

От автора

Со времени выхода в свет последнего издания учебника по анатомии и морфологии растений (Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А., Мейер К. И., Раздорский В. Ф., Уранов А. А.), по которому занимаются студенты биологических факультетов университетов, прошло более 30 лет. Естественно, давно уже возникла необходимость создания нового учебного пособия, отражающего современное состояние науки.

Предлагаемая вашему вниманию книга «Морфология и анатомия высших растений» отличается от других аналогичных изданий отсутствием раздела о строении клетки растений как части анатомии растений. Это объясняется тем, что в соответствии с учебными планами в Московском университете им. М. В. Ломоносова и в других университетах страны изучают курс общей цитологии одновременно с ботаникой или немного позднее. Во избежание повторений и изложения строения клетки в кратком варианте в книге опущен этот раздел, однако некоторые вопросы цитологии затронуты в тексте. Подробное описание клеток, составляющих функционально разные ткани, невозможно без анализа их цитологических особенностей.

Университетская программа по ботанике состоит из 2 больших разделов: низшие растения (альгология и микология) и высшие растения.

Курс морфологии и анатомии служит введением к познанию разнообразия высших растений. Он знакомит студентов с общими принципами организации растений, без которых невозможно изучать систематику, рассматривать гипотезы происхождения высших растений, опираясь на сведения, уже полученные студентами из курса альгологии.

В пособии освещены вопросы развития всего растения и его отдельных структур, их преобразования в процессе эволюции, дано представление о растении как целостной структурно-функциональной системе, приспособленной к жизни на суше и адаптированной к экологическим условиям конкретной среды обитания.

В основу книги положен курс лекций, которые я читала в Московском университете в течение многих лет. Это помогло определить расположение материала, несколько отличающегося от общепринятого, и, по возможности, избежать традиционного изложения некоторых важных вопросов структурной ботаники.

Пособие иллюстрировано авторскими и заимствованными из русской и зарубежной литературы рисунками.

Надеюсь, что предлагаемая книга заинтересует студентов и преподавателей, а критические замечания, которые возникнут при знакомстве с ней, будут приняты с благодарностью и учтены в дальнейшем.

За годы работы над этим пособием я постоянно пользовалась консультациями заведующего кафедрой высших растений МГУ, члена-корреспондента РАН Вадима Николаевича Тихомирова, профессора Александра Павловича Меликяна, согласившегося быть ответственным редактором книги, доцента Артемия Николаевича Сладкова. Мне приятно, что в течение многих лет я имела возможность работать вместе с ними и с глубокой благодарностью принимала их советы и замечания, которые всегда были благожелательными и полезными.

Я искренне признательна моим ученикам, а ныне сотрудникам кафедры высших растений МГУ — Майе Владимировне Ниловой и Алексею Ивановичу Рудько, оказавшим мне большую помощь в подготовке книги к печати.

Л. И. Лотова

Введение

«Ботаника есть естественная наука, которая учит познанию растений»*. Такое определение ботаники — необходимое и достаточное — дано выдающимся шведским ученым Карлом Линнеем (1707–1778 гг.). В сферу ботаники входят изучение строения и функций растений, их происхождения, эволюции, классификации, взаимоотношений друг с другом и средой обитания, представления об образуемых растениями сообществах, расселении на Земном шаре, использовании и охране.

Конечно, уже первобытный человек обладал первоначальными знаниями о растениях, необходимых для его существования. Это понятно, поскольку его жизнь зависела от знаний о съедобных, ядовитых, целебных растениях и полезных для скота. Обширнейшими сведениями о растениях, особенно сельскохозяйственных и лекарственных, располагали культуры Индии, Финикии, страны древнего Египта и Месопотамии. Не случайно первый «травник на камне» был создан в знаменитом храме в Карнаке фараоном новой египетской династии Тутмосом III.

Но основы ботаники (от греч. *botanicós* — относящийся к растениям, *botané* — трава, растение) как научной дисциплины были заложены в античное время Теофрастом (371–286 гг. до н. э.) — любимым и выдающимся учеником великого древнегреческого мыслителя Аристотеля (384–322 гг. до н. э.). Титул «отца ботаники» Теофраст заслужил потому, что его интересовали не только применение растений в хозяйстве и медицине, он исследовал строение и физиологические отправления растений, их распространение, влияние на них почвы и климата. Теофрасту принадлежит и первая классификация растений, хотя и весьма наивная с позиций XX века.

В процессе исторического развития в ботанике появились разные методы изучения растений. Чем более расширялись представления о растениях, тем более дифференцировались научные дисциплины, составляющие ботанику как одну из самых разветвленных естественных наук: морфология в широком понимании, палеоботаника, физиология, биохимия растений, систематика, география, экология растений, геоботаника, палиноморфология, изучающая структуру пыльцевых зерен, и т. д. Особое место среди этих дисциплин занимала и занимает морфология (от греч. *morphe* — форма и *logos* — учение).

«Органическая форма — это видимое проявление внутренних связей, характеризующих жизнь на каждом уровне. Она может быть проще всего определена как биологическая организация и представляет собой наиболее важную проблему, с которой сталкиваются изучающие науку о жизни. Форму

* Линней К. Философия ботаники. М.: Наука, 1989. С. 9.

можно назвать не только душой естественной истории, так как она служит мерой эволюционного родства, но и душой всей биологии, так как она является очевидным и легко доступным изучению проявлением основных черт жизни*.

По морфологическим признакам судят о разнообразии растений, они составляют основу их классификации; без знания структуры невозможно изучать жизненные отправления растений, в том числе их способность благодаря фотосинтезу создавать органические вещества и увеличивать содержание в атмосфере кислорода. Поэтому изучение структурных особенностей растений необходимо для развития других ботанических дисциплин.

Дифференциация методов исследования строения растений привела к разделению морфологии на многочисленные специальные дисциплины: морфологию в узком смысле слова (макроморфологию), изучающую внешнее строение растений; эмбриологию, изучающую начальные этапы развития семенных растений от заложения репродуктивных структур, осуществляющих размножение, до образования семени; анатомию, изучающую строение растений на клеточном и тканевом уровнях. Учение о клетке в настоящее время составляет содержание самостоятельной биологической дисциплины — цитологии.

Разнообразие методов, используемых в морфологии растений, позволяет решать следующие проблемы, нередко имеющие общебиологическое значение.

1. Изучение топографических закономерностей в строении растений. Главным методом исследования служит описательный, созданный К. Линнеем. Сейчас этот метод обычно называют сравнительно-морфологическим.

2. Изучение закономерностей формообразования (морфогенеза) в процессе индивидуального развития растения — его онтогенеза. Это требует изучения структурных преобразований растения на всех этапах его развития — от зиготы до естественной смерти. При этом важное значение имеет анализ всех проявлений морфогенеза: особенностей роста, морфологической и анатомической дифференциации тела растения, возникающих в процессе его развития, полярности, симметрии, корреляции. Естественно, глубина изучения этих вопросов зависит от тесных контактов морфологии с другими ботаническими дисциплинами: физиологией, генетикой, биохимией, биологией развития.

С этой проблемой связано и развитие репродуктивной биологии, основу которой составляет изучение всех структур и процессов, приводящих к размножению растений — одному из главных свойств всех живых организмов, обеспечивающему не только увеличение числа особей, но и их расселение. Большой интерес в настоящее время вызывает раздел репродуктивной биологии, непосредственно связанный с накоплением биомассы, —

* Синнот Э. Морфогенез растений. М.: ИЛ, 1963. С. 14–15.

биотехнологией: культурой изолированных клеток и тканей как способа быстрого размножения растений.

3. Изучение морфогенетических трансформаций в течение длительного процесса эволюции. Развитие этого направления — эволюционной морфологии — основано на синтезе данных онтогенетической морфологии и сравнительной морфологии ныне живущих и вымерших растений. Задача эволюционной морфологии — изучение общих закономерностей преобразования структуры растений в процессе эволюции, без знания которых невозможно решение вопросов, связанных с филогенией растений, отражающей не только родственные отношения между разными таксонами, но и основные направления их эволюции. Таксонами (лат. *taxon*, во множественном числе *taxa*) называют любые конкретные систематические группы определенного ранга. Так, таксоном в ранге семейства будет семейство *Ranunculaceae* (лютиковые), в ранге рода — *Ranunculus* L. (лютик), а в ранге вида, например, *Ranunculus repens* L. (лютик ползучий).

О родственных связях прежде всего судят по сходству морфологических признаков. Однако нередко оно может быть не результатом родства, а либо параллельного развития нескольких групп растений от каких-то общих предков, либо следствием конвергенции — появлением сходных особенностей строения под влиянием одинаковых условий существования. Только разностороннее изучение растений и сопоставление данных онтогенетического, сравнительно-морфологического и палеоботанического исследований может восстановить реальный ход их исторического развития, что способствует выявлению родственных связей между таксонами и разработке эволюционной системы растений.

4. Изучение связи между структурой и функцией, между растением и условиями внешней среды.

Взаимодействие структуры и функции составляет основу жизнедеятельности любого организма. Функции без структуры не бывает, структура без функции бессмысленна. Ведь «изучать органы независимо от их отправлений, организмы независимо от их жизни почти так же невозможно, как изучать машину и ее части, не интересуясь их действием»*. Только соединение морфологического и физиологического методов исследования дает представление о растении как целостной структурно-функциональной и весьма динамичной системе, приспособленной к жизни в определенной экологической обстановке и чутко реагирующей на любые изменения внешних условий.

Реакции растений на неблагоприятные факторы среды их обитания проявляются сначала в биохимических и физиологических нарушениях, затем они затрагивают внутриклеточные структуры и, наконец, возникают изменения морфологического характера, заметные невооруженному глазу. Сначала они проявляются у отдельных растений, а впоследствии распространяются

* Тимирязев К. А. Жизнь растений. Избранные сочинения. 1949. Т. III. С. 33.

на все сообщество. Оценка уровня деградации растений под действием антропогенных факторов, прогнозирование возможных изменений растений под влиянием неблагоприятных условий составляют сущность ботанического мониторинга (от лат. и англ. monitor — предупреждающий). Его задача — вовремя сигнализировать обо всех случаях превышения отрицательных нагрузок, вызванных деятельностью человека, и принимать действенные меры для изменения режима эксплуатации растительных ресурсов и охраны растительного покрова как части глобальной проблемы сохранения генофонда и охраны окружающей среды.

Само собой очевидно, что морфология растений как фундаментальная ботаническая дисциплина абсолютно необходима для решения разнообразных практических задач: медицинских, лесохозяйственных, природоохранных и многих других. Перечислить все области применения морфологии растений вряд ли возможно.

Предлагаемый учебник посвящен морфологии высших растений. Прежде, чем перейти к анализу закономерностей их строения и демонстрации присущего им морфологического разнообразия, следует определить, что представляет собой растение как объект изучения, каковы его связи с другими живыми организмами, населяющими нашу планету, и, наконец, какое место в мире растений занимают высшие растения.

Часть I

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ И ИХ АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКАЯ ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ В СВЯЗИ С ЖИЗНЬЮ НА СУШЕ

Глава I

Место высших растений в системе органического мира

I. Прокариоты и эвкариоты

Деление органического мира на царства животных и растений существует с доисторических времен. Важно, что уже в античную эпоху растения были определены как живые существа, обладающие «душой», правда, душой более примитивной, чем у животных и человека.

Современные системы органического мира насчитывают до 20 (!) царств в зависимости от способов питания их представителей, биохимических, цитологических и других особенностей. Пока идет непрекращающаяся дискуссия о числе систем, в качестве рабочего инструмента наиболее удобна система, включающая 4 царства, составляющих 2 надцарства:

1. Надцарство Прокариоты (*Procaryota*).

Царство Дробянки (*Mychota*).

2. Надцарство Эвкариоты (*Eucaryota*).

Царство Животные (*Animalia*).

Царство Растения (*Vegetabilia*).

Царство Грибы (*Fungi, Mycota*).

Различия между про- и эвкариотами основаны на особенностях строения их клеток, образование которых в эволюции органического мира определили 3 важнейших условия.

1. Появление белков, обеспечивающих обмен веществ.

2. Появление генетического кода, определившего строгую последовательность аминокислот в структурных белках и белках-ферментах; эту

функцию выполняют нуклеиновые кислоты, благодаря которым достигается непрерывность и стабильность в ряду клеточных поколений.

3. Появление способа систематического извлечения энергии из окружающей среды.

Прокариоты (от лат. *pro* — перед, раньше и греч. *карион* — ядро), появившиеся, по-видимому, 3,5 млрд лет назад, называют доядерными, или предядерными организмами. Это бактерии и цианобактерии (цианеи) (рис. 1, 2), у которых нет оформленного ядра, но в центре клетки есть зона с высокой концентрацией ДНК — так называемый *нуклеоид*. Носитель генетической информации — *генофор* — представляет собой кольцевую молекулу ДНК, закрепленную на плазматической мембране — *плазмалемме*. Клетки делятся перетяжками или с помощью перегородок.

Эвкариотическая (от греч. *эй* — хорошо, полностью и *карион* — ядро) клетка появилась значительно позднее прокариотической — около 1 млрд лет назад. Главная ее особенность — наличие морфологически выраженного ядра (рис. 3), имеющего оболочку, состоящую из 2 липопротеидных мембран.

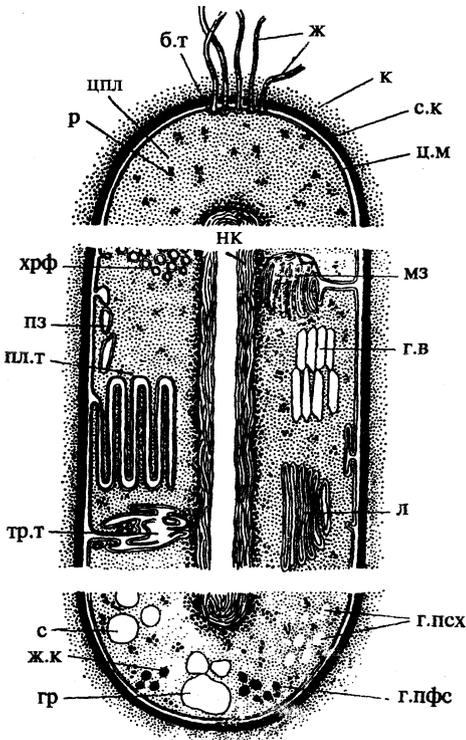


Рис. 1. Схема строения бактериальной клетки.

Обозначения: б.т — базальное тельце, г.в — газовые вакуоли, г.п.сх — гранулы полисахарида, г.п.фс — гранулы полифосфата, г.р — гранулы, ж — жгутики, ж.к — жировые капли, к — капсула, л — ламеллы, м.з — мезосома, н.к — нуклеоид, п.з — пузырьки, п.л.т — пластинчатые тилакоиды, р — рибосомы, с — отложения серы, с.к — стенка клетки, т.р.т — трубчатые тилакоиды, х.р.ф — хроматофоры, ц.м — цитоплазматическая мембрана, ц.п.л — цитоплазма

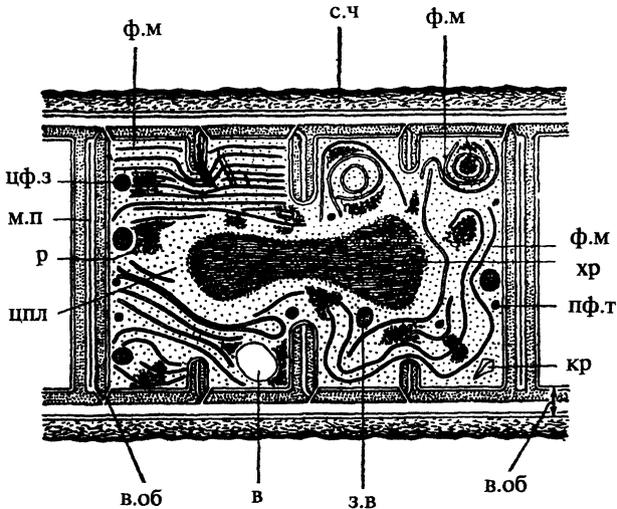


Рис. 2. Схема строения цианобактерии.

Обозначения: в — вакуоли, в.об — вторичная оболочка, з.в — отложения запасных веществ, кр — кристалл, м.п — межклеточная пластинка, пф.т — полифосфатное тельце, р — рибосомы, с.ч — слизистый чехол, ф.м — фотосинтезирующие мембраны, хр — хроматин, цпл — цитоплазма, цф.з — цианофитиновые зёрна

Через находящиеся в оболочке поры осуществляется связь содержимого ядра с цитоплазмой. Носителями генетической информации служат *хромосомы*, возникшие вследствие соединения ДНК с особыми белками — гистонами, отсутствующими у прокариот. Число хромосом, их форма и размеры — специфические признаки каждого организма, его *кариотип*.

Образование ядра в эволюции органического мира имело огромное значение.

1. Реализуя заключенную в хромосомах генетическую информацию, оно контролирует происходящие в клетке жизненные процессы и прямо или косвенно участвует в образовании некоторых клеточных органелл.

2. С наличием хромосом связано появление непрямого деления ядра (*митоза*), обеспечивающего равномерное распределение хромосом между ядрами двух образующихся клеток и, как следствие этого, — генетическую идентичность поколений клеток.

3. Объединение в ядре одной клетки наборов хромосом, принадлежащих двум разным организмам, происходящее при половом процессе, привело к появлению его альтернативы — редукционного деления ядра — *мейоза*, сопровождающегося рекомбинацией генов, что способствует образованию более жизнестойких организмов.

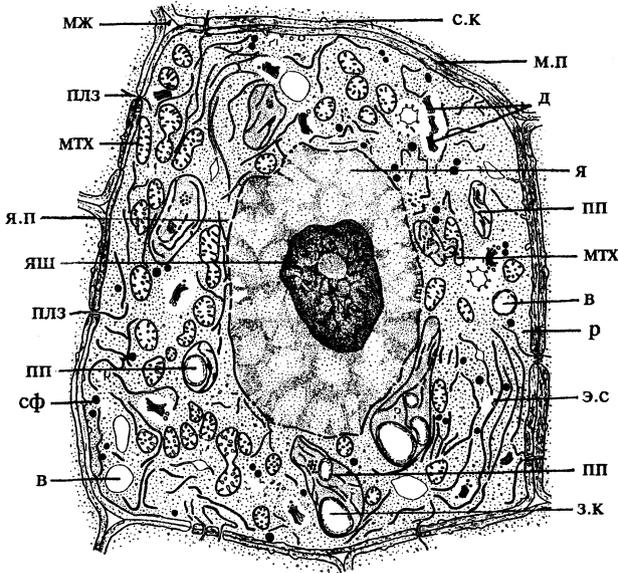


Рис. 3. Схема строения молодой эвкариотической клетки.

Обозначения: в — вакуоли, д — диктиосомы, з.к — зерно крахмала, мж — межклетник, м.п — межклеточная пластинка, мтх — митохондрии, плз — плазмодесмы, пп — пропластиды, р — рибосомы, с.к — стенка клетки, сф — сферосома, э.с — эндоплазматическая сеть, я — ядро, я.п — пора в ядерной оболочке, яш — ядрышко

4. Клетку с одним набором хромосом называют гаплоидной, а имеющую два набора — диплоидной. Встречаются и полиплоидные клетки, число хромосом в которых в 2 и более раз превышает число хромосом диплоидной клетки. Митоз происходит в клетках всех типов, мейоз — только в специализированных клетках, участвующих в процессе репродукции. Число хромосом в этих клетках всегда четное.

5. Усложнение генетического аппарата сопровождалось и дифференциацией протопласта эвкариотической клетки, в которой, по сравнению с клеткой прокариотической, значительно увеличилось число функционально разных органелл, среди которых важнейшее значение имеют органеллы, составляющие энергетическую систему клетки: *митохондрии*, обеспечивающие клетку энергией, и осуществляющие фотосинтез *пластиды*, характерные только для растений.

Особенности прокариот и эвкариот демонстрирует табл. 1.

Глава 1. Место высших растений в системе органического мира

13

Таблица 1

Основные особенности прокариот и эвкариот

Признаки	Прокариоты	Эвкариоты
Размеры клеток	1–10 мкм	10–100 мкм и более
Общие особенности организмов	Одноклеточные, колониальные, нитчатые, подвижные, неподвижные	Одноклеточные, колониальные (подвижные и неподвижные), нитчатые, многоклеточные со сложным расчленением тела
Наличие ядра	Оформленного ядра нет. Генофор в виде кольцевой молекулы ДНК	Ядро морфологически хорошо выражено, имеет оболочку из 2 липопротеидных мембран. Вследствие соединения ДНК с гистонами образуются хромосомы
Деление клеток	Перегородками или перегородками	Делению клетки всегда предшествует деление ядра. Перегородки развиваются центростремительно или центробежно
Плоидность	Гаплоидные организмы, типичного полового процесса нет	Гаплоидные и диплоидные организмы. Наличие полового процесса и редукционного деления ядра определяют чередование в цикле развития гаплоидной и диплоидной фаз
Дифференциация протопластов	Клетка имеет плазмалемму и немногочисленные свободные мембраны, мезосомы, рибосомы, газовые вакуоли, разные гранулы	Клетка имеет органеллы с двумембранными (ядро, митохондрии, пластиды) и одномембранными оболочками (эндоплазматическая сеть, аппарат Гольджи, вакуоли, лизосомы, сферосомы, микротельца), рибосомы, плазмалемму
Наличие межклеточных связей	Межклеточных связей нет	Клетки связаны контактами разных типов, у растений — плазмодесмами
Отношение к кислороду	Анаэробные и аэробные организмы	Только аэробные организмы
Способы питания	Гетеротрофные и автотрофные (хемо- и фотосинтезирующие) организмы	Гетеротрофные и автотрофные (фотосинтезирующие) организмы

Продолжение таблицы 1

Признаки	Прокариоты	Эвкариоты
Пигменты фотосинтеза	Бактериофилл, бактериокаротин, хлорофилл А, каротин, фикоциан, фикоэритрин	Хлорофилл А, В, С, D, каротин, ксантофилл, разные добавочные пигменты
Оболочка клетки	Оболочка состоит из гликопептида муреина	Оболочки нет или она состоит из полисахаридов: целлюлозы, гемицеллюлозы, пектиновых веществ и др.

2. Растения и животные, их сходство и различия

Высокоорганизованные растения и животные настолько сильно различаются морфологически, что сама постановка вопроса о сходстве и различиях этих организмов, на первый взгляд, кажется странной. Однако, если мы имеем дело с организмами, стоящими на низких уровнях эволюционного развития, то определение их принадлежности к царству животных или царству растений подчас затруднительно. Коралловые полипы и пресноводные губки внешне больше похожи на растения, чем на животных, а среди одноклеточных водорослей немало организмов, напоминающих простейших животных. Сходство с животными обнаруживается в строении и поведении специализированных клеток — зооспор, обеспечивающих размножение ряда растений. И все же растения обладают рядом признаков, хорошо отличающих их от представителей животного мира.

1. Из цитологических особенностей важное значение имеет наличие у растений твердой углеводной *оболочки* — продукта жизнедеятельности протопласта. Между оболочками соседних клеток находится так называемая клеточная, или межклеточная пластинка, состоящая из цементирующих клетки пектиновых веществ.

Клетки животных, как правило, не имеют оболочек, их поверхностные мембраны — плазмалеммы — непосредственно контактируют с другими клетками или с внешней средой. Однако различия между растениями и животными по этому признаку не абсолютны, так как некоторые клетки животных имеют образования, аналогичные клеточным оболочкам растений.

Внутренний слой плазмалеммы состоит из белков, а наружный — практически у всех клеток животных представлен гликокаликсом — гидрофильным слоем, состоящим из полисахаридов, связанных с белками. Он играет роль соединительного слоя между плазмалеммами соседних клеток и аналогичен клеточной пластинке растений. Гликокаликс иногда развит настолько сильно, что образует вокруг плазмалеммы волокнистый чехол, имитирующий оболочку растительной клетки. Примером таких клеток могут

Глава 1. Место высших растений в системе органического мира

15

служить клетки эпителия кишечника. С другой стороны, не все клетки растений имеют оболочки. Зооспоры некоторых водорослей в процессе развития их теряют.

2. Существование любых организмов невозможно без поступления в них питательных веществ. Если животные могут активно заглатывать пищу, то растения получают многие вещества, прежде всего минеральные, только в виде водных растворов, беспрепятственно проходящих через оболочки. Плазмалемма, обладающая избирательной проницаемостью, часть растворенных веществ задерживает, остальные проходят внутрь клетки. Естественно, чем больше поверхность поглощения веществ, тем лучше питание растений. Увеличение площади питания достигается не только увеличением общих размеров растения, а, главным образом, их сильным расчленением.

3. Растениям свойственна способность к неограниченному или очень продолжительному *верхушечному* росту, приводящему к нарастанию одних частей на другие. Эту повторяемость однородных участков вдоль продольной оси называют *метамерией* (от греч. *meta* — после и *meros* — часть, доля). Многочисленные метамеры (или фитомеры) образуют у растений линейные или сильно разветвленные системы, определяющие специфичность их внешнего вида, но метамерия хорошо выражена только у высокоорганизованных растений.

Метамерия свойственна и животным, у которых она обусловлена разными причинами и возникает разными способами. У ленточных червей, например, она способствует их адаптации к эндопаразитизму и увеличению эффективности размножения, так как каждый членик тела имеет половые органы. У высших животных она может быть связана с упорядочением внутренней организации, интенсификацией присущих им функций или совершенствованием механизмов движения, например, перистальтические движения кишечника способствуют волнообразным изгибам тела при ползании и плавании.

4. Необходимость поглощения минеральных веществ требует закрепления растений на определенном месте, то есть их неподвижности. Конечно, из этого правила есть исключения. Среди зеленых водорослей много подвижных форм, их движения осуществляются с помощью жгутиков; подвижны зооспоры, гаметы, главным образом, мужские. Среди водных растений много плавающих форм, которые пассивно перемещаются течением воды. Рост подземных или стелющихся по земле длинных побегов, способствующий освоению растениями новых территорий, можно рассматривать как проявление активного движения.

В то же время среди животных встречаются организмы, ведущие прикрепленный к субстрату образ жизни, — например, гидра, полипы, губки.

