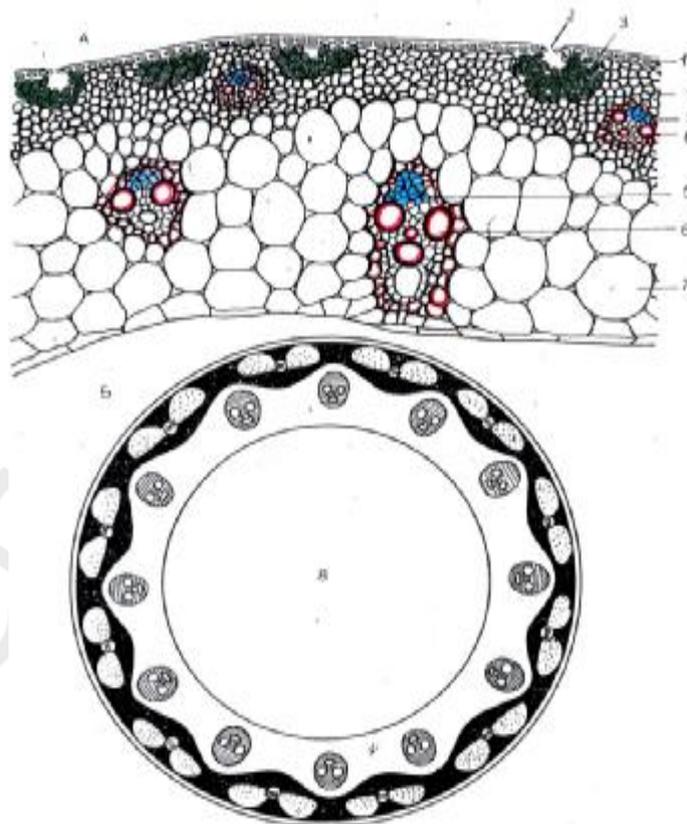


Рисунок 12

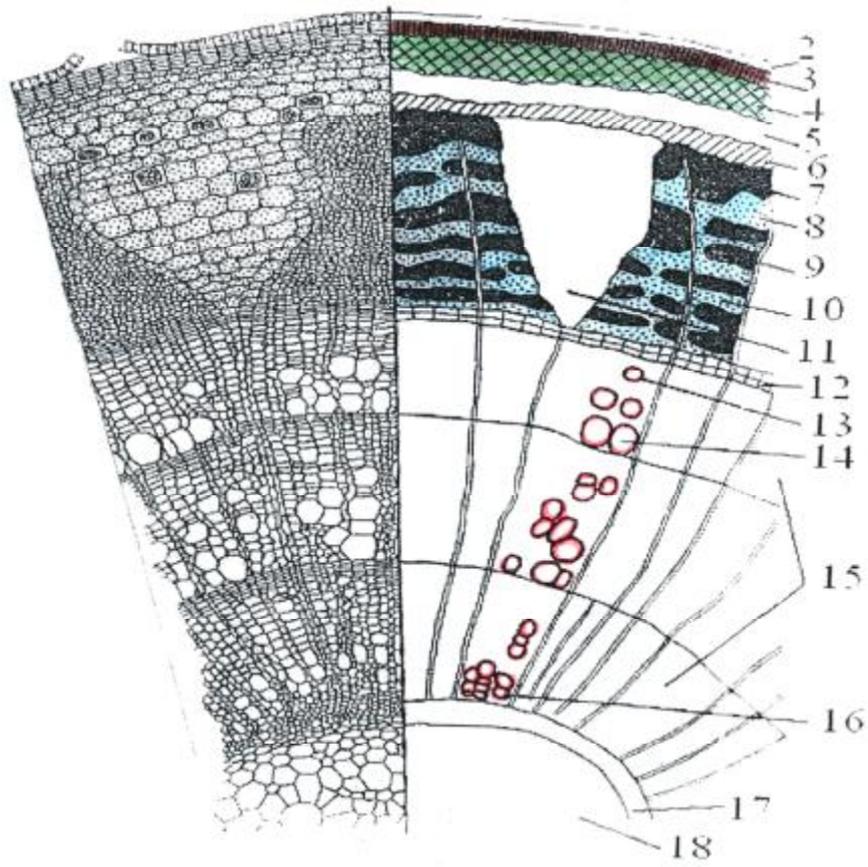


Рисунок 13

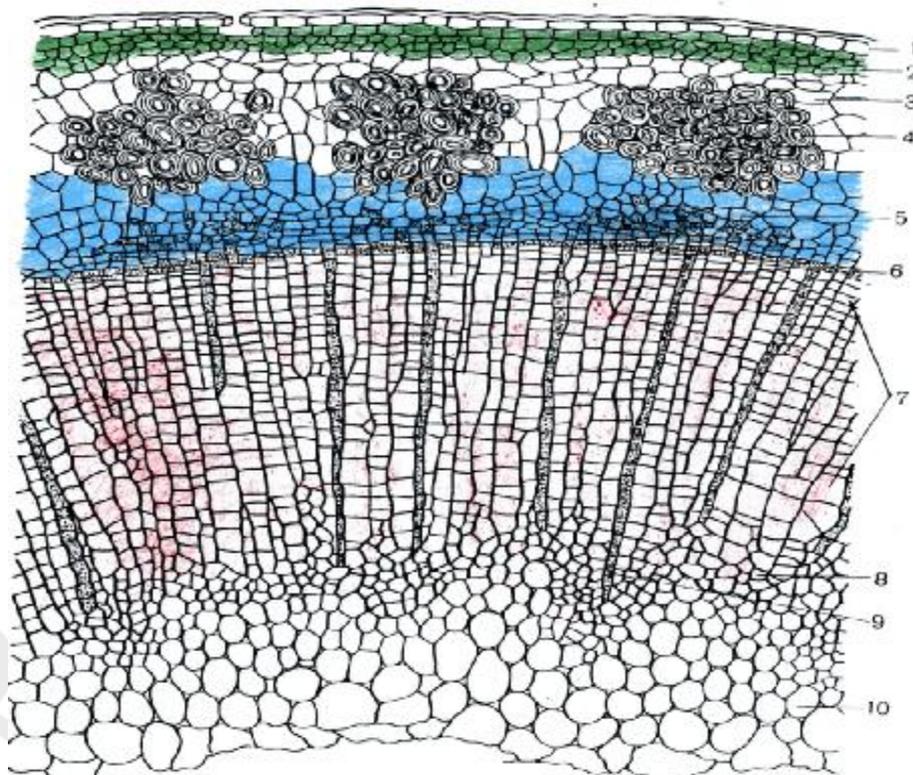


Рисунок 14

## ЛИТЕРАТУРА

### *Основная*

1. Яковлев, Г. П. Ботаника / Г. П. Яковлев, В. А. Челомбитько ; под ред. Р. В. Камелина. СПб : СпецЛит СПФХА, 2003. 647 с.

### *Дополнительная*

2. Блинова, К. Ф. Ботанико-фармакогностический словарь / К. Ф. Блинова, Г. П. Яковлев. М. : Высшая школа, 1990. 274 с.

3. Ботаника, морфология и анатомия растений / А. Е. Васильев [и др.]. М. : Просвещение, 1988. 480 с.

4. Грин, Н. Биология. / Н. Грин, У. Стаут, Д. Тейлор. М. : Мир, 1990. Т. 1–3.

5. Фармацевтическая ботаника / Н. С. Гурина [и др.]. Витебск : ВГМУ, 2003. 230 с.

6. Жизнь растений / под ред. А. Л. Тахтаджяна. М. : Просвещение, 1974–1982. Т. 1–6.

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

## ОГЛАВЛЕНИЕ

Лекция 1. Строение и организация растительной клетки .....	3
Лекция 2. Химические вещества клетки .....	15
Лекция 3. Ткани растений. Образовательные, основные .....	25
Лекция 4. Покровные и выделительные ткани.....	32
Лекция 5. Проводящие и механические ткани. Сосудисто-волокнистые пучки .....	41