Растениям свойственны также медленные движения, вызываемые разными раздражителями, — тропизмы, настии, нутации. По своей природе они существенно отличаются от движений животных, обусловленных

мышечными сокращениями, регулируемые нервной системой и сопровождаемые потреблением энергии, поставщиком которой служит АТФ.

Тропизмы (от греч. *trópos* — поворот, направление) проявляются в изменении ориентации органов растений в ответ на одностороннее действие факторов внешней среды: света (фототропизм), влажности (гидротропизм), химических раздражителей (хемотропизм), сил гравитации (геотропизм) и т. п. Считают, что под влиянием этих факторов в тканях растений возникает электрофизиологическая поляризация, и появляющаяся разность потенциалов обуславливает перемещение в определенном направлении ауксина — гормона, активизирующего рост.

Тропизмы широко распространены в природе. Так, корни большинства растений растут по направлению к наиболее влажным почвенным горизонтам; листья растений, выращиваемых на подоконниках, всегда обращены к свету; раскрытые корзинки подсолнечника медленно поворачиваются вслед за солнцем (гелиотропизм).

Настии (от греч. *pastós* — уплотненный) — более быстрые движения, чем тропизмы, вызываемые диффузно действующими факторами: сменой температуры, изменением влажности, освещенности. Они свойственны доразвитым органам и определяются разными темпами роста их верхней и нижней сторон, а также тургорными явлениями.

С настиями связаны суточные ритмы открывания и закрывания цветков и соцветий. Так, корзинки козлобородника, открытые рано утром, обычно к 10–11 часам закрываются; цветки белой кувшинки открыты только днем. Это вызвано изменениями температуры и влажности в течение суток.

У широко распространенной в хвойных лесах кислицы тройчатые листья расположены в горизонтальной плоскости только на рассеянном свете, но если на них попадают солнечные лучи, они быстро складываются «зонтком». У мимозы стыдливой даже при легком прикосновении складываются листочки и поникают черешочки сложных перистых листьев.

Настии обеспечивают не только защиту органов, как видно из этих примеров, они могут иметь и важное адаптивное значение. Открывание цветков табака вечером связано с их опылением ночными насекомыми. У насекомоядного растения росянки настические движения волосков листовой пластинки, на которой находится насекомое, способствуют добыванию азотистой пищи.

Нутации (от лат. *nutatio* — колебание, качание) — круговые или колебательные движения органов растений. Круговые нутации происходят вследствие упорядоченных, идущих по кругу, местных ускорений роста клеток в зоне растяжения, стимулируемых, по-видимому, гормонами. Нутации хорошо выражены у вьющихся побегов и усиков цепляющихся растений. У прекративших рост листьев и прилистников нутации происходят в результате последовательных изменений тургора в клетках листовых сочленений.

Из изложенного ясно, что ни один из описанных типов медленных движений растений не имеет ничего общего с движениями животных. Все

Глава 1. Место высших растений в системе органического мира

17

эти движения связаны с процессами роста и осмотическими явлениями. Обеспечивая оптимальную ориентацию органов, они способствуют наиболее эффективному использованию растениями факторов питания и осуществляя их защиту от неблагоприятных внешних воздействий.

5. С прикрепленным образом жизни связаны и особенности расселения растений, создающие возможность расширения ареала вида. Для этого служат *диаспоры* (от греч. *diásporá* — рассеивание, разбрасывание) — части разной морфологической природы, естественным путем отделившиеся от растения. Диаспоры могут быть вегетативными (клубни, корневища, луковички, выводковые почки) и генеративными: споры, семена, плоды. Попадая в благоприятные условия, диаспоры дают начало новым растениям.

В отличие от растений животные расселяются по достижении определенного возраста, хотя есть и исключения. Например, расселение гидроидных полипов, ведущих прикрепленный образ жизни, осуществляется на стадии личинок.

6. Самое главное отличие растений от животных — их *автотрофность*: способность в результате фотосинтеза создавать органические вещества из углекислого газа и воды. Для осуществления фотосинтеза необходим пигмент — хлорофилл, который содержат хлорофилловые зерна — *хлоропласты*. Наличие пластид гораздо больше, чем наличие оболочек, определяет уникальность строения растительной клетки.

Растения — единственный на нашей планете источник синтеза органических веществ, потребляемых *гетеротрофными* организмами. Но не все растения способны к фотосинтезу. Растения-паразиты — повилика, заразиха, Петров крест, раффлезия и др. питаются за счет растения-хозяина, а растения-*сапротрофы*, например, гнездовка, — используют для питания вещества, образующиеся при разложении мертвых остатков растений и других организмов. Следовательно, они, как и животные, гетеротрофы, хлорофилла у них нет.

Наряду с синтезирующими клетками в растениях много и гетеротрофных клеток, в которые поступают уже готовые органические вещества. Эти клетки сосредоточены в глубоких слоях корней и стеблей. Из пластид они содержат бесцветные пластиды — *лейкопласты* (от греч. *leucos* — белый), служащие для депонирования запасных веществ.

При сравнении растений и животных по способу питания главное внимание должно быть уделено не гетеротрофности, широко распространенной в природе, а автотрофности, свойственной исключительно растениям. «Жизнь растения представляет собой постоянное превращение энергии солнечного луча в химические напряжения; жизнь животного, наоборот, представляет превращение химического напряжения в теплоту и движение. В одном заводится пружина, которая спускается в другом»*.

* Тимирязев К. А. Избранные сочинения. 1949. Т. I. С. 185.

3. Растения и грибы, их сходства и различия

Раньше биологи относили грибы вместе с бактериями, водорослями и лишайниками в сборную группу низших растений. В настоящее время, как уже было отмечено, бактерии составляют отдельное царство прокариот.

Вегетативное тело гриба, называемое грибницей или *мицелием* (от греч. *mykēs* — гриб), состоит из тонких ветвящихся нитей, которые у одних грибов многоклеточные, у других — одноклеточные. Клетки грибов чаще всего многоядерные; в клеточном мицелии перегородки между клетками (септы) закладываются в виде кольцевых диафрагм и развиваются центростремительно, оставляя в середине каждой септы сквозное отверстие — *пору*. У некоторых грибов гифы, переплетаясь, образуют *плектенхиму* (от греч. *plektós* — сплетенный и *énchyma* — напоминающее, налитое) — ложную ткань, клетки которой, в отличие от клеток настоящих тканей, возникают вследствие деления гиф, как правило, только поперек направления их роста. Из плектенхимы состоят так называемые плодовые тела грибов, на которых развиваются органы, продуцирующие споры.

Наряду с этими специфическими особенностями грибы имеют признаки сходства и с животными, и с растениями.

С животными их объединяет прежде всего гетеротрофность, грибы играют огромную роль в разложении отмерших органических остатков. Как и у животных, один из продуктов обмена веществ у грибов — мочевины, а основное вещество запаса — гликоген, а не крахмал, как у растений.

Сходство с растениями состоит в наличии у грибов углеводной оболочки, однако ее скелетные компоненты чаще всего представлены не целлюлозой, а хитином.

Вегетативное тело гриба, как и растение, неподвижно, только специализированные клетки — зооспоры и гаметы — движутся с помощью жгутиков. Грибы способны к неограниченному росту и ветвлению, что приводит к увеличению общей поверхности. Это очень важно, так как питание грибов, как и растений, происходит путем абсорбции веществ.

Глава 2

Высшие растения и водоросли. Гипотезы происхождения высших растений

1. Типы структурной организации водорослей и высших растений

В повседневной жизни слово «водоросль» нередко употребляют по отношению ко всем растениям, обитающим в воде, в том числе рдесту, элодее, пузырчатке и др. Это неправильно. На самом деле, водоросли представляют собой низшие хлорофиллоносные растения, тела которых не расчленены на вегетативные органы, как высшие растения, водоросли живут и в пресной, и в морской воде, но среди них встречаются и наземные формы.

Происхождение высших растений безусловно связано с водорослями (других фототрофных организмов среди эукариот нет), но только путем тщательного морфолого-биологического анализа тех и других можно попытаться выявить конкретную группу водорослей, которая дала начало предкам высших растений. При этом необходимо иметь в виду, что высшие растения произошли не от ныне живущих водорослей, а от древних, вымерших организмов, сходных по некоторым показателям с современными формами

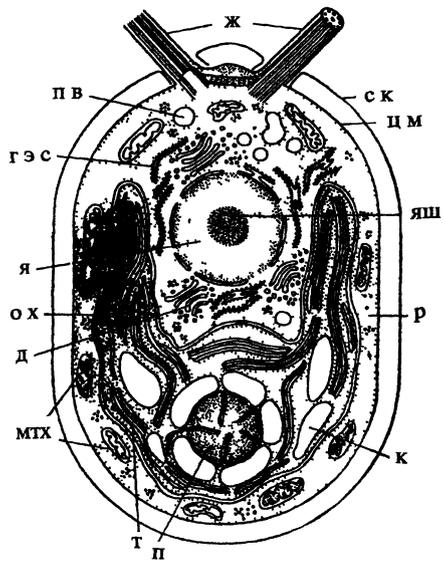


Рис. 4. Схема строения хламидомонады
Обозначения г э с — гранулярная эндоплазматическая сеть, д — диктиосома, ж — жгутики, к — крахмальное зерно, мтх — митохондрия, о х — оболочка хроматофора, п — пиреноид, п в — пульсирующая вакуоль, р — рибосомы, с к — стенка клетки, т — тилакоиды, ц м — цитоплазматическая мембрана, я — ядро, я ш — ядрышко

Из всех признаков, характеризующих таксоны любых рангов, важное значение имеют структурная организация растений и особенности их размножения.

Среди водорослей есть *одно-клеточные*, свободно живущие организмы, пассивно перемещающиеся током воды (хлорелла) или активно передвигающиеся в ней с помощью жгутиков (хламидомонада) (рис. 4). Благодаря сложной дифференциации клетки, эти водоросли выполняют все присущие любому организму функции. Водоросли *ценобиального строения* (рис. 5 А–В) представляют собой окруженные слизистым чехлом скопления фиксированного числа одноклеточных водорослей. по строению сходных с хламидомонадой. Таковы гониум, пандорина, эвдорина. В пределах ценобия клетки автономны, их синхронные деления приводят к образованию новых ценобиев, состоящих из того же числа клеток, что и исходная водоросль. Более высокую ступень организации имеют *колонии* вольвокса (рис. 5 Г), клетки которых дифференцированы на соматические и генеративные, обеспечивающие размножение — образование новых колоний. Физиологическая связь между клетками осуществляется с помощью тяжей цитоплазмы — *плазмодесм*. Это позволяет рассматривать вольвокс как совокупность — континуум (от лат. continuum — непрерывный слой) протопластов составляющих его клеток, что характерно для типичных многоклеточных организмов.

У всех растений поглощение веществ, используемых для питания, осуществляется всей поверхностью тела, поэтому очень важно создание наиболее рационального соотношения между объемом тела и его поверхностью.

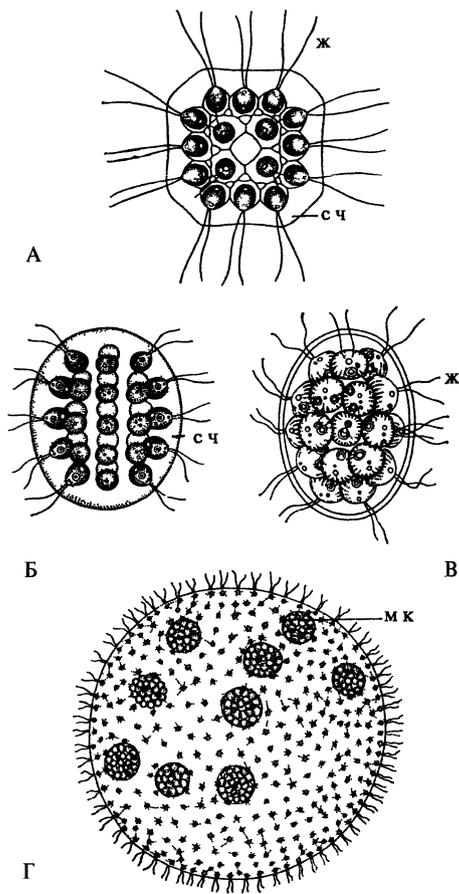


Рис. 5. Ценобиальные (А–В) и колониальная (Г) формы водорослей А — гониум, Б — эвдорина, В — пандорина, Г — вольвокс
Обозначения ж — жгутики, м к — молодая колония, с ч — слизистый чехол

При увеличении диаметра шаровидного тела вдвое, его поверхность увеличивается в квадратической, а объем — в кубической зависимостях. Значительное равномерное увеличение размеров водоросли может привести к неблагоприятным последствиям, если поверхность окажется недостаточной для питания организма. Учитывая это, вряд ли можно связать происхождение высших растений с колониальными водорослями типа вольвокса.

Увеличение поверхности при сохранении небольшого объема проще всего достигается путем уплотнения организма. Таковы *нитчатые* водоросли, например, улотрикс (рис. 6 А). Его нить состоит из функционально одинаковых клеток за исключением нижней, ризоидальной, прикрепляющей водоросль к субстрату. На увеличении размеров поверхности положительно сказывается ветвление водорослей (рис. 6 Б, В).

Заслуживает внимания строение хары (рис. 7 А, Б), от длинной (до 20–30 см) стеблевидной части которой отходят мутовки коротких веточек и ризоиды. Таким образом, главная ось разделена на «узлы» и «междоузлия», напоминая этим хвощи. Рост главной оси осуществляется делением в горизонтальной плоскости куполообразной верхушечной клетки.

Своеобразное морфологическое расчленение и сложную анатомическую дифференциацию имеют некоторые бурые водоросли, в частности ламинария. Ее тело состоит из листовидного ассимилятора, «ствола» и ризоидов. В «стволе» различают мелкоклеточную наружную, крупноклеточную внутреннюю зоны коры и сердцевину из переплетенных нитей и длинных клеток. У дурвиллеи (рис. 8) ассимиляторы ветвятся.

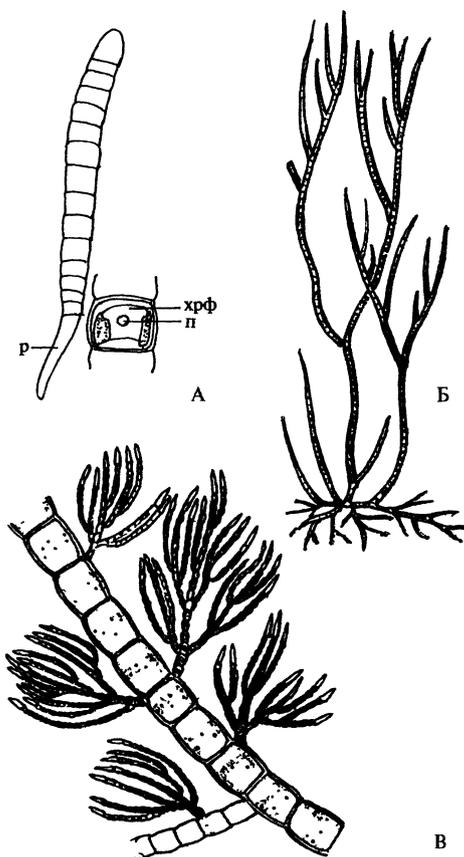


Рис. 6. Нитчатые зеленые водоросли: А — улотрикс; Б — стигеоклонийум; В — драпарналидия.

Обозначения: п — пиреноид, р — ризоидальная клетка, хрф — хроматофор

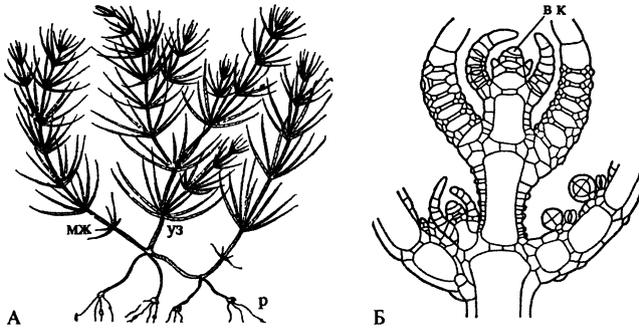


Рис. 7. Общий вид (А) и клеточное строение хары (Б).
 Обозначения: в.к — верхушечная клетка, мж — «междоузлие»,
 р — ризоиды, уз — «узел»



Рис. 8. Общий вид бурой водоросли дурвиллеи.
 Обозначения: асс — ассимиляторы, ст — «ствол»

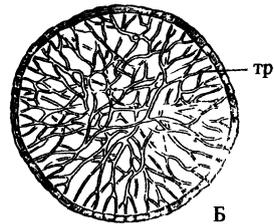
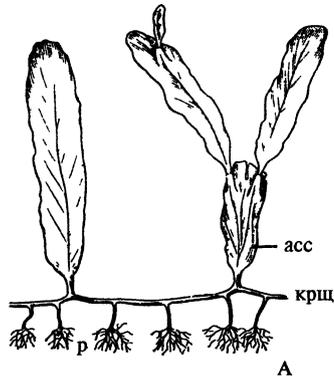


Рис. 9. Общий вид (А) и поперечный разрез корневищеподобной части таллома (Б) каулерпы.

Обозначения: асс — ассимиляторы, крщ — корневищеподобная часть таллома, р — ризоиды, тр — трабекулы

Морфологически с ламинарией сходна каулерпа (рис. 9 А), имеющая стеблевидную часть длиной до 60 см, вниз от нее отходят многочисленные ризоиды, а вверх — листовидные ассимиляторы. Эта водоросль представляет собой гигантскую многоядерную клетку — *ценоцит* (от греч. *kainos* — новый и *kyton* — клетка). Ядра вместе с хроматофорами и запасными пластидами находятся в постенном слое цитоплазмы. От внутренней части оболочки в полость клетки отходят цилиндрические выросты — трабекулы в виде целлюлозных балок, пересекающих полость клетки в разных направлениях (рис. 9 Б). Они не только увеличивают внутреннюю поверхность клетки, но и обуславливают механическую прочность растения.

Таким образом, тенденция к образованию «*листочестебельных*» форм у водорослей проявляется в разных типах строения: у растений неклеточной организации (ценоцитов) и у многоклеточных растений, у которых усложнение внешнего строения коррелирует с некоторой внутренней дифференциацией.

Такой тип структурной организации биологически целесообразен, так как разные части растения осуществляют разные функции: ризоиды служат для прикрепления растения к субстрату, ассимиляторы ответственны за органическое питание.

Тело высшего растения расчленено на 3 вегетативных органа: *корень*, не только укрепляющий растение в почве, но и доставляющий ему воду с растворенными в ней минеральными веществами; *лист*, создающий органические соединения в процессе фотосинтеза; *стебель*, служащий посредником между этими органами в транспорте продуктов питания. Это расчленение происходит на основе многоклеточности и анатомической дифференциации. Ценоциты у высших растений сохранились только в качестве специализированных внутренних структур (например, неклеточные млечники).

Все листостебельные растения относят к морфологической группе *Cortophyta* (от греч. *korpus* — пень, ствол и *phyton* — растение). У некоторых растений корней нет. Листостебельные мхи, например, кукушкин лен, фунария — первично бескорневые, для поглощения воды у них служат ризоиды. Есть и вторично бескорневые растения, в частности пузырчатка, живущая в верхних слоях воды и не прикрепленная ко дну водоема.

Не все высшие растения расчленены на вегетативные органы. Печеночники из отдела моховидных представляют собой стелющиеся по земле и прикрепленные к ней ризоидами зеленые обычно ветвящиеся пластинки. Такую форму тела называют слоевищем, или *талломом* (см. рис. 203). Эти растения составляют морфологическую группу *Thallophyta* (от греч. *thallós* — молодая ветка, росток и *phyton*).

Таким образом, по числу типов структурной организации высшие растения уступают водорослям.

2. Особенности размножения водорослей и высших растений

Среди водорослей и высших растений есть и гаплоидные, и диплоидные организмы, но на определенных этапах их жизненных циклов всегда происходит смена ядерных фаз, которым соответствуют разные поколения: гаплоидный *гаметофит* и диплоидный *спорофит*. Гаметофит продуцирует гаплоидные половые клетки — *гаметы*, которые, копулируя одна с другой, образуют диплоидную *зиготу* — первую клетку *спорофита*. В свою очередь специализированные клетки взрослого спорофита — *спороциты*, делясь мейотически, образуют по 4 гаплоидные споры (точнее, *мейоспоры*). При прорастании из мейоспоры развивается гаметофит (заросток), на нем формируются одноклеточные (у большинства водорослей) или многоклеточные (у некоторых бурых водорослей и всех высших растений) гаметангии. Внутри одних из них образуются мужские, внутри других — женские гаметы. После полового процесса начинается жизненный цикл новой особи.

Гаметофит и спорофит морфологически не всегда четко различимы. У улотрикса (рис. 10 А) спорофит редуцирован до зиготы, первое деление которой оказывается редуccionным; у фукуса (рис. 10 Б) практически нет гаметофита, от него остались только гаметы, образованию которых предшествует мейоз. Таким образом, для этих растений характерны соответственно *гаплонтный* жизненный цикл и начальный (зиготный) тип мейоза и *диплонтный* жизненный цикл с конечным (гаметным) типом мейоза.

Изоморфный (от греч. *isos* — равный и *morphe* — форма) жизненный цикл с морфологически одинаковыми гамето- и спорофитом, свойствен морской водоросли — ульве (рис. 10 В). У многих водорослей и всех высших растений жизненные циклы гетероморфные (от греч. *heteros* — другой) с преобладанием спорофита (ламинария, высшие растения, кроме мхов) (рис. 10 Д) или гаметофита (многие водоросли, мхи) (рис. 10 Г); мейоз промежуточного типа, предшествующий образованию мейоспор.

Морфологическое разнообразие встречающихся у водорослей гамет определяет 3 главных типа половых процессов: *изогамный*, *гетерогамный*, *оогамный* (от греч. *oos* — яйцо и *gamos* — брак). Первые два осуществляются подвижными гаметами, но при гетерогамии женская гамета крупнее мужской и менее подвижна. Оогамный половой процесс происходит при наличии крупной неподвижной женской гаметы — *яйцеклетки* и очень мелкой, подвижной мужской гаметы — *сперматозоида*. Гаметангий, содержащий яйцеклетку, называют оогонием, а содержащий сперматозоиды — антеридием (от греч. *antheros* — цветущий). Половой процесс совершается либо внутри оогония, либо, чаще, созревшая яйцеклетка выходит из оогония, и копуляция гамет осуществляется в воде. У всех высших растений женский гаметангий называют *архегонием* (от греч. *archē* — начало и *gonē* —

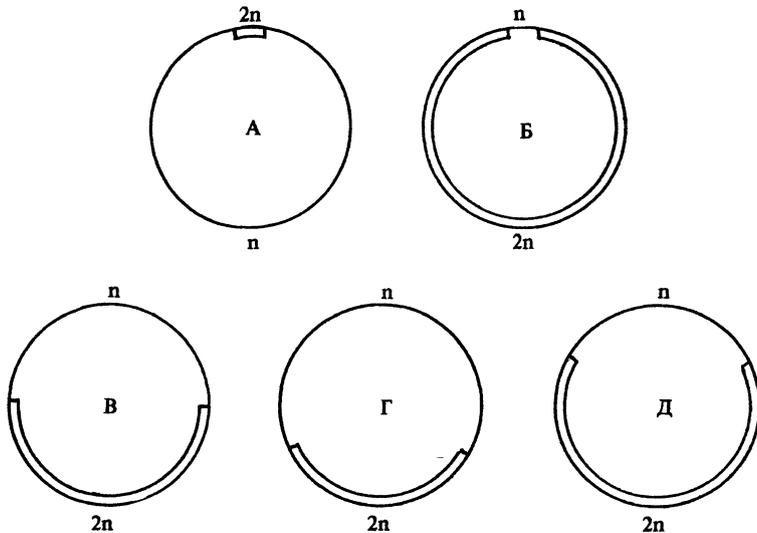


Рис. 10. Схемы циклов развития водорослей и высших растений: А — гаплонтный; Б — диплонтный; В — изоморфный; Г–Д — гетероморфные: Г — гаплодиплонтный; Д — диплогаплонтный (одинарная линия обозначает гаплоидную фазу развития, двойная — диплоидную)

рождение), а мужской — *антеридием*. Половой процесс происходит всегда внутри архегония, что в условиях жизни на суше имеет огромное значение.

Таким образом, высшие растения унаследовали от водорослевых предков гетероморфный жизненный цикл и внутреннее оплодотворение.

3. Гипотезы происхождения высших растений

Решение проблемы происхождения высших растений, то есть практически наземной флоры и растительности, требует ответа на 3 вопроса.

1. Каковы были предки высших растений?
2. Когда высшие растения появились на нашей планете?
3. Какие условия способствовали развитию наземной флоры?

Первые гипотезы, объяснявшие возможность перехода от водорослей к высшим растениям, появились в конце XIX века (Ф. Боуэр, Ф. Фрич, Р. Веттштейн). Внимание исследователей было обращено на:

- строгую ритмичность в смене ядерных фаз и, как следствие этого, — четко выраженное чередование диплоидного, бесполого поколения — спорофита и гаплоидного, полового поколения — гаметофита;
- тенденцию к более мощному развитию спорофита, чем гаметофита, проявляющуюся у всех высших растений за исключением мхов;

— наличие у большинства высших растений, кроме цветковых, специфических многоклеточных половых органов — антеридиев и архегониев, что позволяет называть эти растения архегониальными.

Возникновение спорофита имело важные биологические последствия.

1. С увеличением числа мейозов, происходящих в клетках многоклеточного *спорангия*, связано и увеличение числа возможных перекombинаций генов, что составляет основу видовой изменчивости.

2. Увеличение числа продуцируемых спорофитом спор, приспособленных к широкому распространению, способствовало более интенсивному размножению и расселению растений. Чем больше спор, тем больше разовьется из них гаметофитов, тем выше вероятность, что они окажутся в условиях, благоприятствующих осуществлению полового процесса, а следовательно, и развитию спорофитов.

Принимая во внимание, что у многих высших растений гаметофиты на ранних стадиях развития имеют нитчатое строение, возможными предками высших растений считали нитчатые зеленые водоросли, обитающие в мелководьях или в полосе прилива, а их дальнейшая эволюция происходила уже после выхода на сушу и сопровождалась не только сложными морфологическими преобразованиями, но и появлением гетероморфного цикла развития.

Г. Шенк, Г. Потонье разработали гипотезу происхождения высших растений от бурых водорослей. Из отечественных ботаников ее сторонником был К. И. Мейер. Обоснованиями этой гипотезы служили наличие у некоторых бурых водорослей, например, у ламинарии, четко выраженной смены поколений и гетероморфного цикла развития, сложное расчленение тела, дифференциация нескольких тканей, а также появление у других представителей этого отдела многоклеточных спорангиев и гаметангиев. В то же время настораживают различия в составе пигментов: бурые водоросли имеют хлорофилл А и С (последний у других растений не выявлен), добавочный пигмент фукоксантин; продуктами запаса служат ламинарин и шестиатомный спирт маннит. Кроме того, бурые водоросли — исключительно морские организмы и, если признать их филогенетическую связь с высшими растениями, то следует предположить, что последние появились в мелководьях морей. Однако, среди архегониальных растений нет представителей морской флоры, лишь 2–3 десятка видов цветковых растений встречаются в соленых водах (явление, несомненно, вторичное).

Во второй половине XX века Л. Стеббинс, М. Шадефо и др. снова стали связывать происхождение высших растений с зелеными водорослями. И те, и другие характеризуются наличием хлорофилла А и В, их пластиды имеют хорошо выраженную систему внутренних мембран, основным запасным веществом служит крахмал. У зеленых водорослей выявлены практически все возможные циклы развития, все типы половых процессов, наряду с подвижными зооспорами у них встречаются и неподвижные *апланоспоры*, характерные для высших растений. Живут они преимущественно

в пресной воде, встречаются и на суше. Такое морфологическое и экологическое разнообразие позволило этой группе водорослей эволюционировать в разных направлениях.

В настоящее время большое распространение получила гипотеза происхождения высших растений от водорослей, напоминающих ныне живущие харовые. С высшими растениями их сближает характер развития межклеточной пластинки, начинающегося на заключительных этапах митоза. У большинства водорослей боковые стенки клетки образуют складку в виде кольцевой диафрагмы, которая, развиваясь центростремительно, смыкается в центре. У высших растений и харовых водорослей в формировании межклеточной пектиновой пластинки участвует *фрагмопласт* — система микротрубочек, располагающихся в экваториальной плоскости митотического веретена. Межклеточная пластинка развивается центростремительно. Фрагмопластный тип цитокинеза свойствен и некоторым представителям класса улотриковых.

Харовые водоросли — организмы со сложным морфологическим расчленением талломов, имеющие многоклеточные оогонии. Они живут не только в пресной, но и солоноватой воде, некоторые ведут наземный образ жизни, хотя и приурочены к влажным местообитаниям. Полагают, что эволюция древнейших харовых водорослей, которая могла привести к возникновению высших растений, происходила в наземных условиях, при этом важную роль играл симбиоз с грибами, обеспечивающий лучшее использование минеральных веществ и поглощение воды, что в условиях жизни на суше имело большое значение.

Существуют и другие взгляды на происхождение высших растений. Согласно одного из них, предками высших растений могла быть какая-то гипотетическая группа, сочетающая признаки бурых и зеленых водорослей.

Все эти гипотезы, конечно, интересны, но на сегодняшний день остаются только гипотезами.

На вопросы о времени и условиях появления высших растений на Земле можно дать более точные ответы.

Если история водорослей началась в протерозое, то высшие растения возникли в палеозое, вероятно, в силуре. К этому времени относится одна из наиболее древних палеоботанических находок — кукусония (рис. 11 А), произраставшая на Земле 415 млн лет назад. Она была обнаружена в 1937 г. У. Лангом в силурийских песчаниках Шотландии. Растение представляло собой похожий на водоросль кустик зеленых веточек, несущих спорангии, и прикреплялось к субстрату с помощью ризоидов. Возможно, что первенцы наземной флоры имели еще более простое строение.

Силур считают наиболее вероятным временем возникновения высших растений прежде всего потому, что в этот период палеозоя происходили значительные изменения климатических условий, способствовавшие не только обмелению океана, но и опреснению воды. Поэтому предки высших растений

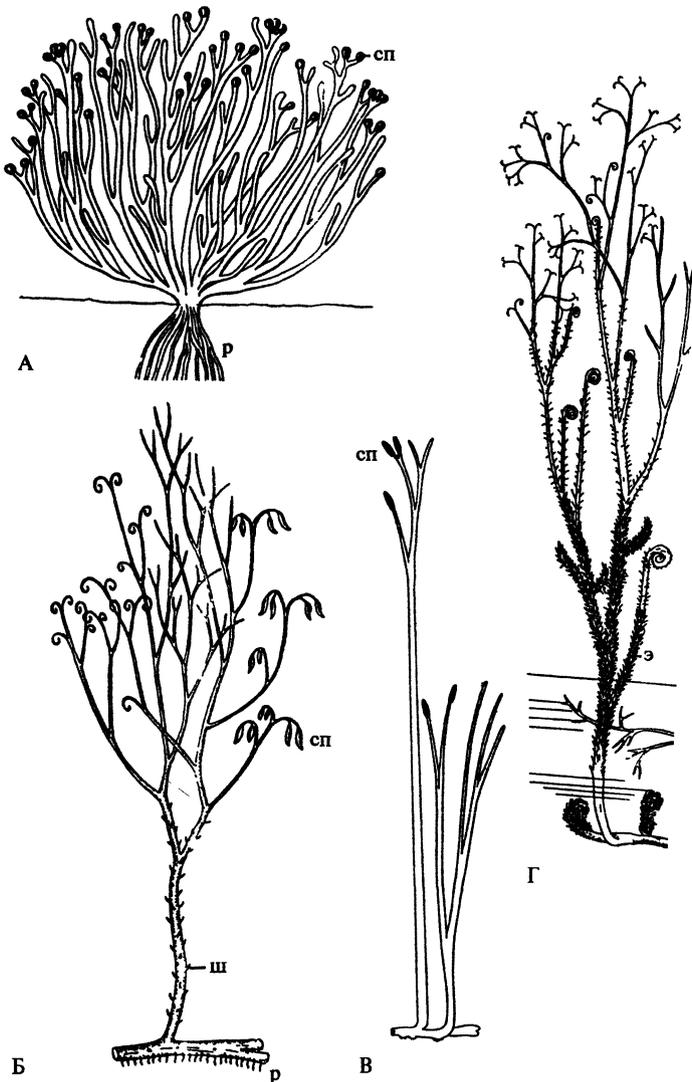


Рис. 11. Внешний вид древнейших наземных растений: А — куксония; Б — голорос; В — риния; Г — астероксилон.

Обозначения: р — ризоиды, сп — спорангии, ш — шиповидные выросты, э — энации

должны были приспособиться к жизни сначала в солоноватой, затем в пресной воде, в эстуариях, на мелководьях или на влажных берегах водоемов.

В это время происходило уменьшение интенсивности влияния ультрафиолетового излучения и повышение содержания в воздухе кислорода. Ультрафиолетовая радиация, способствовавшая формированию биологических макромолекул на начальных этапах развития жизни на Земле, в то же время выступала и в качестве фактора, ограничивающего эволюцию при отсутствии в атмосфере достаточного количества кислорода, которое необходимо для деления ядра и клетки.

900 млн лет назад, в протерозойскую эру концентрация кислорода в атмосфере составляла лишь 0,001 от современного уровня, в кембрии — 0,01, а в силуре — 0,1. Увеличение содержания кислорода коррелировало с образованием озонового слоя, задерживающего часть ультрафиолетовых лучей

Появление наземных растений по времени совпадает с развитием метаболизма фенольных соединений, в том числе дубильных веществ, флавоноидов, антоцианов и др. Они регулируют ростовые процессы, участвуют в осуществлении защитных реакций, в том числе от мутагенных факторов, в роли которых выступают ультрафиолетовое излучение, ионизирующая радиация, некоторые химические вещества.

Глава 3

Морфолого-анатомическая дифференциация высших растений в связи с выходом на сушу

1. Усложнение внешнего строения растений

Водоросли — исконные обитатели морей, широко распространенные и в пресных водах. Высшие растения — это растения наземные, освоившие сушу, а также пресные и солоноватые водоемы. Лишь крайне немногочисленные представители высших растений адаптировались к жизни в морской воде.

Выход растений на сушу сопровождался выработкой системы приспособлений к новым условиям жизни, которые существенно изменили их внешний вид.

О возможном облике первых наземных растений судят по нескольким находкам, имевшим огромное значение для изучения структурной эволюции высших растений.

В 1859 г. Дж. Досон обнаружил в девонских отложениях Канады окаменевшие остатки растения, которое было названо «голоросом первичным» — *Psilophyton princeps*. Растение представляло собой систему вильчато разветвленных осей, покрытых небольшими шипиками (рис. 11 Б). На концах дуговидно изогнутых поникающих веточек располагались спорангии. Необычный внешний вид голороса не позволял отнести его ни к одному из известных в то время таксонов растений, и долгое время он оставался загадкой природы.

В 1912 г. в раннедевонских отложениях Шотландии была обнаружена риния (*Rhynia*), отличающаяся от голороса отсутствием на осях каких бы то ни было выростов и вертикально ориентированными конечными спорангиями (рис. 11 В). Мы уже упоминали о самой древней палеонтологической находке — куксонии.

Эти и другие подобные им древнейшие растения раньше объединяли в один таксон под названием псилофитов (*Psilophyta*). Однако обнаруженные растения скорее всего были представителями уже достаточно далеко разошедшихся в процессе быстрой эволюции групп. Это не очень существенно. Важно, что изучение остатков всех найденных древнейших наземных растений

имело огромное значение для уточнения исходной модели строения высших растений и разработки представлений об их морфологической эволюции.

Не случайно в конце XIX и начале XX века были сделаны попытки создания гипотетических моделей предков высших растений. Наибольшее внимание исследователей привлекла *теломная теория* строения древнейших растений, в разработке которой главная роль принадлежит В. Циммерману (30–40-е гг. XX века).

Согласно теломной теории, предки высших растений имели осевую организацию. Наличие спорангиев у голороса, ринии, куксонии и других растений, существовавших в силуре и девоне, доказывает, что они представляли собой спорофиты, главное назначение которых — образование спор. Для рассеивания спор необходимо, чтобы спорангии были подняты над субстратом. Следовательно, развитие спорофита должно было сопровождаться увеличением его размеров. Это требовало необходимого количества продуктов питания, поглощаемых поверхностью растения из почвы, которой было явно недостаточно, так как ее образование связано с разложением растительных остатков. Увеличение поверхности, происходившее по мере медленного роста спорофита, достигалось его расчленением, простейшим способом которого было вильчатое ветвление осевых органов. Их конечные веточки были названы теломами (от греч. *telos* — конец), а соединяющие их части — мезомами (от греч. *mesos* — средний). Телома были двух типов: *фертильные*, со спорангиями на верхушке, и *стерильные*, осуществлявшие функцию фотосинтеза.

Подземная часть растения также вильчато ветвилась. На поверхности конечных веточек развивались многочисленные ризоиды. Эти веточки впоследствии были названы *ризомоидами* (Тахтаджян, 1954). Таким образом, согласно теломной теории, основными органами древнейших наземных растений были телома, ризомоиды и соединяющие их мезомы (рис. 12).

Изучение палеоботанического материала, преимущественно папоротниковидных, позволило Г. Потонье (1912) прийти к выводу, что вильчатое, или дихотомическое ветвление было исходным для других типов ветвления (рис. 13).

При *дихотомическом ветвлении* расщепляется (раздваивается) зона роста, находящаяся на верхушке каждой оси. Поэтому дихотомическое ветвление называют также *верхушечным*. Исходной для эволюции этого ветвления была равная дихотомия — *изотомия* (рис. 13 А), при которой обе веточки росли с одинаковой скоростью, а затем их верхушки снова раздваивались. Если одна из веточек опережала в развитии другую, возникала неравная дихотомия —

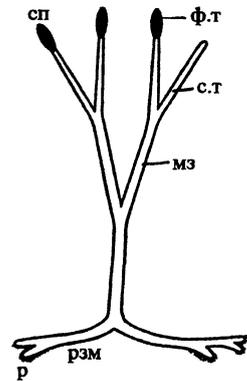


Рис. 12. Схема строения гипотетического спорофита высшего растения.

Обозначения: мз — мезом, р — ризоиды, рзм — ризомоид, сп — спорангий, с.т — стерильный телом, ф.т — фертильный телом

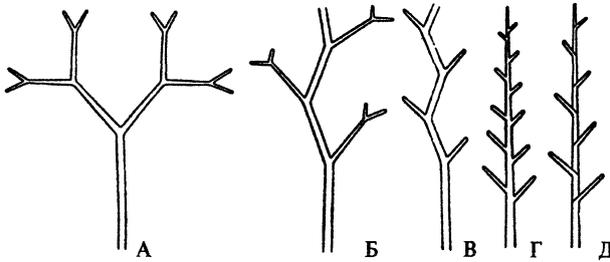


Рис. 13. Схема эволюции ветвления спорозитов высших растений: А — равная дихотомия (изотомия); Б — неравная дихотомия (анизотомия); В — дихоподий; Г — моноподий; Д — симподий

анизотомия (рис. 13 Б). Резкое отставание развития одной из веточек приводило к *дихоподальному* ветвлению (рис. 13 В), при этом формировалась зигзагообразно изогнутая главная ось растения.

Из дихотомического ветвления развились 2 типа боковых ветвлений.

Выпрямление главной оси (оси первого порядка) дихоподия и приобретение ею способности к неограниченному верхушечному росту привело к *моноподальному* ветвлению (рис. 13 Г). В этом случае боковые веточки, или оси второго порядка, закладывались непосредственно под верхушкой главной оси и значительно уступали ей в развитии. На осях второго порядка таким же путем закладывались зачатки осей третьего порядка и т. д.

У древнейших растений выявлен и второй тип бокового ветвления — *симподиальный* (рис. 13 Д). В этом случае рост главной оси со временем прекращался, а находившаяся близ ее верхушки боковая веточка II-го порядка ветвления, выпрямившись, смещала конец главной оси в сторону, а сама начинала расти в том направлении, в котором раньше росла главная ось. Затем ее рост также прекращался, а ее отодвинутую в сторону верхушку замещала новая боковая веточка III-го порядка ветвления и т. д. В результате возникала прямая или коленчато изогнутая ось, представлявшая собой систему нарастающих одна на другую осей разных порядков ветвления.

Ветвление было не единственным способом увеличения поверхности спорозита.

Теломы были цилиндрическими и имели косо-вертикальную ориентацию. К солнечным лучам была обращена только небольшая часть их поверхности. Увеличение размеров воспринимающей свет поверхности достигалось образованием уплощенных органов — листьев, ориентированных более или менее горизонтально. Осевые органы, несущие листья, превратились в стебли. Так возникли листостебельные растения. По внешнему виду они сильно различаются. Одни из них, называемые *микрофилльными* (от греч. *mikros* — малый и *phyllon* — лист), имеют многочисленные мелкие

листья, другие, называемые *макрофилльными* (от греч. *μάκρος* — большой) характеризуются крупными листьями, нередко весьма сложного строения.

Согласно теломной теории, образование листьев в макрофилльной линии эволюции растений определили несколько взаимосвязанных процессов (рис. 14 Б).

- 1) агрегация, или скучивание, теломов, происходящее в результате укорочения, а иногда и редукции мезомов;
- 2) «перевершинивание», обусловленное неравномерным развитием стерильных теломов, при этом один из них, с неограниченным ростом в длину, становился стеблем, а другой телом той же дихотомии, сильно отстававший в росте, сдвигался в сторону и превращался в боковой орган;
- 3) срастание теломов;
- 4) их уплощение;
- 5) редукция некоторых теломов или их частей.

Все эти процессы осуществлялись одновременно и сопровождалась изменением плоскостей ветвления, которое из всестороннего становилось двусторонним, а затем и односторонним. Скучивание теломов, ветвление их в одной плоскости, срастание краями и редукция вплоть до исчезновения находящихся на некоторых теломов спорангиев в итоге привели к образованию пластинчатого органа — листа, принявшего на себя функции фотосинтеза. Классическим примером листьев такого происхождения служат листья папоротников, обладающие продолжительным верхушечным ростом.

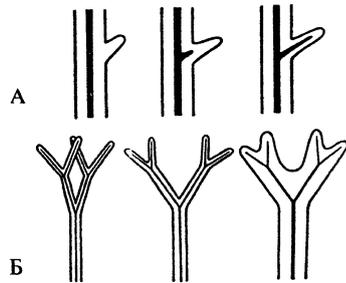


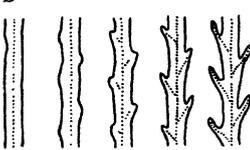
Рис. 14. Схема, иллюстрирующая происхождение энациев (ряд А) и типичных листьев (ряд Б)

Возникновение листьев сильно увеличивало поверхность растений, что активизировало процессы ассимиляции, газообмена и транспирации (испарения). Такие растения могли развиваться лишь при высокой влажности среды. В процессе эволюции размеры листьев уменьшались вследствие ослабления их роста, у них появлялись приспособления, ограничивающие транспирацию. Все это расширяло адаптационные возможности растений. Из современных растений макрофиллия свойственна не только папоротникам, но и семенным растениям.

У микрофилльных растений, по мнению большинства ботаников, листья образовались из поверхностных выростов (*энациев*) осевых органов (рис. 14 А; 15 В). В пользу этой точки зрения, разработанной О. Линье и Ф. Боуэром, свидетельствует наличие шипиков на поверхности мезомов голороса, а также шиловидных мелких образований у девонского астеросилона (рис. 11 Г).

В. Циммерман объясняет происхождение микрофиллии иначе. Он считает предками всех растений — и микрофилльных, и макрофилльных —

дихотомически разветвленные растения. Вследствие «перевершинивания» у них появилась главная ось с боковыми веточками, разница между которыми с течением времени возрастала и в конце концов привела к образованию



В

Рис. 15. Возможные пути образования листьев: А — срастанием теломов и укорочением их оснований; Б — редуцией части теломов; В — образованием поверхностных выростов (энациев)

растений с толстыми главными осями, со всех сторон от которых отходили тонкие короткие дихотомически разветвленные боковые веточки. Основания их прирастали к главной оси, а оставшиеся свободные окончания превратились в мелкие листья (рис. 15 А).

Образование листьев у микрофилльных растений теломная теория объясняет и по-другому, считая, что нижние части коротких веточек не срастались с главной осью, а постепенно укорачиваясь, редуцировались, пока не исчезли совсем. Остались только их конечные ответвления, превратившиеся в микрофиллы (рис. 15 Б). Таким же путем, возможно, образовались и листья хвощевидных.

В процессе эволюции растений листья стали возникать на верхушке стебля, где у первенцев наземной флоры происходило нарастание осевых органов. Выработывались и приспособления для защиты этой зоны от воздействия неблагоприятных внешних факторов, появившихся в связи с изменением климатических условий. Некоторые листья, находящиеся под зоной нарастания стебля, стали выполнять функцию защиты не только этой зоны, но и образованных ею более молодых зачатков листьев. Это обусловило появление *почек*. Так сформировался *побег*: стебель, несущий листья и почки.

Дифференциация надземных органов, приведшая к формированию побегов, в эволюции большинства высших растений сопровождалась и образованием корней как органов укрепления растения в почве и поглощения из нее воды с растворенными минеральными веществами. По представлениям А. Л. Тахтаджяна, прототипом корней были ризоиды, прототипом корневых волосков — ризоиды (рис. 12).

Дифференциация надземных органов, приведшая к формированию побегов, в эволюции большинства высших растений сопровождалась и образованием корней как органов укрепления растения в почве и поглощения из нее воды с растворенными минеральными веществами. По представлениям А. Л. Тахтаджяна, прототипом корней были ризоиды, прототипом корневых волосков — ризоиды (рис. 12).

2. Внутренняя дифференциация тела высшего растения

Наземным растениям, в отличие от водных, прежде всего необходима защита от высыхания, выработка приспособлений, регулирующих расходование воды. Защита от высыхания была достигнута дифференциацией самого

наружного слоя клеток надземных органов в кожуцу, или *эпидерму*. Клетки эпидермы плотно сомкнуты, их наружные стенки утолщены и покрыты прозрачной пленкой — *кутикулой*, состоящей из жироподобных веществ, плохо проницаемых для воды. Наличие кутикулы значительно сократило потери воды, но затруднило газообмен.

Решению этой проблемы способствовала дифференциация клеток эпидермы на 2 типа: собственно покровные и парные клетки, разделенные межклетником, сообщающимся с внутренней системой межклетников растения. Эти клетки с межклетником образовали устьица, осуществляющие газообмен и играющие важную роль в регуляции расходования воды.

У древнейших растений поглощение почвенной воды с растворенными в ней минеральными веществами происходило с помощью ризоидов, отходящих от ризооидов. У хорнеофитона в ризооидах обнаружен симбиоз с грибом, значительно усиливший поглощающую способность подземных органов. Вместе с этим улучшалось и минеральное питание растений. У корнепобеговых растений функцию поглощения воды выполняют корневые волоски. Симбиоз корней с гифами гриба, приведший к образованию разных типов микоризы, распространен в природе очень широко.

Увеличение размеров растений, главным образом их спорофитов, требовало создания путей транспорта воды от ризоидов или корневых волосков к местам ее использования, в частности, на процесс фотосинтеза, происходящий в листьях. Осуществление этого восходящего тока стала выполнять проводящая ткань — *ксилема*, а нисходящего, по которому перемещаются продукты продуктов фотосинтеза, — *флоэма*.

В воде содержание кислорода обычно не превышает 0,5–0,8 %, в воздухе оно составляет около 20 %. Естественно, у наземных растений должно было активизироваться дыхание — один из важнейших процессов жизнедеятельности, в котором увязываются в единое целое разные звенья обмена веществ.

Водная и наземная среды различаются не только количеством световой энергии, но и спектральным составом света. Кроме того, известно, что в воде на глубине 20 м освещенность уменьшается почти в 20 раз. Зеленые растения, прежде всего наземные, используют и яркий солнечный свет, богатый длинноволновыми красными лучами, и более слабый, рассеянный свет, в котором преобладают сине-фиолетовые лучи.

Растение улавливает солнечные лучи своей поверхностью, поэтому наибольшей способностью к фотосинтезу должны обладать клетки, находящиеся под прозрачной кожей. Совокупность этих клеток, в которых сосредоточены многочисленные хлоропласты, составляет ассимилирующую ткань — *хлоренхиму*. У побеговых растений она слагает большую часть листа.

Плотность воды во много раз больше плотности воздуха, поэтому водным растениям не нужны специальные приспособления для сохранения их положения в пространстве. Небольшие наземные растения, растущие во влажных условиях, могут сохранять ориентацию благодаря тургору, так как

их клетки насыщены водой. При увеличении размеров растений, а также их расселении в места с недостаточным увлажнением, одного тургора мало, что и обусловило появление специальных опорных, или *механических* тканей.

Жизнь каждого организма возможна благодаря постоянному контакту и обмену веществами с окружающей средой. Обмен веществ предполагает осуществление двух противоположных процессов — ассимиляции и диссимиляции. Первый состоит в синтезе сложных органических соединений, непосредственно используемых на построение тела растения и откладываемых в запас, второй — в расщеплении веществ и образовании продуктов, подлежащих удалению. Оба эти процесса происходят в любой живой клетке, но в эволюции растений вследствие их внутренней дифференциации возникли ткани, одни из которых специализировались на выполнении функции запаса питательных веществ, другие — на выделении продуктов клеточного метаболизма. У ряда растений *выделительная* ткань участвует в химической защите растений от патогенных организмов, предохраняет их от поедания животными благодаря ядовитым свойствам некоторых содержащихся в ее клетках веществ.

Специализированные ткани составили материальную базу для осуществления жизненных процессов, происходящих в растении. Однако специализация клеток, приводящая к наиболее эффективному выполнению ими той или иной функции, приводит, как правило, к потере их способности к делению, без которого невозможен рост и увеличение размеров растения. Не случайно поэтому в любом растении, как бы сложно оно не было устроено, всегда имеются зоны, состоящие из недифференцированных клеток, функция которых — образование себе подобных. Совокупности таких клеток называют образовательными тканями, или *меристемами* (от греч. meristos — делимый).

Тканевое строение представляет собой одну из важнейших особенностей высших растений. Однако появление тканей вряд ли можно считать только следствием наземного образа жизни. Образование нескольких типов тканей характерно и для некоторых красных и бурых водорослей.

Тот факт, что ткани водорослей по строению отличаются от тканей высших растений, свидетельствует о том, что внутренняя дифференциация тела происходила независимо в разных направлениях эволюции растений и была связана как с усложнением их морфологической организации, так и с теми условиями, в которых произрастали растения. Условия жизни в наземной среде обитания более разнообразны, чем в водной, поэтому морфолого-анатомическая дифференциация тела высшего растения происходила сложнее, чем у водорослей, и привела к образованию качественно новых тканей и органов.

Глава 4

Ткани высших растений

1. Классификация тканей

Основы учения о тканях были заложены еще в XVII веке, когда было установлено клеточное строение растений. Это открытие было сделано в 1665 г. англичанином Р. Гуком. Изучая под микроскопом срез бутылочной пробки, он обнаружил в нем систему замкнутых пузырьков, или ячеек. Впоследствии их стали называть клетками, хотя на самом деле эти ячейки представляли собой только оболочки клеток.

Изучение клеточного строения разных органов растений, проведенное М. Мальпиги (1628–1694) и Н. Грю (1641–1712), позволило им прийти к выводу о единообразии строения растений. Полагая, что растительная масса состоит из отдельных сложно переплетенных элементов и по структуре напоминает текстильные ткани, Н. Грю предложил термин «ткань» и обосновал положение, что все органы растений имеют всегда определенное, типичное для них строение.

В 1807 г. Г. Ф. Линк (1767–1851) ввел понятие о паренхиматических и прозенхиматических клетках. Первую группу составляют клетки шаровидные, полиэдрические (изодиаметрические) или слегка призматические, вторую — более или менее длинные, с заостренными концами. Ткани, состоящие из этих клеток, стали называть соответственно *паренхимой* и *прозенхимой*.

Ботаники второй половины XIX века А. де Бари (1831–1888) и Ф. ван Тигем (1839–1914) называли тканью совокупность клеток одинакового строения, независимо от того, разбросаны они в теле растения или составляют компактные группы.