Лекция 6. Особенности строения стебля травянистых растений .....	49
Лекция 7. Строение стебля древесных растений и корневищ .....	57
Лекция 8. Особенности строения корня.....	62
Лекция 9. Строение листьев .....	68
Лекция 10. Рост, развитие и размножение растений .....	79
Требования Государственной фармакопеи Республики Беларусь к диагностике лекарственного растительного сырья.....	88
Самоконтроль усвоения темы .....	91
Литература.....	98

Учебное издание

**Гурина** Наталия Сергеевна  
**Кузнецова** Ольга Анатольевна  
**Мушкина** Ольга Владимировна

**ФАРМАЦЕВТИЧЕСКАЯ БОТАНИКА:  
ЦИТОЛОГИЯ, ГИСТОЛОГИЯ  
И АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ**

Курс лекций

Ответственная за выпуск Н. С. Гурина  
Редактор И. В. Дицко  
Компьютерная верстка Н. М. Федорцовой

Подписано в печать 20.06.13. Формат 60×84/16. Бумага писчая «Снегурочка».  
Ризография. Гарнитура «Times».  
Усл. печ. л. 5,81. Уч.-изд. л. 5,4. Тираж 200 экз. Заказ 598.

Издатель и полиграфическое исполнение:  
учреждение образования «Белорусский государственный медицинский университет».  
ЛИ № 02330/0494330 от 16.03.2009.  
Ул. Ленинградская, 6, 220006, Минск.