Классифицируя ткани, Ф. ван Тигем обращал внимание на наличие в клетках живого содержимого. По этому признаку он разделил ткани на живые и мертвые. К последним он отнес ткани, выполняющие в растении опорную роль и участвующие в проведении веществ. Условность такого разделения тканей очевидна: мертвые ткани на ранних стадиях развития состоят из живых клеток, а клетки живых тканей со временем могут терять содержимое и переходить в разряд мертвых.

Ю. Сакс (1832–1897) различал в растениях *покровную, пучковую и основную ткани*. Этой классификацией пользуются и в настоящее время. Неудобство ее состоит в том, что в одну ткань часто попадают клетки, разные

не только по строению, но и по выполняемым функциям. Так, пучковую ткань составляют клетки, проводящие воду и растворы органических веществ, а также клетки с толстыми одревесневшими оболочками, играющие механическую роль. Еще большее число функционально разных клеток объединяет основная ткань. Нередко к тому же участку этой ткани могут быть разрозненными, часто они находятся в разных частях растения и топографически не составляют непрерывную систему.

Все это усложняет определение термина «ткань» и создает трудности в отношении классификации тканей

Пожалуй, наиболее удачное определение тканей, которым пользуются и в настоящее время, предложено в конце XIX века Ф. Габерландтом (1826–1878). Ткань — это устойчивый комплекс клеток, обладающих одним или несколькими сходными признаками: физиологическими, морфологическими, топографическими и общностью происхождения. Каждый из этих признаков может быть использован для классификации тканей, но, учитывая, что только согласованное функционирование разных тканей может обеспечить осуществление всех присущих любому организму жизненных процессов, наиболее целесообразна группировка тканей по анатомо-физиологическому принципу.

Ткани и локальные структуры, выполняющие одинаковые функции, Ф. Габерландт объединил в 9 систем:

- 1) покровную (эпидерма, пробка, экзодерма);
- 2) механическую (колленхима, склеренхима, волокна либриформа, лубяные волокна, склериды);
- 3) абсорбционную (ризоиды, эпиблема, или ризодерма, гиалиновые клетки, веламен);
- 4) ассимилирующую (хлоренхима);
- 5) проводящую (ксилема, или древесина; флоэма, или луб);
- 6) запасающую (эндосперм; перисперм; запасающая паренхима вегетативных органов; водозапасающие волоски);
- 7) проветривающую (вентиляционную) (аэренхима, межклетники, устьица, чечевички);
- 8) секреторную и выделительную (железистые волоски, внутренние железки, слизевые и смоляные ходы и клетки, масляные клетки, гидатоды, млечники);
- 9) образовательную (меристема зародыша, конуса нарастания побега, кончика корня, прокамбий, камбий, феллоген, раневая меристема).

Строение тканей и их расположение в теле растения подчинено принципу максимальной физиологической активности. Наряду с главной, ткань может выполнять одну или несколько дополнительных функций. Это определяет морфологическую дифференциацию составляющих ее клеток.

Так, эпидерма, или кожаца, не только защищает внутренние ткани от неблагоприятных факторов внешней среды, но участвует также в газообмене и транспирации, у многих растений она выполняет секреторную и выделительные функции благодаря железистым волоскам и накоплению в обычных клетках некоторых балластных продуктов метаболизма растений. Ксилема, или древесина, осуществляет восходящий ток воды с растворенными в ней минеральными веществами, обеспечивает механическую прочность растения, у многолетних растений некоторые ее клетки служат вместилищами запасных веществ. Этой полифункциональностью объясняется неоднородность ее строения. То же можно сказать о флоэме, или лубе. Такие ткани называют *сложными* в отличие от *простых*, состоящих из одинаковых по строению и функциям клеток. Простые ткани — это, например, колленхима, веламен, эндосперм.

Нередко внутри какой-либо одной специализированной ткани встречаются структуры, принадлежащие другой системе тканей. Так, в листьях некоторых растений между клетками ассимилирующей ткани могут развиваться склереиды — клетки с очень толстыми одревесневшими оболочками, принадлежащие к механической системе растений. Нередко в листьях встречаются вместилища эфирных масел, составляющие секреторную систему. Такие структуры, которые по строению и функциям отличаются от окружающей их ткани, называют *идиобластами*.

Наряду с анатомо-физиологической существует и онтогенетическая классификация тканей, основанная на их происхождении. По этой классификации ткани делят на первичные и вторичные.

Первичные ткани представляют собой непосредственные производные меристемы, находящейся на верхушке побега и в кончике корня (эпидерма, колленхима, склеренхима, ассимилирующая ткань, эпibleма), а также специализированной меристемы — прокамбия (первичная ксилема, первичная флоэма). Ко *вторичным* относят ткани, возникающие при утолщении стебля и корня. Это производные камбия (вторичная ксилема, вторичная флоэма), феллогена (пробка, феллодерма, чечевички), разные типы идиобластов. Вторичные ткани свойственны не всем растениям. Их нет у мхов, современных хвощей, плаунов, папоротников (за очень редким исключением), а из покрытосеменных — у большинства однодольных. Мощное развитие вторичных тканей, главным образом, древесины и луба, характерно для древесных растений.

2. Образовательные ткани — меристемы

Каждая клетка в своем развитии проходит 3 стадии: эмбриональную, стадию роста, или растяжения, и стадию дифференциации, под которой понимают совокупность изменений клеточных структур, приводящих к приобретению клеткой определенной функции, — ее специализации.

Клетки растений обладают тотипотентностью, или генетической идентичностью, так как все они являются производными зиготы, если принадлежат спорофиту, либо споры, если они составляют гаметофит. Несмотря на генетическую однородность, каждая клетка имеет специфические особенности развития в связи с тем, что гены по-разному реализуются под воздействием биохимических, в том числе гормональных и других факторов, ограничивающих развитие клетки в соответствии с ее положением в теле растения.

Рост, дифференциация и специализация составляют основу *морфогенеза* растений. Однако специализация, определяющая функциональную активность клетки, как мы уже говорили, обычно сопровождается утратой ее способности к делению. Одним из факторов, препятствующих делению, служит твердая оболочка клеток. У животных клетки специализированных тканей, ограниченные эластичной плазматической мембраной, многократно делятся, осуществляя так называемый диффузный рост (не делятся только клетки нервной ткани). У растений *диффузный* рост распространен мало. Он происходит, например, при развитии листовой пластинки. Процессы роста сосредоточены в определенных зонах тела растения, где находятся меристемы, состоящие из очень тонкостенных клеток, долго сохраняющих способность к делению. Меристемы конуса нарастания побега и кончика корня осуществляют верхушечный, или *апикальный*, рост, то есть надстройку новых частей растения над более старыми по времени образования, клетки которых уже приступили к дифференциации или закончили ее.

Клетка меристемы характеризуется следующими особенностями (рис. 3). Она имеет крупное ядро, занимающее около половины ее объема, в ядерной оболочке много пор, ее наружная мембрана участвует в образовании эндоплазматической сети. В гиалоплазме много диффузно расположенных рибосом. Клетка имеет пропластиды с немногочисленными тилакоидами стромы, митохондрии и диктиосомы. Вакуоли мелкие и их немного. Плазмалемма хорошо выражена. Соседние клетки соединены плазмодесмами. В клетках корневой меристемы лука их 6–7 на 1 мкм^2 , у мужского папоротника — 10–20. Плазмодесмы расположены более или менее диффузно. Такое строение свойственно клеткам *эвмеристемы* (от греч. *eu* — хорошо, полностью), состоящей из изодиаметрических, в очертании многоугольных клеток. Эвмеристема участвует в образовании практически всех тканей растения за исключением проводящих.

Меристемы, образующие проводящие ткани, — *прокамбий* и *камбий* — состоят из клеток прозенхимной формы. В поперечном сечении клетки прокамбия многоугольные, клетки камбия — более или менее прямоугольные, иногда почти квадратные. И те, и другие имеют крупные вакуоли.

В связи с тем, что существенных цитологических различий между меристемами и образованными ими постоянными тканями нет, возможно новообразование меристем в теле растения. Оно происходит вследствие процесса дедифференциации живых клеток постоянных тканей, возвращающей их

в состоянии, близкое к эмбриональному. Эти клетки снова приобретают способность к делению. Так возникают *раневые* меристемы, с помощью которых восстанавливается строение поврежденных участков тела растения. На возможности новообразования меристем основано вегетативное размножение растений.

Клеткам меристем свойственно дифференцированное, или неравное деление. Клетка делится митотически на 2: одна из них остается истинной клеткой меристемы, а другая, поделившись один или несколько раз, образует клетки, вскоре приступающие к дифференциации. Неравное деление объясняет непрерывность существования меристем в растении, так как в любое время в определенных его зонах имеются клетки, способные к делению, хотя продолжительность жизни каждой из них ограничена. В этих зонах происходит постоянное взаимозамещение клеток и самовосстановление меристемы.

Не все клетки меристемы обладают одинаковой митотической активностью. В связи с этим в ней выделяют *инициальные* клетки и их производные, от которых инициальные клетки могут отличаться формой, более крупными размерами, степенью вакуолизации.

Увеличение общего объема меристемы может быть следствием активных делений либо только инициальных клеток, либо — преимущественно их производных. Эти возможности демонстрирует рис. 16. В первом случае все клетки одного вертикального ряда возникают в результате деления в горизонтальной плоскости единственной куполообразной верхушечной инициальной клетки (так нарастают, например, талломы некоторых бурых водорослей, побеги некоторых листостебельных мхов). Во втором случае инициальная клетка, отделив от себя новую клетку, на некоторое время прекращает деление. В этом случае — объем меристемы увеличивается благодаря делению ее производных. Затем инициальная клетка снова делится, отчленивая вторую клетку, которая ведет себя так же, как и первая. Такая

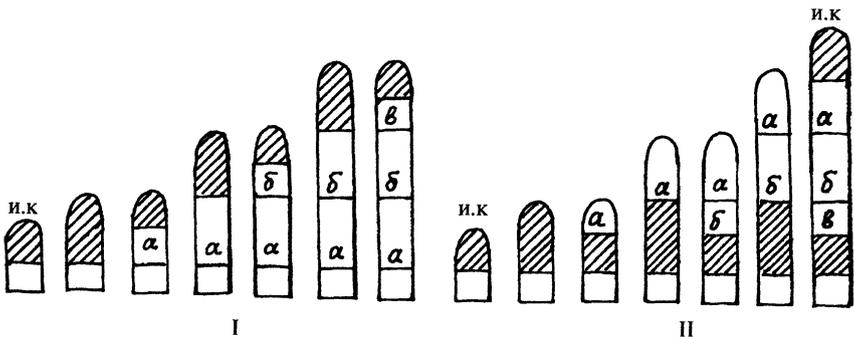


Рис. 16. Возможные типы увеличения числа клеток меристемы: I — делением только инициальной клетки; II — периодическим делением инициальной клетки и делением ее производных

периодичность деления инициальной клетки свойственна меристемам конусов нарастания большинства высших споровых растений. У семенных растений инициальные клетки морфологически обычно не отличимы от их производных.

Функциональная и структурная неоднородность меристем позволяет использовать для их классификации разные признаки.

Морфологическая классификация основана на ориентации перегородок в делящихся клетках. С этим связаны и очертания клеток, и особенности их топографии. Выделяют следующие типы меристем.

1. *Пластинчатые* меристемы, состоящие из одного слоя клеток, деление которых происходит перпендикулярно поверхности органа (антиклинально). На поперечных срезах клетки обычно имеют табличчатые очертания. Эта меристема участвует в образовании эпидермы.

2. *Колончатые*, или *стержневые*, меристемы, кубические или призматические клетки которых делятся в плоскости, перпендикулярной продольной оси органа. Клетки располагаются продольными рядами. Такая меристема образует у некоторых растений сердцевину стебля.

3. *Массивные* меристемы, клетки которых делятся в разных направлениях, осуществляя более или менее равномерное увеличение объема этой ткани. Очертания клеток обычно многоугольные. Из массивных меристем развивается, например, заполняющая спорангий спорогенная ткань.

Локализация в теле растения любой ткани, в том числе меристемы, подчинена принципу рационализации, способствующему наиболее эффективному функционированию тканей. Функциональные различия между меристемами определяют и их топографические особенности.

Из меристемы, точнее, из эвмеристемы, состоит развивающийся зародыш любого растения. По мере морфологической дифференциации зародыша, когда у него образуются зачатки вегетативных органов, эвмеристема сохраняется только в двух участках: на верхушке зачаточного побега, в его будущем конусе нарастания, и на кончике корня. Эти меристемы, осуществляющие рост побегов и корней в длину, называют *верхушечными*, или *апикальными* (от лат. *арех* — вершина).

Их непосредственные производные дифференцируются в специализированные меристемы — *протодерму*, *основную меристему* и *прокамбий*. Их клетки в отличие от клеток эвмеристемы более вакуолизованы, способность к делению у них ограничена. Эти меристемы часто называют *полумеристемами*, а также детерминированными меристемами, так как из них развиваются определенные ткани: из протодермы — эпидерма, из основной меристемы — механические ткани и все типы функционально разной паренхимы, из прокамбия — проводящие ткани. Топографически и онтогенетически с апикальной меристемой побега связано образование краевой (маргинальной) меристемы, из которой развивается пластинка листа. По мере развития она дифференцируется на те же 3 специализированные меристемы.

Наряду с апикальными меристемами многие растения имеют и *боковые*, или *латеральные* меристемы, расположенные внутри осевых органов. Они осуществляют их утолщение, наиболее сильное — у древесных форм. К латеральным меристемам относят камбий и пробковый камбий, или феллоген.

Камбий вместе с прокамбием составляет *васкулярные* меристемы растения (от лат. vascularis — сосудистый), участвующие в образовании проводящих тканей. Онтогенетическая связь между этими меристемами определяется тем, что в типичных случаях клетки камбия вычлняются из клеток прокамбия при их делении периклинальными перегородками. Однако характер образования ими проводящих тканей различен: клетки прокамбия непосредственно дифференцируются в клетки первичных проводящих тканей; клетки камбия делятся перегородками, параллельными поверхности органа (периклинально), их производные дифференцируются в клетки вторичных проводящих тканей: из клеток, отложенных камбием наружу, развиваются клетки флоэмы, а из клеток, отложенных внутрь, — клетки ксилемы. Нередко камбий возникает не из прокамбия, а из постоянных тканей, живые клетки которых в этих случаях дедифференцируются. Такой камбий называют *добавочным*. По строению и характеру деятельности он не отличается от камбия, происхождение которого связано с прокамбием. В образовании *феллогена*, или пробкового камбия, также участвуют постоянные ткани. Делясь периклинально, клетки феллогена отделяют наружу будущие клетки пробки, или феллемы, а внутрь — клетки феллодермы.

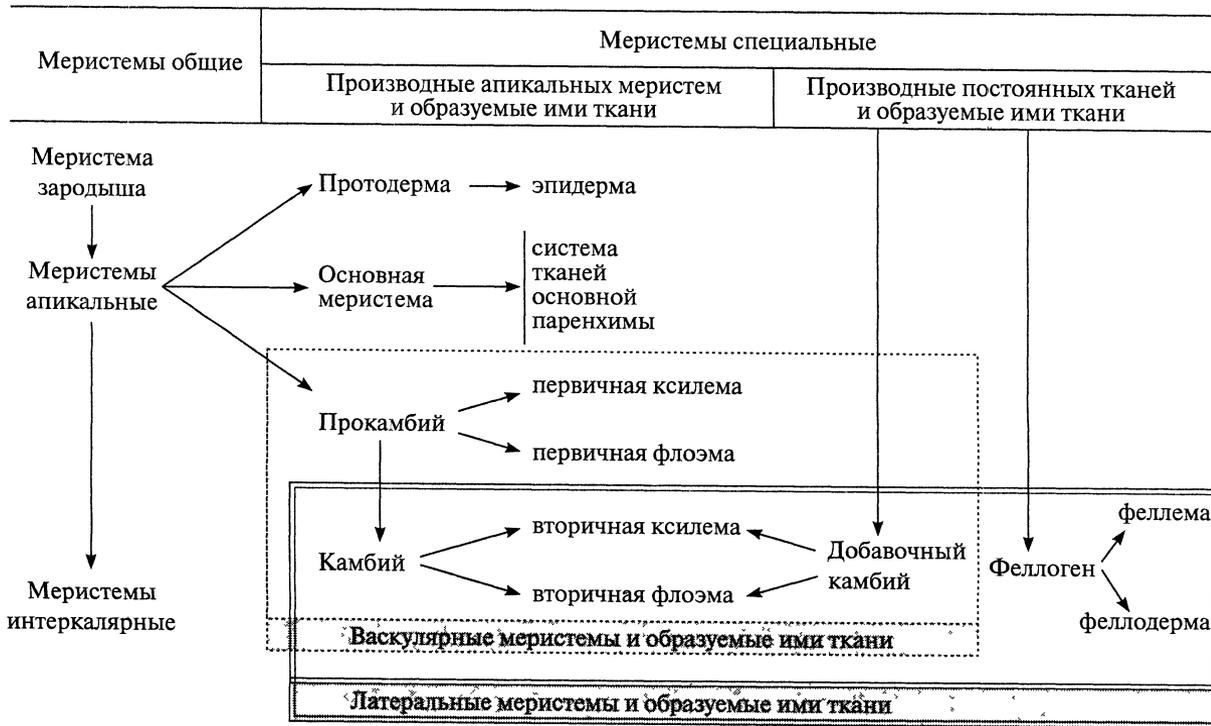
Согласно генетической классификации, меристемы делят на первичные, так или иначе связанные с меристемами зародыша и апикальными меристемами, и вторичные, развивающиеся позднее, когда верхушечный рост осевых органов закончен и начинается их утолщение. Это разделение условно. Камбий, например, закладывается еще до окончания верхушечного роста, а иногда и задолго до его начала, так как имеются сведения о заложении камбия в осевых частях зимующих почек.

В табл. 2 меристемы разделены на 2 большие группы: общие и специальные. Специальные меристемы участвуют в образовании и первичных, и вторичных постоянных тканей, последние — производные камбия, независимо от его происхождения, и феллогена. При этом эпитеты «первичный» и «вторичный» несут в себе единственную информацию — последовательность образования постоянных тканей в процессе развития органов растения.

Принято выделять как особый тип *интеркалярные меристемы*, осуществляющие вставочный рост. Так удлиняются междоузлия на ранних стадиях развития побега, развиваются черешки листьев. Их принципиальное отличие от всех других меристем состоит в том, что наряду с недифференцированными клетками они имеют и клетки, находящиеся на разных стадиях дифференциации. Поэтому более целесообразно говорить не об интеркалярных меристемах, а о зонах интеркалярного, или вставочного роста.

Меристемы и их производные

Таблица 2



Рассмотренные в этом разделе общие закономерности строения и деятельности меристем не исключают наличие у них ряда частных особенностей, присущих не только разным органам, но и разным в систематическом отношении группам растений.

3. Цитологические основы роста и дифференциации клеток — производных меристем

Клетки, образованные меристемами, после периода роста, или растяжения, приступают к дифференциации, в результате которой они специализируются в выполнении определенных функций и становятся элементами тех или иных постоянных тканей.

Рост, приводящий к увеличению размеров клетки, сопровождается активизацией синтеза веществ, из которых состоят компоненты цитоплазмы. Растущая клетка сильно вакуолизируется. Нередко в ней возникает крупная центральная вакуоль, оттесняющая цитоплазму к оболочке. Накапливая осмотически активные вещества (сахара, минеральные вещества, органические кислоты и т. п.), вакуоль поглощает большое количество воды. С высокой обводненностью клетки связано увеличение тургорного давления, способствующего растяжению оболочки. Регуляция этого процесса осуществляется гормонами, прежде всего индолил-3-уксусной кислотой (ИУК), поступающей в зону растяжения клеток из верхушек побегов или кончиков корней, где она образуется.

Растяжимость клеточных оболочек в большой степени определяется особенностями их химического состава и субмикроскопической структуры. Так как в процессах роста и последующей дифференциации клетки оболочка играет важную роль, на ее строении следует остановиться подробнее.

Оболочку часто называют клеточной стенкой. Однако эти понятия следует разграничивать. Стенка — лишь часть оболочки, имеющая определенную ориентацию. Стенки могут быть поперечными, продольными, антиклинальными, периклинальными и т. п. в зависимости от очертаний клеток на изучаемых срезах. Таким образом, оболочка представляет собой совокупность всех стенок клетки.

Цитокинез, следующий за делением ядра, приводит к образованию двух клеток, разделенных пектиновой *межклеточной* пластинкой с узкими сквозными каналами, по которым проходят цитоплазматические тяжи — плазмодесмы, связывающие протопласты клеток.

По мере формирования межклеточной пластинки на нее со стороны каждой клетки накладывается тонкая *первичная* оболочка, и смежные стенки клеток становятся трехслойными. Их называют *срединными* пластинками, но в современной литературе допустимо называть срединной пластинкой и одну межклеточную пектиновую пластинку. Первичная оболочка не закрывает плазмодесменные каналы. Участки оболочки с группами этих

канальцев составляют *первичное поровое поле*. Первичная оболочка состоит из пектиновых веществ и гемицеллюлозы (полуклетчатки), составляющими аморфный матрикс. В него погружены волокнистые скелетные элементы — микрофибриллы целлюлозы, представляющие собой плотные агрегаты длинных, параллельно расположенных молекул. Реактивом на целлюлозу служит раствор хлорида цинка в водном растворе йодида калия (ClZnI). Реагируя с хлоридом цинка, целлюлоза образует амилоид — соединение, промежуточное между целлюлозой и крахмалом, который синее в присутствии йода. В зависимости от способа приготовления реактива целлюлоза принимает синий или грязно-фиолетовый цвет.

Содержание целлюлозы в первичной оболочке составляет примерно 2,5 %. Микрофибриллы соединены в рыхлую сеть, растягивающуюся при поверхностном росте клетки. Он сопровождается увеличением количества в оболочке веществ матрикса, а также новообразованием микрофибрилл целлюлозы, которые внедряются в матрикс, встраиваясь в существующую сеть. Этот процесс называют *интессусцепцией*.

Особенности поверхностного роста оболочек определяют два типа роста клеток.

Первый тип характеризуется равномерным ростом оболочки на всем ее протяжении. Такой рост называют *симпластическим*. Второй тип роста связан с внедрением клетки в пространство, образующееся вследствие расхождения соседних клеток. Такой рост называют *интрузивным* (от лат. *intrusus* — внедренный). Отдельные участки оболочки могут расти сильнее других. В этом случае образуются разветвленные клетки. Наиболее активен интрузивный рост у прозенхимных клеток, в которых он сосредоточен на концах. В результате такого роста длина клетки может увеличиться во много раз по сравнению с исходной.

При поверхностном росте наиболее сильное растяжение испытывают участки оболочки, свободные от плазмодесменных канальцев. Имеющиеся в оболочке первичные поровые поля раздвигаются, их число на единицу поверхности клетки сокращается.

Переход от фазы роста к фазе дифференциации происходит постепенно. Этот процесс затрагивает все компоненты протопласта и оболочку клетки, приобретающую ряд новых свойств, усиливающих функциональную активность клеток специализированных постоянных тканей.

Первичная оболочка, существующая у всех клеток на ранних стадиях их развития, сохраняется в течение всей жизни у клеток ассимилирующей ткани, а также в корневых волосках.

Клетки большинства постоянных тканей имеют наряду с первичными также *вторичные* оболочки, иногда достигающие большой толщины. Вторичная оболочка образуется наложением слоев микрофибрилл целлюлозы на внутреннюю поверхность первичной оболочки. Этот процесс называют *аппозицией*. Утолщение оболочки происходит постепенно, что проявляется

в ее слоистости. Каждый вновь образующийся слой богаче целлюлозой и беднее матриксом, чем предыдущий. Самый молодой слой вторичной оболочки, прилегающий к плазмалемме, часто называют *третичной* оболочкой. Содержание целлюлозы во вторичной оболочке составляет 90–98%. В отличие от первичной оболочки, в которой микрофибриллы составляют рыхлую сеть, во вторичной оболочке они расположены параллельно и плотно одна к другой.

Вторичная оболочка обычно выглядит прерывистой, так как над первичными поровыми полями она не откладывается. Первичное поровое поле, окруженное вторичной оболочкой, превращается в пору. *Поры*, расположенные в смежных стенках соседних клеток, имеют вид канала, пересеченного в середине мембраной поры, называемой также замыкающей пленкой. Длина канала зависит от толщины вторичной оболочки. Такие поры называют *простыми* (рис. 17 А). При ее рассмотрении с помощью светового микроскопа мембрана выглядит сплошной, но электронно-микроскопические исследования показывают, что она представляет собой систему тончайших сквозных плазмодесменных канальцев, пересекающих первичные оболочки и разделяющую их межклеточную пластинку. Поры осуществляют симпластическую связь между клетками постоянных тканей.

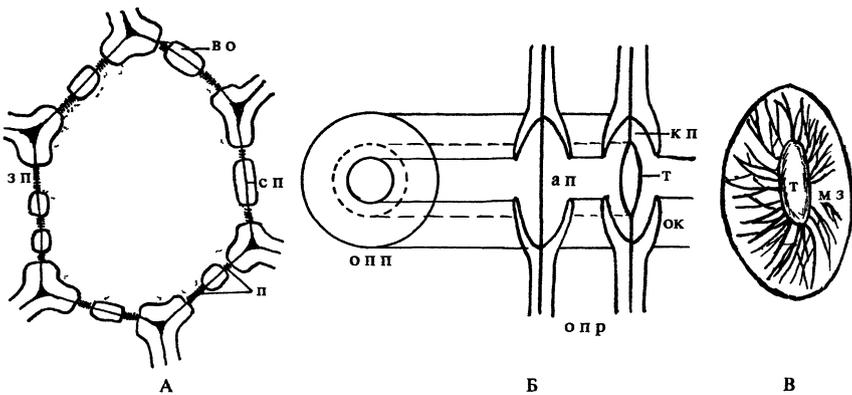


Рис. 17. Строение простой (А) и окаймленных (Б, В) пор

Обозначения: а.п — апертюра поры, в.о — вторичная оболочка, з.п — замыкающая пленка поры, пронизанная плазмодесменными канальцами, к.п — камера поры, м.з — маргинальная (красная) зона замыкающей пленки окаймленной поры с торусом, ок — окаймление поры, о.п.п — окаймленная пора в плане, о.п.р — окаймленные поры в разрезе, п — простые поры, сп — срединная пластинка, т — торус

Поры особого типа развиваются в оболочках клеток, проводящих воду. При их формировании вторичная оболочка нависает над первичным поровым полем в виде свода, образуя окаймление (рис. 17 Б). Так как пора

одной клетки строго супротивна pore другой клетки, то общая камера двух таких *окаймленных* пор приобретает очертания двояковыпуклой линзы, пересеченной мембраной поры. Камера каждой поры открывается в полость клетки отверстием, называемым *апертурой*. Мембрана поры, которая сначала устроена так же, как в простой pore, впоследствии приобретает иное строение. Плазмодесмы разрушаются вследствие лизиса всего содержимого клетки, из поровой мембраны исчезают пектиновые вещества и гемицеллюлоза, остается только сеть микрофибрилл целлюлозы, сквозь которую осуществляется фильтрация воды (рис. 17 В). В плане окаймленная пора имеет двухконтурные очертания: внешний контур соответствует окаймлению, а внутренний — апертуре поры (рис. 17 Б). У многих хвойных растений поровая мембрана в середине утолщена, образуя *торус*.

Наряду с окаймленными порами стенки некоторых водопроводящих элементов (сосудов) имеют *перфорации* — крупные сквозные отверстия, образование которых связано с разрушением части клеточной стенки.

Дифференциация многих клеток сопровождается изменением химического состава их оболочек, приобретающих при этом специфические свойства.

Одревеснение оболочки, очень широко распространенное у высших растений, обусловлено появлением в ней *лигнина* — высокополимерного аморфного вещества фенольной природы, не растворимого в воде.

Применяемые в анатомии растений цветные реакции для выявления в оболочках лигнина основаны на взаимодействии реактивов с разными компонентами его молекулы: компонентом-М, дающим красное окрашивание после проведения реакции Меуле с перманганатом калия, и более широко распространенным компонентом-Ф, приобретающим малиново-красный цвет после последовательной обработки срезов спиртовым раствором флороглюцина и соляной кислотой.

Инкрустируя клеточную оболочку, лигнин вытесняет находящийся между микрофибриллами целлюлозы матрикс. Степень одревеснения разных частей оболочки разная. Наиболее сильно одревесневает срединная пластинка, которая содержит от 60 до 90 % всего лигнина оболочки. Сильно одревесневает также первичная оболочка, в которой целлюлозы немного. Интенсивность одревеснения вторичной оболочки уменьшается от ее наружных слоев к внутренним, по мере увеличения в них количества целлюлозы.

Лигнифицированная оболочка теряет эластичность, поэтому одревеснение начинается после окончания роста клеток. Оболочка приобретает твердость, увеличивается ее прочность на сжатие, но уменьшается прочность на изгиб. Естественно, такие особенности оболочек важны для клеток, составляющих механические ткани растений, а также для клеток, участвующих в создании восходящего тока воды с растворенными в ней веществами. Таким образом, одревеснение представляет собой один из важных факторов жизнеобеспечения растений, вызванный их переходом к наземному образу жизни.

Довольно редко в растениях происходит раздревеснение оболочек. Этот процесс может быть естественным и патологическим. Имеются сведения о раздревеснении толстостенных склереид, содержащихся, например, в незрелых плодах айвы, которые при созревании становятся мягкими. Раздревеснение может быть следствием деятельности паразитических грибов, разлагающих лигнин с помощью вырабатываемых ими ферментов. Некоторые виды трутовиков вызывают белую гниль древесины живых деревьев.

Опробковение обусловлено появлением в оболочке *суберина*, состоящего, главным образом, из насыщенных жирных кислот, в том числе из феллоновой кислоты ($C_2H_4(OH)COOH$). Суберин устойчив против сильных окислителей, но растворяется в кипящих растворах щелочей. Он откладывается в виде пластинки во вторичной оболочке, но всегда отделен от полости клетки целлюлозной третичной оболочкой. Слои суберина обычно чередуются со слоями воска.

Суберинизированные оболочки практически не проницаемы ни для жидких, ни для газообразных веществ, поэтому клетки с такими оболочками отмирают. Эти клетки приурочены к периферическим тканям стебля и корня, осуществляя защиту растения от потери воды. Опробковение оболочек характерно для клеток пробки, экзодермы. Оно бывает и у клеток, расположенных в глубине органов, например, в клетках эндодермы и клетках, содержащих отложения оксалата кальция. Нередко этот процесс происходит близ мест повреждения. Опробковевшие клетки создают преграду на пути проникновения в растение гиф паразитических грибов, бактерий и вирусов.

Кутинизация обусловлена отложением на поверхности клеток или в толще их оболочек *кутина*. В химическом отношении он сходен с суберином, но отличается от него составом жирных кислот, среди которых нет феллоновой кислоты. В отличие от суберина кутин не растворяется в концентрированных кипящих щелочах. Кутинизация свойственна, главным образом, наружным стенкам эпидермальных клеток, кутин откладывается на поверхности плодов, кутинизируются оболочки клеток семенной кожуры, клеток хлорофиллоносной ткани листьев, ограничивающих крупные межклетники или воздухоносные полости.

Предшественники кутина, синтезируемые протопластом эпидермальной клетки, проходят через наружную стенку в виде полужидкого продукта. На воздухе они окисляются, полимеризуются и затвердевают, что приводит к образованию *кутикулы*. Иногда кутин остается внутри оболочки, образуя кутинизированный слой, содержащий наряду с кутином также целлюлозу, пектиновые вещества и воск. На поверхности кутикулы обычно откладывается и эпикутикулярный воск, создающий дополнительную защиту от неблагоприятных факторов внешней среды.

Так же, как и опробковение, кутинизация способствует уменьшению транспирации, однако кутин, в отличие от суберина, склонен к некоторому

набуханию, поэтому через кутикулу растение все же теряет некоторое количество воды.

Суберин, кутин и воск представляют собой липидные компоненты клеточной оболочки, сходные в химическом отношении, поэтому специфических реакций, позволяющих выявлять каждое из этих веществ, нет. Обычно пользуются спиртовым раствором судана III или IV, от которого оболочки розовеют.

Минерализация, увеличивающая твердость оболочки, состоит в ее инкрустации химическими веществами, вытесняющими матрикс. Минеральные вещества могут откладываться также на внутренней и наружной поверхностях оболочки, а иногда и внутри нее. Чаще всего в оболочках встречаются кремнезем и соли кальция, в том числе углекислая известь и оксалаты (соли щавелевой кислоты).

Ослизнение оболочки происходит вследствие ее химического перерождения, приводящего к образованию углеводов-пентозанов ($(C_5H_8O_4)_n$), гексозанов ($(C_6H_{10}O_5)_n$) и их производных. Эти вещества не растворимы в спирте, эфире, сероуглероде. В воде они сильно набухают. Так как разные вещества при набухании имеют разную консистенцию, их делят на сильно расплывающиеся *слизи* и более клейкие, вытягивающиеся в нити *камеди*. Четких различий между ними нет. Сухие слизи и камеди, а также содержащие их оболочки, твердые, хрупкие, нередко они имеют роговую консистенцию, но при набухании становятся желеобразными.

Набухшие семена с ослизневшей кожей лучше прикрепляются к почве. Ослизнение клеток корневого чехлика усиливает поступление воды к растущему кончику корня. С ослизнением части оболочек водопроводящих элементов связано образование перфораций. Ослизнение оболочек наружных клеток спорангиев и гаметангиев способствует их вскрыванию.

Образование камедей обычно связано с патологическими процессами, при этом химическое перерождение затрагивает не только оболочки, но и протопласты клеток. Камедетечение (гуммоз) наблюдается при механических повреждениях стволов многих плодовых растений (слива, вишня, персик, миндаль и др.), а также некоторых видов акаций и астрагалов. Из камедей большую известность имеет гумми-арабик, получаемый из аравийской акации.

Таким образом, преобразования оболочек растительных клеток очень важны для дифференциации постоянных тканей. Часто они связаны с действием внешних факторов, в том числе патогенных. Поэтому такие процессы, как одревеснение, опробковение, ослизнение могут происходить в разных тканях.

Как бы ни были велики изменения оболочек в процессе дифференциации клеток, однако ее основу составляют преобразования их протопластов, затрагивающие все органоиды, включая ядро, нередко увеличивающее плоидность. Органоиды приобретают типичное для них строение. Возрастает

число тех из них, которые в дифференцированной клетке несут наибольшую функциональную нагрузку.

Наряду с прогрессивной дифференциацией, при которой усложняется строение протопласта, у растений широко распространена и регрессивная дифференциация, приводящая к разрушению всех его компонентов. В таких клетках вскоре после окончания роста и формирования структурных особенностей оболочек происходит лизис их содержимого с помощью гидролизующих ферментов. Клетки, представленные одними оболочками, играют в растении опорную роль, входят в состав механических тканей, а также участвуют в проведении воды.

Таким образом, дифференциация — очень сложный процесс, сопровождающийся и химическими, и ультраструктурными, и морфологическими преобразованиями клеток, определяющими их функциональную специализацию.

Главную функцию тканей определяет характер дифференциации большинства составляющих ее клеток. Однако некоторые клетки имеют особый тип развития. Это приводит к морфологической неоднородности ткани и ее полифункциональности. Такая ткань может входить в состав разных структурно-функциональных систем растения.

Принимая во внимание, что ткань представляет собой совокупность взаимосвязанных клеток, единых по происхождению, то есть образованных одной и той же меристемой, в дальнейшем изложении материала мы отдаем предпочтение подробному анализу именно тканей, как понятиям гистологическим, а не характеристике слагаемых ими функциональных систем.

Глава 5

Постоянные ткани

1. Покровные ткани

Образование покровных тканей было одним из основных следствий перехода растений к жизни на суше. Разные условия, в которых развиваются подземные и надземные органы растений, определяют и особенности строения их покровных тканей.

1.1. Эпидерма

В эволюции растений эпидерма возникла как приспособление для защиты внутренних тканей от высыхания. В дальнейшем она приобрела и дополнительные функции, из которых важнейшее значение имеют осуществление газообмена и транспирации, а также способность к поглощению и выделению некоторых веществ и функция защиты от проникновения болезнетворных организмов и поедания животными. Эта мультифункциональность связана с морфолого-физиологической дифференциацией клеток эпидермы.

Эпидерма образуется из протодермы, которая обособляется от остальных клеток верхушки побега под конусом нарастания на уровне самых молодых листовых зачатков.

В поперечном сечении клетки эпидермы обычно таблитчатые, их внешние стенки толще боковых (антиклинальных) и внутренних (периклинальных). Эпидерма состоит из клеток нескольких типов: основных, слагающих большую часть ткани, замыкающих клеток устьиц, клеток волосков, или трихом (от греч. *trichoma* — волосы), отсутствующих у некоторых растений. В эпидерме злаков и осок основные клетки трех типов: длинные, короткие, или вставочные, отчленяющиеся от длинных в период развития ткани, и крупные пузыревидные, имеющие на поперечных срезах грушевидные очертания.

Основные клетки расположены очень плотно. В эпидерме стеблей и линейных листьев они в верхней проекции продолговатые, в листьях с широкими пластинками — более или менее изодиаметрические или лопастные (рис. 18). На поверхностных срезах стенки клеток ровные или волнистые.

Наружные стенки клеток покрыты кутикулой. Толстые стенки листьев агавы, кливии, лука и других растений имеют несколько кутинизированных слоев, чередующихся со слоями целлюлозы (рис. 19). Кутикула иногда

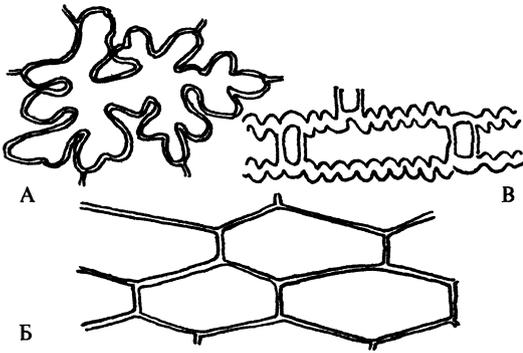


Рис. 18. Очертания клеток эпидермы листьев в верхней проекции: А — недотрога мелкоцветковая; Б — рео разноцветное; В — овсяница овечья

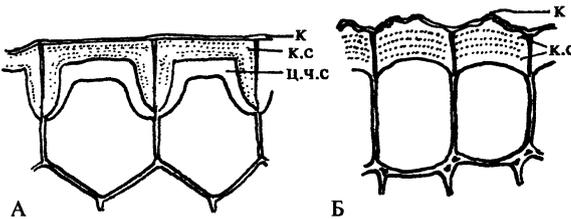


Рис. 19. Клетки эпидермы листьев в разрезе у одного из видов алоэ (А) и у лука репчатого (Б). Обозначения: к — кутикула, к.с — кутикулярные слои; ц.ч.с — целлюлозная часть стенки

вклинивается между боковыми стенками клеток (рис. 19 А). Неравномерное отложение кутина на поверхности клетки приводит к образованию кутикулярного рисунка, специфичного для каждого вида. При изучении кутикулы с помощью сканирующего микроскопа она выглядит бугорчатой, морщинистой, гребневидной, ячеистой и т. д.

Поверх кутикулы обычно откладывается воск, придающий поверхности органа сизоватый оттенок. Воск можно стереть, но через несколько дней он восстанавливается. Отложения эпикутикулярного воска имеют вид чешуек, гранул, стерженьков или образований другой формы.

Наличие толстых, часто кутинизированных наружных стенок эпидермальных клеток, кутикулы и воскового налета определяют защитную роль этой ткани не только от излишней потери воды, но и от нападения животных, повреждений от ударов дождевых капель, града, проникновения внутрь органа гиф гриба, болезнетворных бактерий и вирусов.

В наружной стенке основных клеток эпидермы могут быть поры, которые либо доходят до кутикулы, как у ковыля, либо слепо заканчиваются в толще стенки.

У некоторых растений, например, у многих злаков, у купены, а также хвойных, оболочки основных клеток эпидермы одревесневают, у хвоей — окремневают. Как правило, основные эпидермальные клетки живые. Они содержат хлоропласты, реже — лейкопласты. Раньше считали, что хлоропласты

свойственны эпидермальным клеткам только тенелюбивых растений. Однако они характерны и для многих светолюбивых растений, в том числе пеларгонии, подсолнечника, короставника, многих суккулентов и др. В отличие от хлоропластов ассимилирующей ткани хлоропласты эпидермальных клеток фотосинтетически менее активны. Они имеют слабо развитую систему внутренних мембран, малочисленные граны состоят из немногих тилакоидов. Слабое развитие мембранной системы свойственно и лейкопластам, встречающимся в основных клетках эпидермы подорожника большого и других растений. Крахмала в них обычно не бывает. Эпидермальные клетки лепестков цветка и сочных плодов содержат *хромoplastы* (каротиноидопласты).

Для основных эпидермальных клеток характерна крупная центральная вакуоль, накапливающая оксалат кальция, танины, алкалоиды, пигменты и другие вещества. В большинстве случаев, эти вещества встречаются лишь в некоторых клетках, представляющих собой идиобласты, как у копытня. Пигменты бывают обычно либо в виде антоциана, красного в кислой, синего — в щелочной средах, либо в виде желтого антохлора. Короткие клетки эпидермы злаков содержат кремниевые тельца.

Таким образом, основные эпидермальные клетки биологически активны.

Устьице представляет собой пару замыкающих клеток, разделенных межклетником. У многих растений устьице ассоциировано с околоустьичными клетками, которые внешне могут отличаться от основных клеток. Устьице вместе с околоустьичными клетками называют устьичным аппаратом, или устьичным комплексом. Устьица осуществляют газообмен и транспирацию.

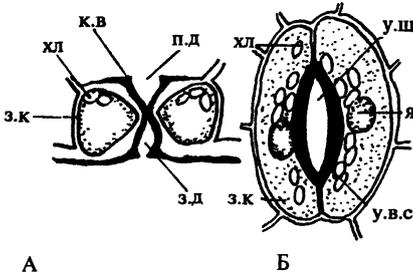


Рис. 20. Замыкающие клетки устьица в разрезе (А) и в плане (Б).

Обозначения: з.д — задний дворик устьичной щели, з.к — замыкающие клетки, к.в — кутикулярные выросты, п.д — передний дворик устьичной щели, у.в.с — утолщенная внутренняя стенка замыкающей клетки, у.щ — устьичная щель, хл — хлоропласты, я — ядро

ренного на концах. Наружное расширение называют передним двориком, внутреннее — задним двориком (рис. 20 А). Ширина центральной части

Каждая из замыкающих клеток в плане обычно имеет очертания семени фасоли (рис. 20 Б). Вогнутые стенки клеток, ограничивающие межклетник — устьичную щель, — утолщены значительно сильнее стенок, соприкасающихся с околоустьичными клетками. Наружные и внутренние стенки замыкающих клеток покрыты кутикулой. На поперечных срезах эпидермы обычно видны две пары кутикулярных клювовидных выростов — над входом в устьичную щель и на противоположном, внутреннем ее конце, граничащим с подустьичной полостью. Поэтому устьичная щель имеет вид небольшого канала, воронковидно расши-

устьичной щели непостоянна: при ее расширении устьице открывается, при сужении — закрывается.

Функционирующие замыкающие клетки живые, с хорошо выраженным ядром и хлоропластами, имеющими граны, состоящие из нескольких тилакоидов. Между замыкающими и околоустьичными клетками нередко встречаются плазмодесмы.

Особое строение имеют устьица злаков. Их замыкающие клетки в плане продолговатые, у них утолщены не только стенки, ограничивающие устьичную щель, но и стенки, примыкающие к околоустьичным клеткам. Между этими утолщенными стенками остается узкий канал, связывающий тонкостенные концевые участки клеток, содержащие нормально развитый протопласт, но ядро состоит из 2 частей, соединенных тонким мостиком, расположенным в этом канале (рис. 21 А). Имеются сведения, что на концах замыкающих клеток образуются сквозные отверстия диаметром 0,15–4 мкм, через которые протопласт одной клетки сообщается с протопластом другой.

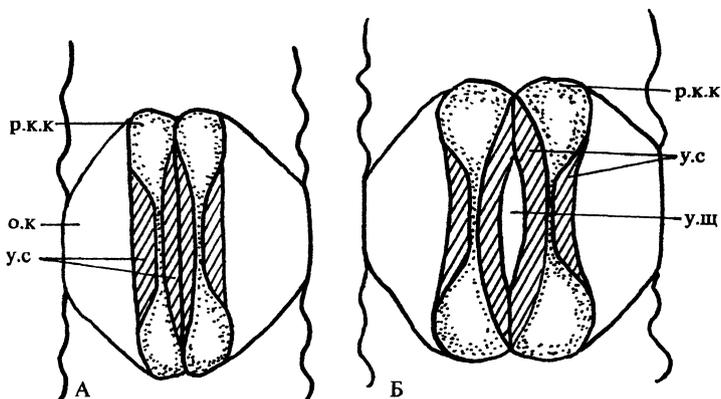


Рис. 21. Устьице злака с закрытой (А) и открытой (Б) устьичной щелью. *Обозначения:* о.к — околоустьичная клетка, р.к.к — расширенные концы клеток, у.с — утолщенные стенки замыкающих клеток, у.щ — устьичная щель

Механизм открывания и закрывания устьичной щели основан на осмотических явлениях, однако в работе устьица участвуют все органоиды протопласта, о чем свидетельствуют периодические изменения их строения. Так, в замыкающих клетках открытых устьиц кормовых бобов ядра округлые или лопатные, в закрытых — более или менее веретеновидные. В замыкающих клетках открытых устьиц движение гиалоплазмы медленное, что связано с увеличением ее вязкости, в закрытых — движение интенсивное, так как гиалоплазма более жидкая за счет воды, выходящей из вакуоли. Определяющую роль в процессе открывания и закрывания устьица играют изменения

вакуолярной системы. При избытке в растении воды вакуоли замыкающих клеток активно насыщаются водой из окружающих клеток и подустычной полости. Объем вакуолей увеличивается, осмотическое давление в замыкающих клетках повышается. Возрастание давления на оболочки приводит к тому, что тонкие стенки клеток, граничащие с околоустьичными клетками, растягиваются в тангентальном направлении, а утолщенные стенки, обращенные к устьичной щели, расходятся, устьичная щель расширяется. Через нее наружу выходят пары воды и осуществляется газообмен (рис. 22 А).

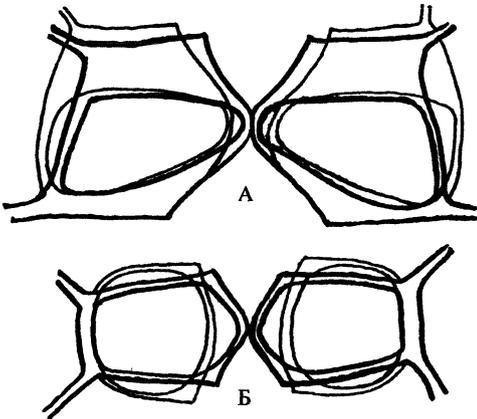


Рис. 22. Устьица амариллиса (А) и листовенного мха (Б) в разрезе. Толстыми линиями показаны очертания замыкающих клеток при закрытой устьичной щели, тонкими — при открытой

Известно, что увеличение сосущей силы клетки связано с повышением концентрации веществ, находящихся в вакуолярном соке. Долгое время считали, что это достигается поступлением в вакуоль водорастворимых сахаров, возникающих при гидролизе крахмала, ассимилированного хлоропластами замыкающих клеток. В настоящее время установлено, что роль углеводов в этом процессе ограничена. Важнейшее значение имеет поступление в вакуоль осмотически активных одновалентных катионов, прежде всего катионов калия. Они переходят в вакуоль из органоидов самой замыкающей клетки и из других клеток эпидермы.

Закрывание устьица объясняется падением осмотического давления вследствие выхода из вакуолей замыкающих клеток воды и катионов, которые частично аккумулируются их органоидами, а частично выводятся из этих клеток; объем вакуолей сокращается, растянутые тонкие стенки клеток спадаются, утолщенные стенки смыкаются, устьичная щель сокращается — устьице закрывается.

Работа устьичного аппарата требует затраты энергии, источником которой, по-видимому, служат углеводы. Об этом можно судить по уменьшению размеров крахмальных зерен, находящихся в хлоропластах замыкающих клеток. В замыкающих клетках закрытых устьиц они крупнее.

Не у всех растений открывание устьица связано с растяжением замыкающих клеток в тангентальном (параллельном поверхности) направлении. У мхов и некоторых высших споровых растений растягиваются тонкие верхняя и нижняя стенки, и замыкающие клетки вытягиваются в радиальном направлении (рис. 22 Б). У злаков открывание устьица обусловлено увеличением объема тонкостенных концевых участков замыкающих клеток, приобретающих при этом гантелевидные очертания (рис. 21 Б).

Разные растения выработали определенный ритм работы устьичного аппарата. Состояние, в котором находятся замыкающие клетки, зависит не только от содержания в растении воды, но и от многих внешних условий, в том числе температуры, инсоляции, состава воздуха и др., однако ведущая роль принадлежит обычно какому-либо одному фактору.

У большинства растений устьица открыты и днем, и ночью, закрываясь лишь при уменьшении содержания воды. В жаркие часы устьица обычно закрыты, но у растений пустынь они открыты. У некоторых растений, например, у каланхоэ, они открываются ночью и закрываются днем.

По способам образования устьичные аппараты делят на 3 типа: *перигенный*, *мезогенный* и *мезо-перигенный*. Начало устьичному аппарату дает клетка, называемая *меристемой*, которая отчленяется от основной эпидермальной клетки.

При развитии перигенного аппарата меристемой, делясь, образует только пару замыкающих клеток. Сформировавшееся таким путем устьице окружено обычными основными клетками, как у ириса. При развитии мезогенного аппарата меристемой после ряда последовательных делений образует и замыкающие, и все околоустьичные клетки (злаки, крестоцветные, гвоздичные). Мезо-перигенный аппарат формируется в том случае, если из меристемой возникают замыкающие и лишь некоторые околоустьичные клетки.

В полностью дифференцированной эпидерме трудно определить способ образования устьичного аппарата, поэтому, описывая его, обычно пользуются другой, более распространенной морфологической классификацией, основанной на числе околоустьичных клеток и их расположении относительно длинной оси устьица.

У двудольных наиболее распространены 4 типа устьичных аппаратов. *Аномоцитный*, или беспорядочно-клеточный, характеризуется наличием вокруг замыкающих клеток нескольких околоустьичных клеток, не отличающихся от основных клеток эпидермы; в их расположении нет четко выраженной закономерности (лютик, борец) (рис. 23 А). *Анизоцитный*, или неравноклеточный, имеет 3 околоустьичные клетки разных размеров (капуста, очиток) (рис. 23 Б). *Парацитный*, или параллельно-клеточный, снабжен двумя околоустьичными клетками, расположенными вдоль замыкающих клеток, параллельно устьичной щели (подмаренник) (рис. 23 В). *Дицитный*, или двуклеточный, тоже имеет две околоустьичные клетки, но их смежные

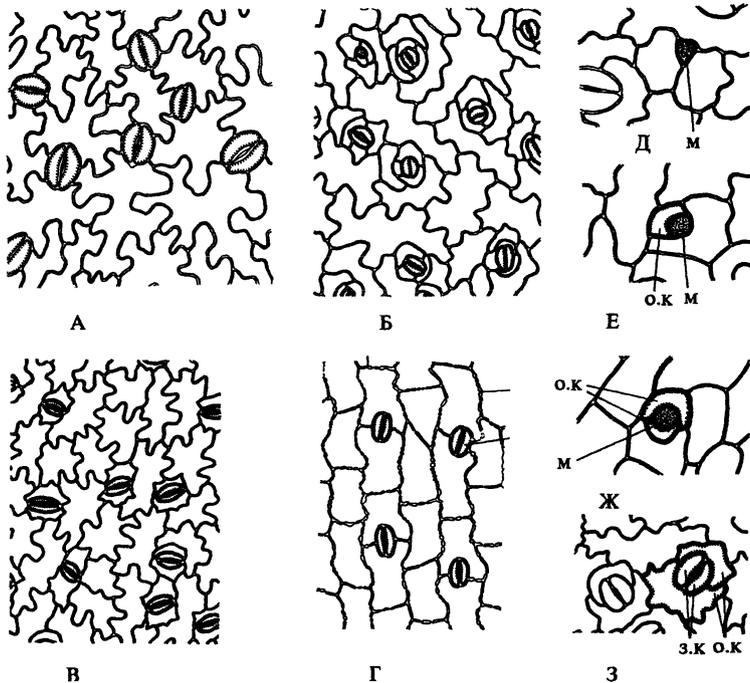


Рис. 23. Типы устьичных аппаратов по характеру расположения и числу околоустьичных клеток: А — аномоцитный; Б — анизоцитный; В — парацитный; Г — диацитный; Д–З — последовательные стадии развития диацитного устьичного аппарата.

Обозначения: з.к — замыкающие клетки, м — меристемойды, о.к — околоустьичные клетки

стенки ориентированы перпендикулярно устьичной щели (гвоздика, звездчатка) (рис. 23 Г–З).

У однодольных, наряду с распространенным у злаков парацитным, встречаются также *тетрацитный* и *гексацитный* типы устьичного аппарата. В первом случае устьице окружено 4 симметрично расположенными околоустьичными клетками: две клетки параллельны устьичной щели, а две другие примыкают к полюсам замыкающих клеток (как у традесканции). Во втором случае устьичный аппарат имеет 6 околоустьичных клеток: две пары расположены симметрично вдоль замыкающих клеток, а 2 клетки как у традесканции занимают полярные положения.

Несмотря на большое структурное разнообразие устьичных аппаратов, нельзя, однако, достоверно определить, какой тип был исходным для эволюции этого весьма специализированного комплекса эпидермальных клеток.

В отличие от большинства высших растений, у которых замыкающие клетки находятся более или менее в одной плоскости, у хвощей устьичный аппарат состоит из 4 клеток, расположенных в 2 яруса: пара наружных клеток по строению сходна с основными клетками эпидермы, имеющими кремневые оболочки, а в качестве замыкающих функционируют клетки внутреннего яруса.

Трихомы, или волоски — выросты эпидермальных клеток, составляющие опушение органа. Их следует отличать от *эмергенцев* (от лат. *emergens*, *emergentis* — выбивающийся), в образовании которых участвует не только эпидерма, но и субэпидермальные ткани. Таковы шипы розы, крыжовника, ежевики.

Трихомы делят на 2 функциональных типа: *кроющие* и *железистые*. Первые служат для защиты растения от перегрева, излишней транспирации, поедания животными, вторые — участвуют в выделении веществ.

Трихомы бывают одноклеточными и многоклеточными (рис. 24, 25). И те и другие внешне разнообразны.

Из одноклеточных трихом наиболее простое строение имеют сосочки, или *папиллы*, представляющие собой невысокие, но широкие выросты эпидермальных клеток (рис. 24 М). Обилие папилл создает бархатистую поверхность органа. Они часто встречаются на лепестках (например, у люпина, фиалки), хорошо удерживая пыльцу.

Нитевидные волоски, как и папиллы, — выросты эпидермальных клеток, но более длинные. Особенно длинные волоски (50–60 мм и более) развиваются на семенах хлопчатника.

Одноклеточные волоски могут быть пузыревидными (хрустальная трава, рохей) (рис. 24 К), крючковидными, содержащими цистолит, как у хмеля (рис. 24 Н), и разветвленными, 2–3-раздельными (рис. 24 Г, Д).

Многоклеточный волосок, как правило, отделен стенкой от образовавшей его клетки эпидермы. Простой волосок представляет собой однорядную многоклеточную нить (рис. 24 В). У некоторых видов ястребинки развиваются многорядные волоски. Наряду с простыми, широко распространены ветвистые волоски, которые могут быть перистыми (рис. 24 И) и звездчатыми (рис. 24 Ж, З), и чешуйки (рис. 24 Л).

Перистый волосок имеет многоклеточную главную ось, от которой в местах сочленения клеток отходят боковые «веточки».

Чешуйки называют также *пельтатными волосками* (от лат. *peltatus* — дисковидный, щитовидный). Они состоят из многоклеточной пластинки и короткой ножки, у некоторых волосков ножек нет.

Функция кроющих волосков в течение их жизни меняется. Самые молодые волоски, образующиеся до формирования устьичного аппарата, имеющие тонкую оболочку и слабо развитую кутикулу, обычно хорошо транспирируют. После того, как эта функция переходит к устьицам, оболочки волосков и кутикула утолщаются, а протопласты в большинстве случаев

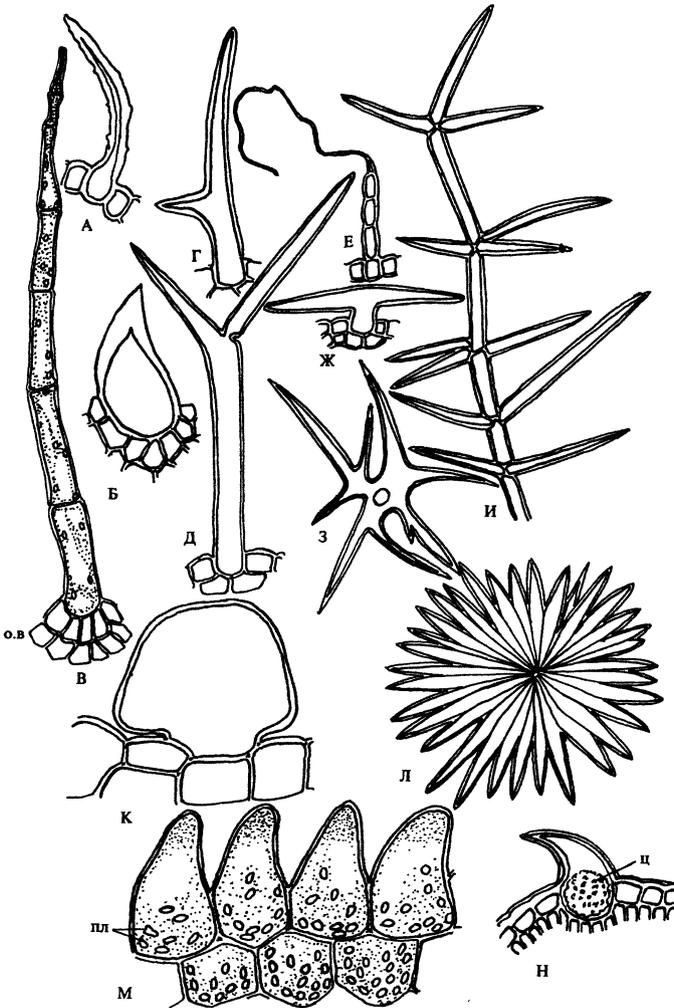


Рис. 24. Типы волосков: А — цепляющийся одноклеточный волосок хмеля; Б — шиповидный волосок ясенника; В — простой многоклеточный волосок сенполии (узумбарской фиалки); Г, Д — двураздельные волоски свербиги; Е — простой многоклеточный волосок паутинистого опушения лопуха войлочного; Ж, З — звездчатые волоски икотника в разрезе (Ж) и в плане (З); И — перистый волосок коровяка; К — одноклеточный водозапасающий волосок рохеи; Л — чешуйчатый волосок облепихи; М — папиллы на лепестках люпина; Н — крючковидный волосок хмеля с цистолитом.

Обозначения: о.в. — основание волоска, пл — пластиды, ц — цистолит

отмирают, полости клеток заполняются воздухом. Такие волоски, составляющие светлый покров на поверхности органа, отражая солнечные лучи, защищают растение от перегрева и потери влаги. По времени это обычно совпадает с окончанием роста несущего волоски органа. С возрастом часть волосков опадает.

Не у всех растений крошечные волоски омертвевают. У сенполии (узумбарской фиалки), например, их протопласты содержат хлорофилловые зерна и сохраняются в течение всей жизни листа.

Железистые волоски также могут быть одноклеточными и многоклеточными. Из одноклеточных к ним близки жгучие волоски крапивы, которые часто относят к крошечным волоскам (рис. 25 Ж). Волосок представляет собой ретортообразную клетку, расширенная часть которой погружена в цоколь из субэпидермальных тканей. В связи с этим такие волоски нередко считают эмергенцами. Верхняя, свободная, постепенно сужающаяся к концу часть волоска имеет толстую кремниевую стенку. На самом ее конце

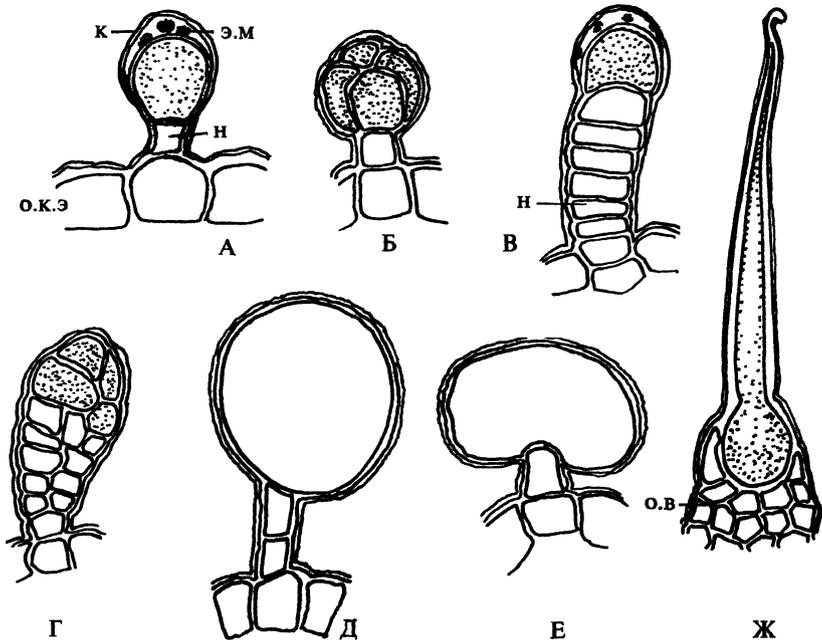


Рис. 25. Железистые волоски: А, Б — головчатые волоски сенполии; В, Г — многоклеточные волоски лопуха паутинистого; Д, Е — головчатый и пельтатный волоски мари белой; Ж — жгучий волосок крапивы.

Обозначения: к — кутикула, н — ножка, о.в — основание волоска, о.к.э — основная клетка эпидермы, э.м — скопления эфирного масла

находится тонкостенная, легко отламывающаяся при соприкосновении с кожей маленькая головка. Волосок вонзается в кожу, изливая содержащуюся в ретортообразной клетке богатую гистаминами и ацетилхолином жидкость, вызывающую ощущение ожога. Ожоги от волосков некоторых тропических крапив могут привести к летальному исходу.

Многоклеточные волоски обычно головчатые. Такой волосок имеет одноклеточную или многоклеточную, иногда довольно длинную ножку, заканчивающуюся головкой, представляющей собой одну почти шаровидную клетку или группу клеток, покрытых кутикулой (рис. 25 А–Е). Железистые волоски обычно долговечнее кроющих.

Строение волосков, степень их развития, особенности расположения на органах создают разные типы *опушения*, представляющие собой важные морфологические признаки растений.

Бархатистое опушение обусловлено папиллами, шелковистое — прямыми, тонкими, прижатыми к поверхности волосками, мохнатое — извилистыми волосками, не имеющими определенной ориентации. Густые, обычно перистые волоски составляют войлочное опушение, а более или менее короткие простые волоски, отстоящие от поверхности — шерстистое. Для щетинистого опушения характерны толстостенные, твердые волоски, а для реснитчатого — волоски, расположенные по краю органа. Опушение может состоять из волосков одного или разных типов. Оно бывает равномерным и неравномерным. Верхняя и нижняя стороны листовой пластинки часто различаются степенью опушенности, нередко волоски развиваются только вдоль жилок или в местах их разветвления; на стеблях некоторых растений волоски располагаются продольными рядами.

1.2. Первичная покровная ткань корня

Наружную однослойную ткань молодого корня, топографически соответствующую эпидерме надземных вегетативных органов, называют *ризодермой* (от греч. *rhiza* — корень и *derma* — кожа), или *эпibleмой*, которая образует корневые волоски. Они осуществляют поглощение почвенной воды с растворенными в ней минеральными веществами, в связи с этим функционально ризодерма принадлежит к абсорбционной системе растения.

Первичная покровная ткань корня — *экзодерма* (от греч. *exo* — вне, снаружи) дифференцируется после отмирания недолговечных корневых волосков из подстилающих ризодерму одного или нескольких слоев паренхимных, многоугольных в очертаниях, плотно сомкнутых клеток с суберинизированными оболочками. Таким образом, экзодерма несопоставима с эпидермой ни по происхождению, так как развивается не из протодермы, ни по строению клеток. Учитывая необычность наружных тканей корня, более целесообразно рассмотреть их особенности в других местах книги.

1.3. Вторичная покровная ткань

Продолжительность жизни первичных покровных тканей неодинакова у разных растений и их органах. На листьях и стеблях травянистых растений эпидерма сохраняется до конца их жизни, как и экзодерма на корнях папоротниковидных и однодольных покрытосеменных растений. В стеблях древесных растений в корнях двудольных и голосеменных, характеризующихся вторичным утолщением, первичные покровные ткани заменяются вторичной покровной тканью — пробкой, или *феллемой* (от греч. *phellos* — пробка). Вместе с *феллогеном* и *феллодермой* она входит в состав *перидермы* (от греч. *peri* — возле, около) (рис. 26).

Феллоген, располагающийся между феллемой и феллодермой, представляет собой однослойную меристему, состоящую из коротких клеток, имеющих таблитчатые очертания поперечных сечений. Клетки феллогена вычлениаются обычно вследствие двух последовательных периклиналиных делений из живых клеток постоянных тканей. Чаще всего он закладывается в эпидерме, субэпидермальном слое и даже в глубоких слоях осевых органов. Из трех образовавшихся клеток средняя становится клеткой феллогена, или пробкового камбия.

Делясь периклиналино, клетки феллогена отчлениют наружу клетки феллемы, а внутрь — клетки феллодермы. Феллемы всегда бывает больше, чем феллодермы, состоящей чаще всего из 1–3 слоев. Клетки феллодермы живые, внешне сходные с клетками феллогена, обычно они содержат запасные вещества, которые используются феллогеном.

Только что образовавшиеся клетки пробки практически не отличаются от клеток феллогена. По мере образования новых клеток ранее образовавшиеся оттесняются к периферии и приступают к дифференциации. Обычно еще до окончания роста клетки на ее первичную оболочку откладывается суберин, иногда его слои чередуются со слоями воска. На субериновый слой со стороны полости клетки откладывается целлюлозная вторичная оболочка. В стенках клеток пробки пор нет. После опробковения оболочек протопласты клеток отмирают, их полости заполняются либо воздухом, либо бурыми или коричневыми смолистыми или дубильными веществами, а клетки пробки березы (ее называют берестой) — белым порошкообразным веществом — бетулином.

У некоторых растений, например, у березы, тюльпанного дерева, слои тонкостенных клеток пробки чередуются со слоями более толстостенных и узкопросветных клеток. У сосны, ели, лиственницы пробка состоит из 2–3 типов клеток: обычных клеток с более или менее утолщенными оболочками, прозрачных клеток с очень тонкими извилистыми радиальными (антиклинальными) стенками (так называемая губчатая пробка) и *феллоидов*, очень толстые слоистые оболочки которых не опробковывают, а одревесневают (совокупность этих клеток называют каменистой пробкой). Феллоиды

встречаются не только у хвойных, они развиваются и у лиственных древесных растений, например, у представителей семейств жимолостных, маслиновых.

В отличие от экзодермы, клетки которой тоже имеют опробковевшие оболочки, но располагаются в шахматном порядке, клетки пробки, как и всей перидермы, на поперечных срезах составляют радиальные ряды.

Пробка обладает не только водо- и газонепроницаемостью, но и теплоизолирующими свойствами, так как содержащийся в ее клетках воздух — плохой проводник тепла. Особенно велика роль пробки для надземных органов растений, живущих в регионах, климат которых подвержен сезонным изменениям.

1.4. Чечевички

В эпидерме газообмен происходит через устьица. После образования перидермы эпидерма отмирает и слущивается, а газообмен осуществляют чечевички (рис. 26). У большинства древесных растений они формируются уже в первый год жизни побега.

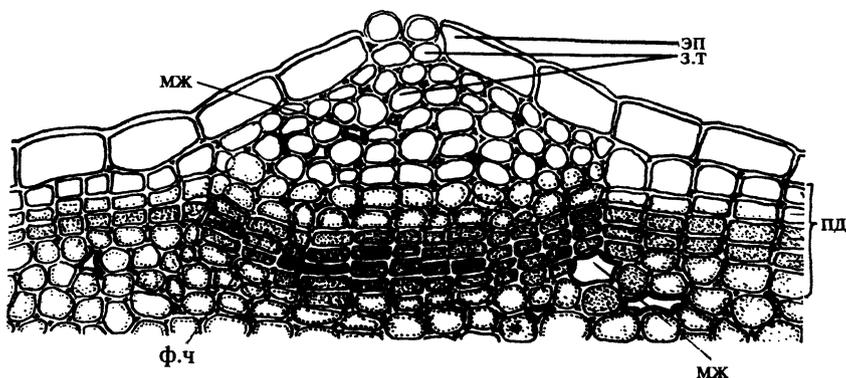


Рис. 26. Строение чечевички бузины.

Обозначения: з.т — заполняющая ткань чечевички, мж — межклетники, пд — перидерма, ф.ч — феллоген чечевички, эп — клетки эпидермы

Развитие чечевички начинается до появления перидермы. Обычно под некоторыми устьицами вследствие деления субэпидермальных клеток возникают бугорки, приподнимающие эпидерму, которая затем в этом месте разрывается. Клетки бугорка чаще всего округлые, тонкостенные, бесцветные, так как хлоропластов в них нет. Между клетками имеются межклетники. Совокупность этих клеток составляет *заполняющую*, или *выполняющую* ткань чечевички. Затем под заполняющей тканью закладывается феллоген чечевички в виде вогнутой линзы. Его клетки вычлениаются из паренхимных клеток

путем их периклиальных делений. Клетки феллогена чечевички разделены очень узкими межклетниками, достаточными однако для газообмена между заполняющей тканью и глубже лежащими тканями. Клетки феллогена, делясь периклиально, образуют новые клетки заполняющей ткани, что приводит к увеличению размеров чечевички. Клетки, прилегающие к феллогену снаружи, сначала уплощенные, затем они увеличиваются, округляются, между ними появляются межклетники. После образования чечевичек феллоген закладывается по всей окружности стебля, смыкаясь с феллогеном чечевички, которая оказывается внутри перидермы.

По строению заполняющей ткани чечевички варьируют. У одних растений (тополь, груша) она состоит из чередующихся слоев тонкостенных, рыхло расположенных и толстостенных, компактно лежащих клеток. Оболочки всех клеток опробковевают. У других растений (бузина, липа, ясень) заполняющая ткань рыхлая, оболочки слагающих ее клеток неопробковевшие. В таких чечевичках к концу вегетационного периода феллоген образует плотный многорядный слой клеток, называемый *закрывающим*. Он пронизан очень узкими межклетниками. Весной под давлением новых клеток заполняющей ткани, откладываемых феллогеном, закрывающий слой разрывается, и вентиляция усиливается. У березы, бука, сливы заполняющая ткань состоит из широких слоев рыхлых неопробковевших клеток, чередующихся с узкими слоями опробковевших, которые, скрепляя рыхлую ткань, осенью и зимой играют роль закрывающего слоя.

Чечевички разных растений внешне различны. Обычно они представляют собой мелкие бородавочки, слегка приподнимающиеся над поверхностью перидермы. У осины, тополя они имеют ромбические очертания, со временем в них возникают трещины. На стволах и многолетних ветвях березы чечевички похожи на черные горизонтальные штрихи. На срезах чечевички обычно имеют очертания двояковыпуклых линз.

В корнях чечевичек обычно нет, однако они обнаружены у сосны, растущей на болоте. В этом случае их образование, естественно, не связано с устьицами.

1.5. Корка

На стволах и толстых корнях древесных растений с возрастом формируется дополнительный защитный покров — корка, или *ритидом*. Его образование связано с неоднократным заложением феллогена, каждый новый слой которого закладывается глубже предыдущего после прекращения его деятельности. В этом случае развивается несколько перидерм. Из-за газо- и водонепроницаемости входящей в состав перидерм пробки, ткани, находящиеся между перидермами, отмирают, поэтому корка представляет собой комплекс мертвых тканей, наружные слои которых со временем слущиваются.

2. Абсорбционные ткани

Поглощение веществ, необходимых для жизни растений, осуществляется их поверхностью. У водорослей и высших растений, вторично перешедших к обитанию в воде, вся поверхность тела участвует в этом процессе, у наземных растений существуют специализированные структуры и ткани, непосредственно контактирующие с источником питания.

Из веществ, поступающих в растение из внешней среды, особую роль играет вода, так как питательные вещества перемещаются по растению в виде водных растворов.

У некоторых растений, живущих в регионах с жарким и сухим климатом, эпидерма образует волоски, абсорбирующие атмосферную влагу. У пустынных растений Африки они иногда появляются в большом числе в период с ноября по апрель. Волоски, поглощающие воду, часто встречаются и у растений, произрастающих в странах Средиземноморья, приуроченных к сухим солнечным местообитаниям. Такие волоски могут быть одноклеточными, как у рохии (рис. 24 К), и многоклеточными, часто весьма сложного строения. В одних случаях они состоят из живых клеток, активно поглощающих воду; в других — из мертвых клеток с тонкими водонепроницаемыми оболочками.

Весьма сложное строение имеют абсорбирующие воду волоски у тропических растений. Так, у фриезии волосок состоит из ножки и нескольких находящихся над ней клеток, поглощающих воду. При этом наиболее увеличивается объем самой верхней клетки. Эта многоклеточная структура погружена в воронкообразное углубление эпидермы и прикрыта сверху защитным «щитом», краевые, мертвые клетки которого упираются в эпидерму. При насыщении водой средняя часть «щита» располагается на уровне эпидермы, при высыхании абсорбирующие клетки спадают, а «щит» становится вогнутым (рис. 27).

У бескорневых растений почвенную воду поглощают ризоиды, а у растений, имеющих корни, — корневые волоски. *Ризоид*, образуемый клеткой эпидермы, обычно отделен от нее перегородкой. Чаще всего это очень длинная шланговидная тонкостенная клетка с закругленной верхушкой. При контакте с почвенными частицами верхушка ризоида уплощается, ветвится, приобретает многолопастные очертания (рис. 28 Г, Д). У многих листостебельных

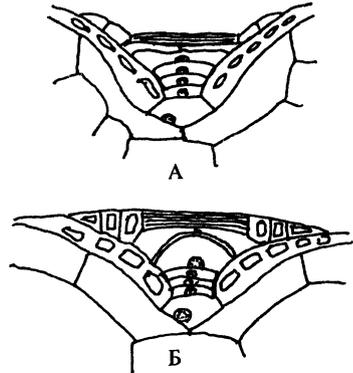


Рис. 27. Абсорбирующий волосок фриезии: А — в период насыщения водой; Б — в обезвоженном состоянии (объяснение в тексте)

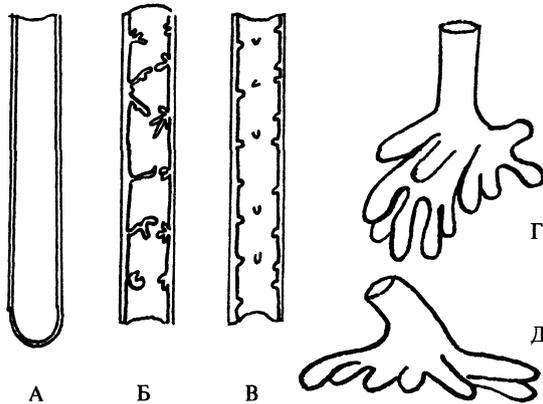


Рис. 28. Ризоиды мхов: А — простой ризоид маршанции; Б, В — язычковые ризоиды маршанции; Г, Д — лопастные ризоиды листостебельного мха

мхов встречаются ветвистые ризоиды. Нередко они расположены на стебле на всем его протяжении.

У печеночника маршанции ризоиды двух типов: простые, гладкостенные, и язычковые, внутренняя часть оболочек которых имеет зубчатые или иной формы выросты. Простые ризоиды, расположенные на нижней стороне таллома вдоль «срединного ребра», растут вниз, прикрепляя таллом к почве и поглощая из нее воду с растворенными в ней минеральными веществами (рис. 28 А). Язычковые ризоиды сплетены в тяжи, проходящие вдоль краев таллома на нижней его стороне. Они прижаты к таллону так называемыми брюшными чешуйками — амфигастриями. По язычковым ризоидам и между ними как по фитилю передвигается вода (рис. 28 Б, В).

У растений корнепобеговой организации в абсорбции почвенной воды, как уже было сказано, участвует эпиблема, или ризодерма, характерная особенность которой — наличие корневых волосков.

Как правило, они не отделены перегородками от образовавших их клеток. Исключение составляют некоторые папоротники, у которых эти перегородки есть, а также бромелии и марьянник луговой, имеющие многоклеточные корневые волоски. Волоски развиваются последовательно, от кончика корня к его основанию.

У многих видов растений каждая клетка ризодермы имеет волосок, отходящий от ее середины или расположенный ближе к морфологически нижнему ее концу. У некоторых растений сама клетка ризодермы, вытягиваясь, превращается в корневой волосок (рис. 29).

Обычно ризодерма состоит из 2 типов клеток: волосконосных, называемых *трихобластами* (от греч. *trichoma* — волосы и *blastos* — росток), и не име-

ющих волосков *атрихобластов*. У споровых растений, некоторых однодольных и двудольных покрытосеменных из семейства нимфейных эти клетки детерминируются очень рано, когда ризодерма находится еще в состоянии меристемы. У других растений ризодерма до начала развития корневых волосков состоит из однородных клеток, которые затем делятся поперек. Из образовавшихся при этом двух клеток апикальная, обращенная к кончику корня, становится трихобластом, а базальная, обычно более крупная, атрихобластом. Главное различие между трихобластами и атрихобластами состоит в том, что первые довольно долго пребывают в эмбриональном состоянии и значительно позднее атрихобластов приступают к дифференциации. Атрихобласты накапливают балластные вещества, впоследствии отторгаемые растением.

Развитие атрихобластов сопровождается их сильным удлинением, увеличением размеров поперечных сечений и активной вакуолизацией. У пальм, некоторых орхидей, злаков, сложноцветных наружные, а нередко и внутренние стенки атрихобластов утолщаются. Дифференциация этих клеток обычно заканчивается до начала образования корневых волосков трихобластами. Атрихобласты функционально сходны с основными клетками эпидермы, но отличаются от них отсутствием кутикулы.

Инициали трихобластов имеют крупное ядро и многочисленные цитоплазматические органоиды. Их переход в стадию растяжения, или роста, сопровождается появлением крупных вакуолей, пересеченных цитоплазматическими тяжами. Больше всего цитоплазмы концентрируется в центральной части клетки вокруг ядра (рис. 29).

Развитие корневого волоска начинается с появления небольшого бугорка на наружной стороне клетки. Рост волоска сосредоточен на его конце, такой рост называют апикальным. Он связан с особенностями строения оболочки трихобласта. К началу развития корневого волоска оболочка клетки двухслойная. Внутренний слой характеризуется параллельным расположением микрофибрилл целлюлозы, а наружный — беспорядочным. Этот слой, богатый аморфным матриксом, состоящим из пектинов и гемицеллюлоз, непрерывно образуется на конце растущего волоска, а одновременно с этим по всей внутренней поверхности его оболочки, от верхушки к основанию волоска, откладываются плотные слои микрофибрилл целлюлозы с небольшим количеством матрикса.

Наружная часть оболочки волоска ослизняется. Этот процесс сопровождается выделением на его поверхности кислых полисахаридов, а также угольной, уксусной, муравьиной кислот. Слизь притягивает воду, кислоты способствуют растворению многих минеральных соединений, находящихся в почве. С помощью слизи корневые волоски склеиваются с почвенными частицами, извлекая из них необходимые для питания вещества. Верхушки таких волосков, как и верхушки ризоидов, часто становятся многолопастными.

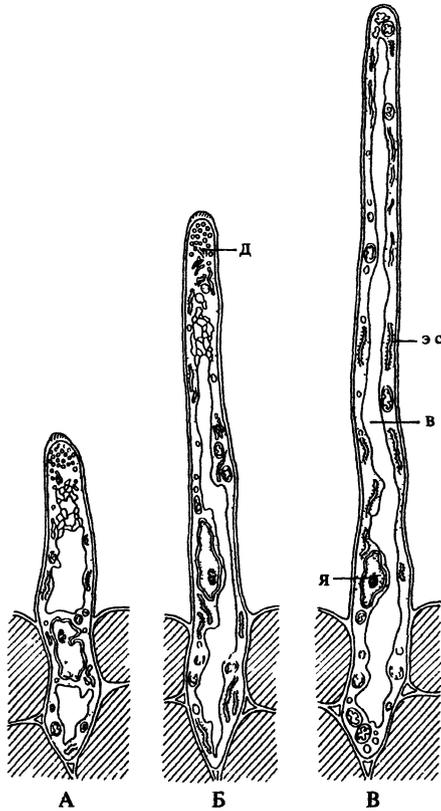


Рис. 29. Корневые волоски редьки на разных этапах развития: А, Б — начальные стадии развития; В — волосок, закончивший рост.

Обозначения: в — вакуоль, д — диктиосомы, э.с. — эндоплазматическая сеть, я — ядро

Волоски очень сильно увеличивают абсорбирующую поверхность корня, но они недолговечны, живут обычно несколько дней. Отмершие волоски опадают с поверхности корня, очень редко они сохраняются в течение 1–2 лет, но способность к поглощению воды теряют. У некоторых сложноцветных оболочки таких долговечных волосков утолщаются и одревесневают. Протяженность волосконосной зоны корня остается более или менее постоянной, так как вместо отмерших волосков клетки ризодермы, находящиеся недалеко от корневого чехлика, образуют новые волоски.

У тропических однодольных-эпифитов из семейств орхидных и ароидных корни свешиваются в виде пучка со стволов деревьев, на которых

эти растения живут, и не соприкасаются с почвой. Ризодермы с корневыми волосками такие воздушные корни не имеют. Вместо этого у них развивается многослойная ткань — *веламен*, имеющий вид серебристо-белого покрова. Он образуется вследствие периклинальных делений клеток поверхностного слоя корня. Клетки веламена бывают разной формы. Они всегда плотно сомкнуты, в процессе развития их протопласты отмирают. Оболочки клеток с внутренней стороны неравномерно утолщены, утолщения могут быть спиральными и сетчатыми (рис. 30).

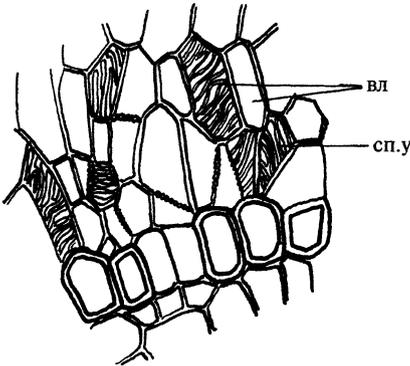


Рис. 30. Наружный покров (веламен) воздушного корня эпифитной орхидеи.
Обозначения: вл — веламен, сп.у — спиральные утолщения оболочек клеток

В сухую погоду клетки веламена заполнены воздухом, в дождливую — они поглощают воду, которая проникает в клетки через сквозные отверстия в оболочках, как по капиллярам.

Веламен обнаружен и в подземных корнях некоторых видов спаржи.

Сфагновые мхи имеют *гиалиновые клетки*. В стеблях они составляют многослойный покров, в однослойных листовых пластинках — расположены в ячейках сети, образованной трубчатými хлорофиллоносными клетками. Гиалиновые клетки — крупные мертвые со спиральными утолщениями внутренней части оболочек, со сквозными отверстиями («порами»), через которые внутрь поступает вода (рис. 31). Наличием гиалиновых клеток объясняется очень большая влагоемкость сфагновых мхов. Масса воды в живом растении во много раз превышает его сухую массу.

Наряду с водопоглощающими тканями, развивающимися на поверхности растения, в нем существуют также ткани и отдельные клетки, участвующие в абсорбции органических веществ. У мхов они расположены в местах контакта гаметофита с ножкой спорофита, в семенах — между зародышем и запасообразующей тканью, у растений-паразитов функцию поглощения веществ из растения-хозяина выполняет наружный слой клеток гаустория.

Клетки, участвующие в поглощении солей, встречаются в нижней эпидерме листьев некоторых подводных растений, например, элодеи и рдеста,

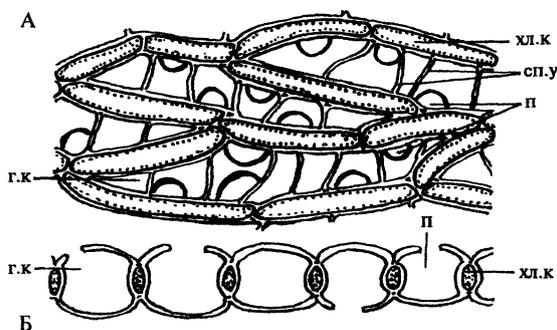


Рис. 31. Строение листа сфагнома: А — лист в плане; Б — лист в разрезе.

Обозначения: г.к — гиалиновые клетки, п — поры, сп.у — спиральные утолщения оболочек гиалиновых клеток, хл.к — хлорофиллоносные клетки

сходные с ними по строению клетки характерны и для некоторых паренхимных клеток флоэмы. Эти клетки называют «передаточными». Они представляют собой специализированные паренхимные клетки, приспособленные к массовому обмену продуктами метаболизма через наружные оболочки и мембраны — плазмалеммы, непосредственно осуществляющие поглощение веществ. Оболочка клетки образует многочисленные выросты (протуберанцы), вдающиеся в полость, что сильно увеличивает общую поверхность плазмалеммы, выстилающей сложный рельеф внутренней части оболочки.

Таким образом, наземные растения хорошо приспособлены не только к поддержанию на определенном уровне водного режима, используя для поглощения воды структуры разного происхождения, но и к осуществлению внутреннего транспорта органических веществ из одних тканей в другие.

3. Фотосинтезирующие ткани

Основу энергетического обмена всей биосферы составляет фотосинтез, в результате которого из углекислого газа и воды на свету образуются органические вещества и выделяется кислород. Высшие растения, оказавшиеся в наиболее благоприятных для фотосинтеза условиях, ежедневно создают 4,5 г углеводов на 1 м² поверхности листьев, а на всем земном шаре биологическая продуктивность растений достигает астрономических величин.

Осуществление фотосинтеза возможно благодаря сформировавшемуся в процессе эволюции растений структурно и химически сложному аппарату, состоящему из нескольких взаимосвязанных звеньев: зеленого пигмента хлорофилла, образующего хромопротеиды с протеидным комплексом расположенных в строме хлоропласта мембран, функциональной связи пластид

с другими органоидами клетки и формирования популяций клеток, составляющих специализированную фотосинтезирующую ткань — хлоренхиму.

Обычно ее относят к ассимилирующим тканям. Однако под ассимиляцией в широком смысле слова понимают синтез любых молекулярных компонентов клетки, происходящий в процессе усвоения ею веществ из внешней по отношению к ней среды, что в единстве с диссимиляцией — распадом веществ в организме — и составляет сущность обмена веществ. В связи с этим многие ткани не только растений, но и других живых организмов можно назвать ассимилирующими.

Хлоренхима — одна из разновидностей тканей, производных основной меристемы. Функционирующая клетка хлоренхимы имеет первичную оболочку с плазмодесменными каналцами, центральную вакуоль, постенный слой цитоплазмы с ядром и другими органоидами, из которых важнейшую роль играют хлоропласты.

Расположенные группами пластиды, митохондрии и особые микротельца — пероксисомы — контактирующие оболочками, составляют единую функциональную систему, осуществляющую не только фотосинтез, но и дыхание. Сопряженность этих процессов имеет важное значение для жизни клетки. Для создания молекулы углевода требуется определенное количество света. Однако заключенная в нем энергия может быть израсходована клеткой только посредством целой цепи процессов, составляющих акт дыхания. Кислород, выделяемый при фотосинтезе, используется для окисления углеводов, при этом образуется углекислый газ, вовлекаемый в фотосинтез, и освобождается энергия в более активной, мобильной, пригодной для расходования форме.

Активность фотосинтеза тесно связана со строением хлоропластов, внутренние мембраны которых, составляющие граны (рис. 32), содержат хлорофилла значительно больше, чем соединяющие граны тилакоиды стромы.

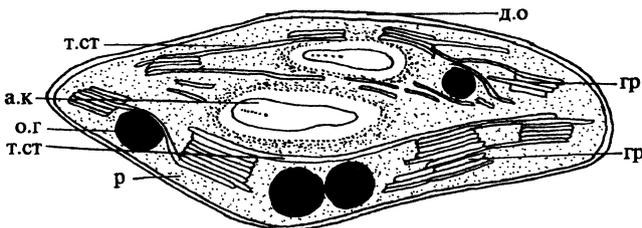


Рис. 32. Схема строения хлоропласта в фотосинтезирующей клетке.

Обозначения: а.к — отложения ассимиляционного крахмала, гр — граны, д.о — двумембранная оболочка пластиды, о.г — осмиофильные глобулы, р — рибосомы, т.ст — тилакоиды стромы

Число пластид в клетке неодинаково у разных растений. Из представителей отдела моховидных антоцерос имеет всего одну пластиду, а мний — свыше 100. Сильно варьирует число пластид в клетках хлоренхимы и у покрытосеменных растений: у пеперомии их 3–5, а у фасоли — 30–40.

В связи с тем, что для фотосинтеза необходим свет, хлоренхима располагается либо непосредственно под прозрачной кожицей, свободно пропускающей солнечные лучи, либо чуть глубже. Лучше всего эта ткань развита в листьях и молодых стеблях. Она есть и в чашелистиках, пестике, незрелых плодах многих растений.

Клетки хлоренхимы могут быть изодиаметрическими, округлых или овальных очертаний, лопастными, цилиндрическими, складчатыми. Цилиндрические клетки, длинные оси которых перпендикулярны поверхности органа, называют палисадными. Складки, возникающие из выростов внутренней части оболочки, значительно увеличивают внутреннюю поверхность клетки и, как следствие этого, — возможность размещения в постенном слое цитоплазмы большего числа пластид, чем в клетках с ровными стенками. Такие складчатые клетки имеют игольчатые листья сосны (см. рис. 151 Б).

Хлоренхиму листа называют *мезофиллом* (от греч. *mesos* — средний и *phylon* — лист). Он может быть однородным, состоящим из одинаковых клеток, или дифференцированным на столбчатый и губчатый. Клетки столбчатого мезофилла, называемого также палисадной тканью, плотно сомкнуты, клетки губчатого мезофилла имеют округлые или лопастные очертания и расположены рыхло. Наибольшей фотосинтетической активностью характеризуется столбчатый мезофилл, а губчатый мезофилл, в котором хорошо развита система межклетников, сообщающихся с устьицами, интенсивно участвует в газообмене.

Хлоропласты могут менять расположение в клетке. Их пассивное перемещение обусловлено движением цитоплазмы, а активное связано с изменениями интенсивности освещения. На рассеянном свете они приурочены к стенкам, параллельным поверхности органа, то есть перпендикулярным падающим лучам. На ярком свете пластиды перемещаются на боковые стенки, параллельные падающим лучам. В этом случае свет не попадает прямо на пластиды, а рассеиваясь, более равномерно их освещает. В темноте пластиды находятся, главным образом, близ внутренних стенок клетки.

Фотосинтез осуществляют не только клетки специализированной паренхимы. У тенелюбивых растений эту функцию выполняют также клетки эпидермы. У некоторых папоротников из рода адиантум эпидерма состоит из клеток, нижние (внутренние) стенки которых образуют складки, вдающиеся в их полости (рис. 33 В). В молодых стеблях двудольных растений хлоропласты встречаются и в клетках субэпидермальной механической ткани — колленхимы.

Своеобразно расположение фотосинтезирующих клеток у некоторых моховидных. У печеночника маршанции на верхней стороне таллома имеются

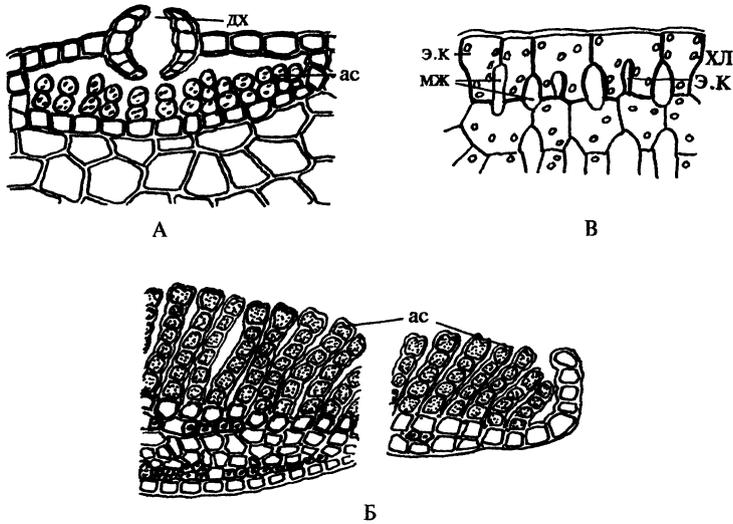


Рис. 33. Фотосинтезирующие структуры высших растений: А — поперечный срез таллома маршанции; Б — поперечный срез листа кукушкина льна; В — поперечный срез листа адиантума.

Обозначения: ас — ассимиляторы, дх — дыхальце, мж — межклетники, хл — хлоропласты, э.к — клетка эпидермы

камеры, со дна которых отходят цепочки хлорофиллоносных клеток, называемые *ассимиляторами*. В наружной стенке камеры находится отверстие, окруженное клетками, расположенными в несколько ярусов. Это дыхальце (иногда его называют устьицем), через которое внутрь камеры попадает воздух (рис. 33 А). У листостебельного кукушкина льна пластинчатые многоклеточные ассимиляторы, расположенные параллельно, составляют плотный слой на верхней стороне листа (рис. 33 Б).

Таким образом, в фотосинтезе могут участвовать разные ткани растений, но только у хлоренхимы эта функция не только главная, но и единственная. Для всех фотосинтезирующих тканей характерно более или менее поверхностное расположение, что позволяет наиболее оптимально использовать световую энергию.

4. Проводящие ткани

4.1. Общие сведения о проводящих тканях

Важнейшим приобретением растений в их морфологической эволюции было появление двух специализированных органов, ответственных за разные способы питания: корня, поглощающего воду и минеральные вещества

из почвы, и листа, создающего в процессе фотосинтеза органические вещества, необходимые не только как конструктивный материал для непосредственного образования новых клеток, но и для создания резерва этих веществ, реализуемых по мере надобности.

Фотосинтез не может происходить без воды, равно как рост и функционирование корня, также участвующего в синтезе органических соединений, в том числе некоторых аминокислот и гормонов; это требует поступления в корень органических веществ, продуцируемых листьями. Возможность перемещения веществ по растению достигается развитием в них специальных проводящих тканей: *ксилемы* (от греч. *ξύλον* — дерево), или *древесины*, и *флоэмы* (от греч. *phloios* — кора), или *луба*. По ксилеме в восходящем направлении передвигается вода с растворенными в ней минеральными веществами, поглощаемыми корнем из почвы, и органическими, вырабатываемыми самим корнем, а по флоэме в нисходящем направлении — от листа к корню — движутся продукты ассимиляции, главным образом, углеводы. Так как вещества могут транспортироваться только в виде водных растворов, очень важно наличие тесных контактов между обеими проводящими тканями, их объединение в систему взаимосвязанных проводящих пучков, типы строения которых определяет характер расположения в них ксилемы и флоэмы.

По взаимному расположению флоэмы и ксилемы выделяют несколько типов *проводящих пучков* (рис. 34). В *коллатеральных*, или боковых пучках, встречающихся в стеблях и листьях многих семенных растений, тяжи ксилемы примыкают к тяжам флоэмы (рис. 34 А); в *биколлатеральных*, или двубоковых пучках (рис. 34 В), свойственных некоторым двудольным, например, представителям семейства тыквенных, тяжи ксилемы располагаются между двумя тяжами флоэмы — внутренним и наружным. В *радиальных* пучках корней (рис. 34 Е) тяжи ксилемы чередуются с тяжами флоэмы, так как находятся на разных радиусах; в *концентрических* пучках одна из тканей полностью окружает другую: если ксилема расположена вокруг флоэмы, пучок называют *амфиазальным* (такие пучки встречаются у некоторых однодольных растений, например, у драцены) (рис. 34 Г), если, наоборот, ксилема окружена флоэмой, пучок называют *амфикрибральным* (такие пучки характерны для папоротников) (рис. 34 Д).

Ксилему и флоэму образуют специальные *васкулярные* (от лат. *vásculáris* — сосуд) меристемы — прокамбий и камбий. Проводящие ткани, возникшие из прокамбия, относят к первичным, а ткани, развивающиеся из производных камбия, — ко вторичным (см. с. 44).

Первичные ксилему и флоэму делят на *протоксилему* и *протофлоэму*, элементы которых дифференцируются из клеток прокамбия на очень ранней стадии развития органов растений, а также *метаксилему* и *метафлоэму*, появляющиеся позднее. Первичные проводящие ткани имеют все высшие растения, вторичные — свойственны, главным образом, голосеменным и двудольным покрытосеменным. В их коллатеральных и биколлатеральных

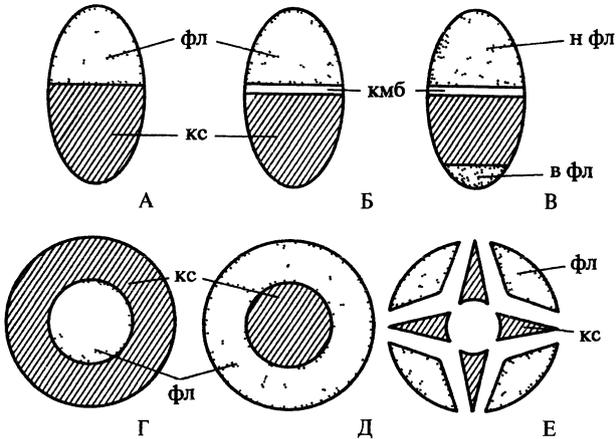


Рис. 34. Типы проводящих пучков А — коллатеральный закрытый, Б — коллатеральный открытый, В — биколлатеральный открытый, Г — концентрический амфи-вазальный, Д — концентрический амфикрибральный, Е — сложный радиальный
 Обозначения в фл — внутренняя флоэма, кмб — камбий, кс — ксилема, н фл — наружная флоэма, фл — флоэма

пучках первичные ксилема и флоэма отделены одна от другой вторичными проводящими тканями, при этом между вторичной ксилемой и расположенной снаружи от нее вторичной флоэмой, находится прослойка камбия (рис 34 Б, В). Такие пучки называют *открытыми* в отличие от *закрытых*, которые состоят только из первичных тканей и не имеют камбия.

Клетки, составляющие флоэму и ксилему, первоначально осуществляли только проведение веществ. В процессе эволюции растений произошла дифференциация этих клеток на несколько структурных типов. Одни из них сохранили за собой только функцию транспорта веществ, другие стали выполнять иные функции, в том числе механическую, функцию запаса-ния веществ, их выделения. Таким образом, из простых тканей, имеющих однородное строение, проводящие ткани превратились в ткани сложные и по составу элементов, и по разнообразию свойственных им функций. Особенно сложное строение характерно для вторичных проводящих тканей древесных растений

4.2. Ксилема

Появление ксилемы, или древесины, было непосредственным следствием перехода растений к жизни на суше. У самых первых наземных растений, ископаемые остатки которых не известны, потребности в специальной проводящей ткани, вероятно, не было. При небольших размерах растений, существовавших в условиях высокой влажности, вода поступала

в живые клетки осмотическим путем и передвигалась в направлении градиента концентрации веществ клеточного сока. Это передвижение осуществляется очень медленно, и увеличение размеров растений, происходившее в процессе их эволюции, неизбежно должно было сопровождаться развитием приспособлений, повышающих его эффективность. Одно из них состояло в том, что клетки становились прозенхимными, а протопласты их отмирали, что несомненно облегчало путь свободного передвижения воды по их полостям.

Однако при недостатке воды, часто возникающем в условиях жизни на суше, тонкие оболочки, теряющие тургор при обезвоживании клетки, втягиваются внутрь ее полости вследствие силы сцепления между молекулами воды, что при продолжительном дефиците влаги может привести к сплющиванию клетки, ее облитерации. Это не происходит, если тонкие первичные оболочки водопроводящих элементов укреплены отложениями вторичных оболочек. Такие мертвые прозенхимные клетки с толстыми боковыми (продольными) стенками встречаются у некоторых листостебельных мхов, например, у кукушкина льна. Сильно скошенные смежные конечные стенки клеток, находящихся одна над другой, остаются тонкими, через них осуществляется передвижение воды в восходящем направлении.

У других высших растений (кроме мхов) эволюция водопроводящих элементов шла по пути частичного утолщения оболочек, в которых сохранялись тонкие, в ряде случаев довольно обширные участки, состоящие только из оболочки первичной, способной притягивать и удерживать большое количество воды. Ее излишки поступают в полость клетки и транспортируются по растению. Появление в утолщенных местах лигнина, вызывающего одревеснение, значительно увеличивает прочность оболочек. Так возникла трахеида — один из специализированных водопроводящих элементов ксилемы высших растений.

Трахеида — прозенхимная клетка, которая развивается непосредственно из клетки прокамбия или клетки, образованной инициальной клеткой камбия вследствие ее периклиального, или тангентального, деления. Она растет путем интрузивного роста, достигая в длину нескольких мм (у агавы, например, до 10 мм). Развитие трахеиды сопровождается сильной вакуолизацией. Больше всего органоидов сосредоточено на растущем ее конце, в наиболее активном состоянии находится аппарат Гольджи, участвующий в росте клеточной оболочки. После образования ее структурных особенностей и одревеснения в трахеидах увеличивается содержание лизосом, гидролитические ферменты которых осуществляют растворение (лизис) всего содержимого, полости трахеид постепенно заполняются водой. С током воды остатки содержимого удаляются из клетки.

По характеру утолщений оболочек, размерам и расположению в них участков первичных оболочек различают 3 типа трахеид: *кольчатые*, *спиральные* и *пористые* (рис. 35).

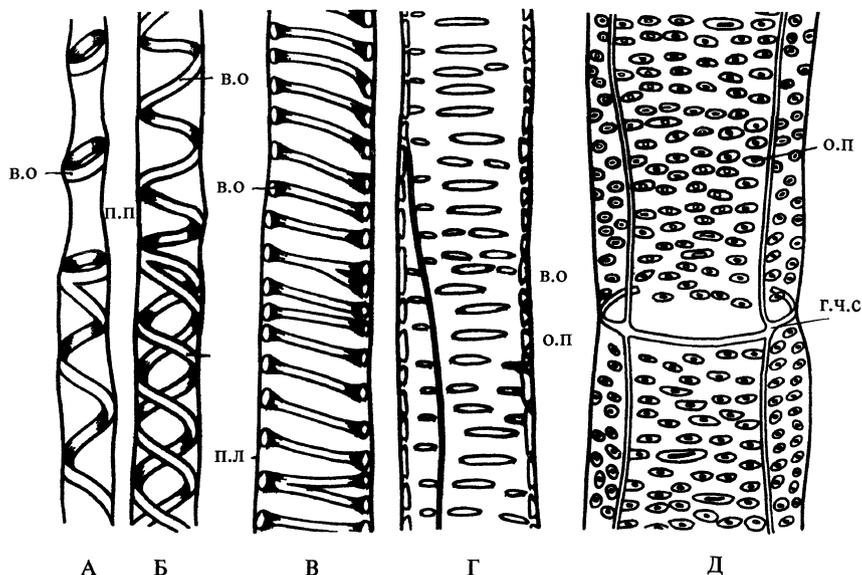


Рис. 35. Типы водопроводящих элементов ксилемы по характеру стенок: А — кольчато-спиральный; Б, В — спиральный; Г, Д — пористый

Обозначения: в.о — отложения вторичных оболочек, г.ч.с — граница между двумя члениками сосуда, о.п — окаймленная пора, п.п — поровое поле

В кольчатых трахеидах вторичная оболочка откладывается в виде колец, удаленных одно от другого, или сближенных. Стенки этих трахеид имеют максимальные размеры участков, состоящих только из первичной оболочки. При дефиците влаги они, хотя и прогибаются внутрь полости клетки, но кольчатые утолщения препятствуют сильному сближению стенок, предотвращая облитерацию трахеиды.

В спиральных трахеидах утолщения представляют собой спирально закрученные ленты. Нередко в одной и той же трахеиде встречаются и кольчатые, и спиральные утолщения. Такие трахеиды называют кольчато-спиральными.

Кольчатые и спиральные трахеиды составляют протоксилему, пористые — метаксилему (рис. 36). Из таких элементов состояла ксилема у большинства известных нам древнейших наземных растений. Протоксилема такого же строения свойственна и современным растениям. Наличие у кольчатых и спиральных водопроводящих элементов обширных тонкостенных участков, способных к растяжению, очень важно в период активного верхушечного роста осевых органов, приводящего к их удлинению. В это время расстояние между кольчатыми утолщениями увеличиваются, а спиральные утолщения становятся более «крутыми».



Рис. 36. Типы элементов первичной и вторичной ксилемы

Наиболее древний тип пористых трахеид — *лестничные*. В филогенезе они возникли из спиральных трахеид при плотном заложении и частичном срастании витков спиральных утолщений. В таких трахеидах утолщению и одревеснению не подвергаются лишь небольшие участки стенок — поры. В водопроводящих элементах поры всегда окаймленные. Особенности расположения их на боковых стенках трахеид определяет характер поровости. В *лестничных* трахеидах поры расположены в один ряд на каждой стенке трахеиды, очертания пор в этих трахеидах вытянуты поперек стенки, то есть апертурой пор щелевидные (рис. 37 А). Трахеиды с *лестничной* поровостью свойственны метаксилеме большинства высших споровых растений; у некоторых голосеменных, например, у саговников, они входят в состав вторичной ксилемы.

Трахея, или *сосуд* — это однорядный продольный тяж клеток, называемых члениками. В филогенезе членики трахеи произошли из трахеид, и у многих растений они длинные, с клювиками на конце. Членики одной трахеи сообщаются между собой не порами, а сквозными отверстиями — *перфорациями*, находящимися на конечных стенках члеников (рис. 37 Б, В). Наличие перфораций делает трахею более совершенным проводящим элементом, чем трахеида, так как передвигающейся из членика в членик воде не приходится преодолевать сопротивление поровых мембран. В поперечном сечении трахеи обычно крупнее трахеид.

В метаксилеме некоторых папоротников, например, у орляка, членики трахеи, как и трахеиды, имеют *лестничную* поровость боковых стенок. При развитии трахеи поры, находящиеся на клиновидно суженных смежных стенках соседних по вертикали члеников, растягиваются поперек стенки, их поровые мембраны разрываются, границы окаймлений сглаживаются. Возникшие таким путем множественные перфорации сохраняют щелевидные очертания, но они шире окаймленных пор.

Из голосеменных трахеи встречаются во вторичной ксилеме эфедры, гнетума, вельвичии. У эфедры, как и у орляка, множественные перфорации тоже образуются вследствие разрушения мембран в окаймленных порах,

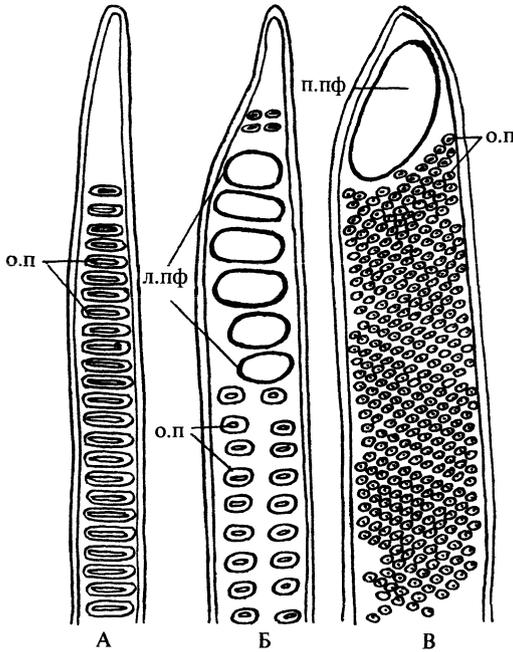


Рис. 37. Типы поровости боковых стенок проводящих элементов вторичной ксилемы покрытосеменных растений: А — трахеида троходендрона с лестничной поровостью; Б — членок сосуда тюльпанного дерева с лестничной перфорационной пластинкой и супротивной поровостью боковых стенок; В — членок сосуда клена с простой перфорационной пластинкой и очередной поровостью боковых стенок.
 Обозначения: л.пф — лестничная перфорационная пластинка, о.п — окаймленные поры, п.пф — простая перфорационная пластинка

расположенных на боковых стенках более или менее беспорядочно, но они имеют округлые очертания. Такие перфорации, диаметр которых больше диаметра окаймления поры, называют *эфедроидными*. У гнетума и вельвичии несколько перфораций затем соединяются, и на конечных стенках членков часто образуется по одному сквозному отверстию.

У всех упомянутых растений трахеи, или сосуды, немногочисленные, и основную функциональную нагрузку несут трахеиды. Только у покрытосеменных трахеи становятся преобладающим водопроводящим элементом ксилемы, хотя и у них встречаются растения, ксилема которых состоит только из трахеид, например, у дримиса. У многих покрытосеменных трахеи существуют наравне с трахеидами. Очень часто протоксилема состоит из кольчатых и спиральных трахеид, и лишь у сравнительно небольшого числа представителей этого отдела, например, у злаков, осок, некоторых

бобовых, сложноцветных в протоксилеме вместо трахеид развиваются кольчатые и спиральные трахеи. Это считают признаком наиболее высокой организации проводящей системы.

По характеру поровости боковых стенок трахеиды и трахеи сходны. Наряду с лестничной, у них встречаются также *супротивная* (рис. 37 Б), *очередная* (рис. 37 В) (в этом случае поры расположены в шахматном порядке), иногда *беспорядочная* поровость.

Развитие членика трахеи у покрытосеменных растений сходно с развитием трахеиды, но в отличие от нее, у членика трахеи утолщаются не все стенки, а только боковые, на которых формируются окаймленные поры. Конечные стенки клеток-члеников, сначала тонкие, впоследствии ослизняются и разбухают (рис. 38). В ослизнении участвует аппарат Гольджи. Этим объясняется скопление диктиосом на концах развивающегося членика трахеи. При его росте в ширину ослизнившиеся стенки не выдерживают напряжения и разрываются. Возможно, что разрыв облегчается и ферментативным разрушением компонентов первичной оболочки. Образовавшаяся перфорация обычно окружена валиком вторичной оболочки.

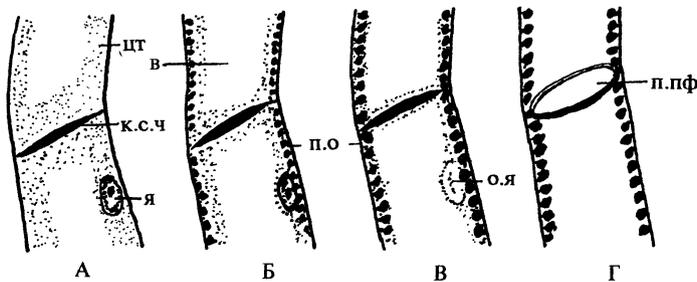


Рис. 38. Разные стадии развития сосуда: А — исходные клетки; Б, В — отложения вторичной оболочки, формирование окаймленных пор, деградация содержимого клетки, начало ослизнения конечных стенок члеников; Г — часть сформированного сосуда с простой перфорацией между члениками.

Обозначения: в — вакуоль, к.с.ч — конечные стенки соседних члеников, о.я — остатки ядра, п.о — окаймленные поры, п.пф — простая перфорация, цт — цитоплазма, я — ядро

Таким образом, по происхождению перфорации трахеи, или сосуда покрытосеменных, отличаются от перфораций, встречающихся у архегониальных растений. У первых они возникают вследствие разрыва беспоровой части конечной стенки членика, которому предшествует химическое переорождение компонентов первичной оболочки, у вторых — путем разрывов мембран окаймленных пор. Перфорированную конечную стенку членика сосуда называют *перфорационной пластинкой*, она может иметь одно или несколько, иногда очень много сквозных отверстий, что коррелирует с ее

ориентацией по отношению к продольной оси членика. Если конечные стенки сильно наклонены, на них образуются несколько перфораций, расположенных обычно в один ряд. Такую перфорационную пластинку называют *лестничной* (рис. 37 Б). Если конечная стенка расположена почти перпендикулярно к продольной оси членика, формируется *простая* перфорационная пластинка, имеющая только одно сквозное отверстие (рис. 37 В).

Сосуды значительно длиннее трахейд, у дуба они достигают длины 3,6 м, у крупнолистного кирказона, представляющего собой лиану, — более 5 м, у некоторых растений, по-видимому, встречаются еще более длинные сосуды.

Сосуд можно сравнить с гигантской многоклеточной трахеидой, смежные стенки внутренних клеток которой перфорированы, а концевые членики имеют не перфорации, а окаймленные поры, с помощью которых эти членики сообщаются с примыкающим к ним другим сосудам.

Давно было обращено внимание на взаимосвязь некоторых признаков строения проводящих элементов ксилемы покрытосеменных: их длины, диаметра, степени наклона конечных стенок, строения перфорационных пластинок, типов поровости боковых стенок. Часто встречающиеся определенные сочетания этих структурных особенностей позволили американским ученым в 30-е гг. XX столетия разработать кодекс специализации признаков водопроводящих элементов ксилемы.

Согласно этому кодексу, исходным водопроводящим элементом метаксилемы и вторичной ксилемы была трахеида с лестничной поровостью боковых стенок. В ходе эволюции происходило укорочение клеток прокамбия и инициалей камбия, и, как следствие этого, — укорочение трахейд. У длинных трахейд конечные стенки не отграничены от боковых. Укорочение, предшествовавшее преобразованию трахеиды в членик сосуда, сопровождалось изменением угла наклона конечных стенок по отношению к продольной оси клетки и появлением на них многочисленных однорядных сквозных отверстий, то есть конечная стенка преобразовывалась в лестничную перфорационную пластинку, которая обычно коррелирует с лестничной поровостью боковых стенок. При дальнейшем эволюционном укорочении образовавшихся таким путем члеников сосудов, перфорационные пластинки приобретали более или менее поперечную ориентацию, уменьшались их размеры, сокращалось число находящихся на них перфораций, из которых в итоге оставалась только одна, характерная для простой перфорационной пластинки. Вместе с этим изменялся и тип поровости боковых стенок — от лестничной к супротивной и очередной.

В соответствии с этим кодексом, наиболее специализированные сосуды состоят из коротких широких бочонковидных члеников, диаметр перфораций которых почти равен диаметру клетки. Такие сосуды встречаются у ясеня, некоторых древесных бобовых, у многих травянистых растений. Последовательный ход эволюционных преобразований водопроводящих элементов изображен на рис. 39.

Трахеиды были исходными элементами не только для члеников сосудов. В эволюции растений некоторые трахеиды дали начало ксилемным, или *древесинным волокнам*, называемым также *либриформом*. Они свойственны покрытосеменным растениям. Волокна отличаются от типичных трахеид, (которые иногда называют сосудистыми трахеидами, чтобы подчеркнуть их участие в проведении воды), более толстыми оболочками и редукцией числа пор и их окаймлений. Немногочисленные простые поры, встречающиеся в стенках древесинных волокон, обычно имеют щелевидные очертания. Промежуточное положение между сосудистыми трахеидами и волокнами занимают *волокнистые трахеиды*, которые могут участвовать в проведении воды, их поры имеют слабо выраженные окаймления. Волокнистые трахеиды встречаются во вторичной ксилеме древесных розоцветных.

Первичная и вторичная ксилема наряду с водопроводящими и механическими обычно содержит также живые паренхимные клетки, расположенные продольными однорядными тяжами. Совокупность таких клеток называют поэтому *тяжевой паренхимой*. Ее образование — следствие особого типа дифференциации клеток прокамбия или клеток, образованных камбием, при котором прозенхимная клетка делится поперечными перегородками. Так как исходные меристематические клетки имеют прозенхимную форму, то конечные клетки каждого из продольных тяжей сохраняют клиновидные очертания. У таких клеток оболочки утолщаются и одревесневают меньше, чем у водопроводящих и механических элементов, в их стенках формируются простые поры, а в смежных стенках с водопроводящими элементами — *полуокаймленные*, в которых окаймление развивается только со стороны водопроводящего элемента. Клетки имеют протопласты с многочисленными амилопластами, в которых откладывается запасной крахмал. У некоторых растений продуктом запаса служит масло. Таким образом, в ксилеме только паренхимные клетки остаются живыми. Они могут аккумулировать ионы минеральных веществ, растворенных в воде, что имеет важное значение для регуляции солевого режима растений. У древесных растений с мощным вторичным утолщением паренхимные клетки осуществляют также радиальную связь между разными слоями вторичной ксилемы, составляя ксилемные, или древесинные лучи.



Рис. 39. Эволюционные преобразования проводящих элементов вторичной ксилемы

4.3. Флоэма

В эволюции растительного мира элементы, транспортирующие продукты фотосинтеза, по-видимому, появились раньше водопроводящих. В ко-

ровой части слоевищ крупных бурых водорослей эту функцию выполняют слегка разветвленные удлинненные клеточки, называемые трубчатыми гифами, ситовидными гифами и ситовидными трубками. Их стенки, смежные с другими такими же элементами, пронизаны многочисленными (50–60 шт. на 1 мкм^2) плазмодесменными канальцами диаметром около $0,06 \text{ мкм}$. Однако совокупность этих клеток нельзя считать прообразом флоэмы высших растений, в образовании которой участвуют васкулярные меристемы — прокамбий и камбий, состоящие из прозенхимных, никогда не ветвящихся клеток. Развитие флоэмы у высших наземных растений шло более или менее синхронно с развитием ксилемы.

Предполагают, что у самых древних наземных растений флоэмы как специализированной ткани не было. Обычные паренхимные клетки одновременно осуществляли метаболизм и транспортировали органические вещества, синтезируемые растением. Позднее произошли разделение функций и дифференциация клеток на 2 типа: собственно проводящие и паренхимные.

Достоверных данных о строении проводящих элементов флоэмы у первенцев наземной флоры нет, однако у ринии обнаружены удлинненные тонкостенные клетки с плазмодесменными канальцами и порами, которые, возможно, участвовали в проведении растворов органических веществ. В стеблях листостебельных мхов, в частности, у кукушкина льна, эту функцию выполняют длинные тонкостенные клетки, слегка расширенные на концах. 3–4 такие клетки составляют продольный однорядный тяж. Связь клеток в пределах одного тяжа и с клетками соседних тяжей осуществляется с помощью плазмодесм, наиболее обильных на конечных стенках клеток. Развитие этих элементов имеет много общего с формированием типичных проводящих элементов флоэмы высших растений.

У остальных высших растений проводящие элементы представлены ситовидными клетками и ситовидными трубками.

Ситовидные клетки свойственны архегониальным растениям, кроме мхов. Это длинные прозенхимные клетки, тонкие первичные оболочки которых пронизаны многочисленными плазмодесменными канальцами, расположенными группами. В процессе развития канальцы расширяются, находящиеся в них плазмодесмы часто разрываются, и в смежных стенках соседних клеток образуются сквозные отверстия, группы которых окружены небольшими валиками оболочки. Участок клеточной стенки с группой таких канальцев при рассмотрении в плане напоминает сито, поэтому его называют *ситовидным полем*, а клетки, в стенках которых находятся ситовидные поля, — *ситовидными*. Впервые они были описаны Т. Гартигом в 1837 г.

В ситовидных клетках ситовидные поля расположены на продольных стенках (рис. 40 А). У плаунов они немногочисленные, очень мелкие, у папоротников — весьма обильные, сомкнутые, имеющие угловатые очертания (см. рис. 74 В), у голосеменных — более редкие, обычно овальные или округ-

лые (см. рис. 104 Б). Просветы канальцев варьируют от 0,15 мкм у некоторых плауновидных, например, у полушника, до 1–2 мкм у хвойных.

В эволюции растений происходило уменьшение длины ситовидных элементов не только в связи с укорочением клеток образующих их меристем, но также вследствие поперечных делений меристематических клеток, предшествующих их дифференциации в ситовидные элементы. Укорочение клеток сопровождалось увеличением их диаметров, сокращением числа ситовидных полей на продольных (боковых) стенках и сохранением их на конечных стенках. Эти структурные преобразования привели в итоге к появлению второго типа проводящих элементов — ситовидных трубок, свойственных только покрытосеменным растениям.

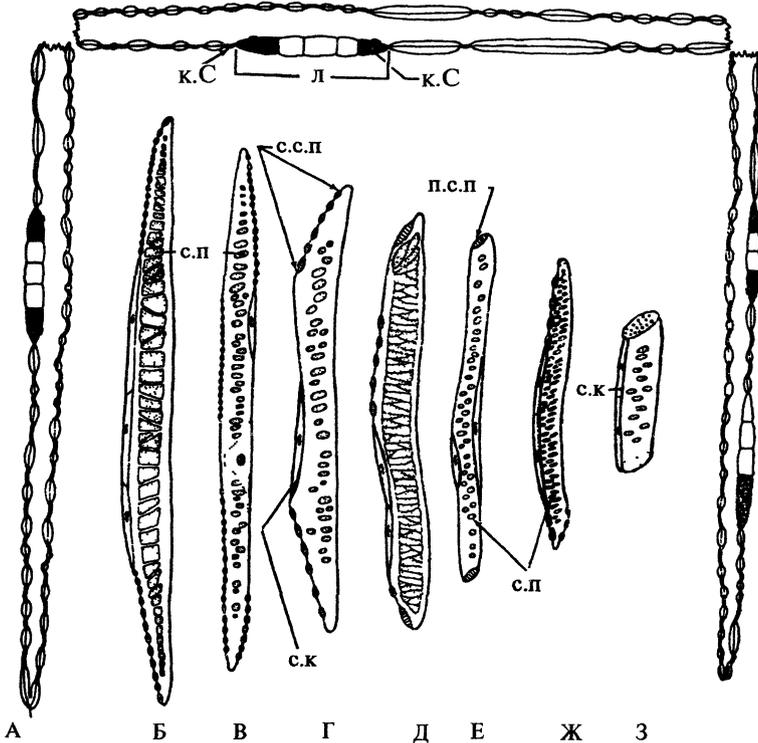


Рис. 40. Эволюционные преобразования проводящих элементов вторичной флоэмы: А — ситовидная клетка; Б–З — укорочение члеников ситовидных трубок в процессе эволюции.

Обозначения: к.С — клетки Страсбургера, л — флоэмный луч, п.с.п — простая ситовидная пластинка, с.к — сопровождающие клетки, с.п — ситовидные поля, с.с.п — сложные ситовидные пластинки

Ситовидная трубка представляет собой однорядный продольный тяж клеток, называемых члениками, конечные стенки которых превращены в ситовидные пластинки: *простые*, если они имеют по одному ситовидному полю (рис. 40 Д–З), и *сложные*, если ситовидных полей несколько и они расположены в один ряд (рис. 40 Б–Г). Сложные ситовидные пластинки всегда расположены наклонно к продольной оси членика, а простые обычно более или менее поперечно. Ситовидные поля приурочены не только к конечным стенкам члеников, они встречаются и на их боковых стенках, в частности, они очень обильны у березы. Канальцы в боковых ситовидных полях всегда более узкопросветные, чем в ситовидных пластинках.

Структурная эволюция члеников ситовидных трубок происходила в том же направлении, что и эволюция члеников сосудов (рис. 40 Б–З).

Несмотря на некоторое внешнее сходство, проводящие элементы ксилемы и флоэмы имеют и существенные различия. Развитие трахеальных элементов сопровождается разрушением их протопластов, поэтому они функционируют, будучи мертвыми. При дифференциации ситовидных элементов также происходят деструктивные изменения протопластов, не приводящие, однако, к их полному исчезновению, поэтому функционирующие ситовидные элементы живые.

При изучении развития ситовидных элементов внимание уделяют двум вопросам: 1) особенностям дезорганизации протопластов и 2) формированию ситовидных полей. В характере развития ситовидных клеток и ситовидных трубок нет существенных различий.

Клетка, приступающая к дифференциации в ситовидный элемент, имеет тонкую первичную оболочку с плазмодесменными канальцами, приуроченными к ее конечным стенкам. Полость клетки занята крупной центральной вакуолью, отделенной от постенного слоя цитоплазмы тонопластом. На ранней стадии развития клетка содержит все органоиды, присущие любой живой клетке (рис. 41).

В процессе дифференциации ситовидного элемента в нем разрушается тонопласт, и содержимое вакуоли смешивается с гиалоплазмой (рис. 41 В). Одна из важных особенностей развития ситовидных элементов состоит в появлении в нем флоэмного белка (*Ф-белка*). Сначала он имеет вид слизевых телец (рис. 41 Б). Впоследствии они теряют четкие контуры, расплываются, и Ф-белок приобретает нитчатое (фибрилярное) строение (рис. 41 В, Г).

Разрушению тонопласта и появлению Ф-белка сопутствуют и другие изменения протопласта: исчезают рибосомы, а после формирования ситовидных полей — аппарат Гольджи. В клетке остается тонкий постенный слой цитоплазмы с небольшим количеством эндоплазматической сети, немногочисленные пластиды и митохондрии, в которых почти нет внутренних мембран, а также Ф-белок. Его функция не ясна. Возможно, что фибриллы белка играют механическую роль, удерживая на определенных местах остающиеся в клетке органоиды. Более распространено мнение, что благодаря

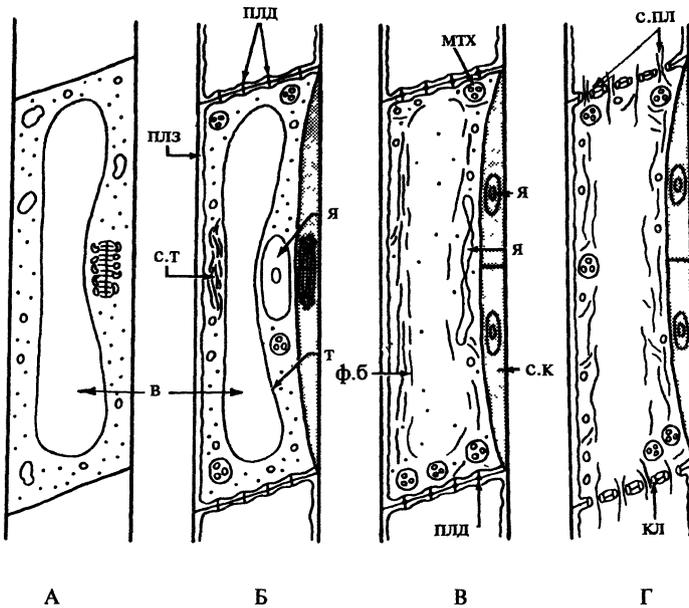


Рис. 41. Схемы последовательных этапов развития членика ситовидной трубки.

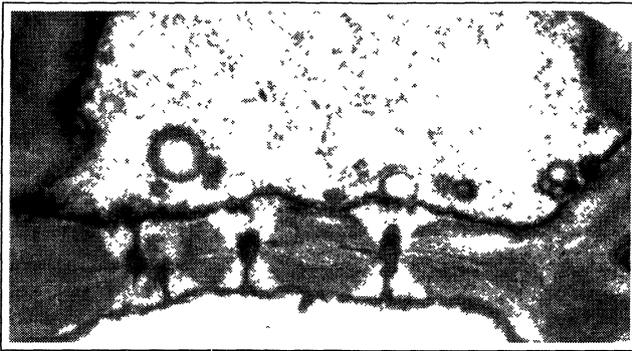
Обозначения: в — вакуоль, кл — каллоза, мтх — митохондрия, плд — плазмодесма, плз — плазмалемма, с.к — сопровождающие клетки, с.пл — ситовидная пластинка, с.т — слизевое тельце, т — тонопласт, ф.б — флоэмный белок, я — ядро

способности к сокращению молекул (контрактильности) Ф-белок способствует проталкиванию веществ из одной клетки в другую через ситовидные поля. При повреждении ситовидных элементов Ф-белок закупоривает отверстия канальцев ситовидных полей, предотвращая вытекание содержимого. Несмотря на деструктивные изменения протопласта клетка остается живой. Наличие в ней плазмалеммы определяет избирательную проницаемость клетки, ее способность к плазмолизу.

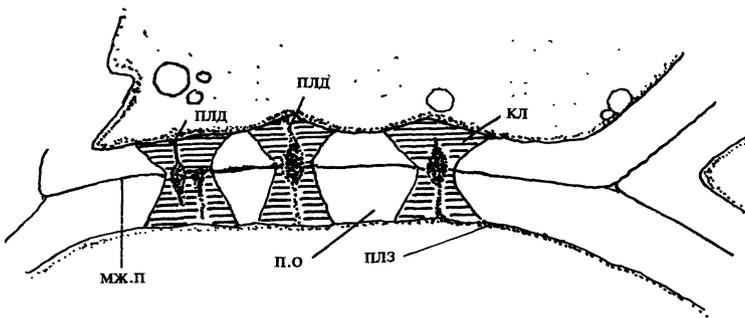
Ядро — наиболее долговечный органоид клетки, оно разрушается только после формирования структурных особенностей оболочки (рис. 41 Г), но у некоторых растений, например, у болотного кипариса, секвойи и некоторых других, ядро или его фрагменты сохраняются в зрелых ситовидных элементах. У большинства растений ситовидные элементы функционируют после разрушения ядра.

Развитие ситовидного поля, происходящее одновременно с изменениями протопласта, — пример особого типа дифференциации первичного порового поля. На начальных этапах развития ситовидного элемента плазмодесменные канальцы первичного порового поля заполнены плазмодесмами.

Вскоре вокруг концов плазмодесменных каналцев, пересекающих смежные стенки клеток, появляются бляшки синтезируемого клеткой полисахарида — *каллозы* (рис. 42). Они разрастаются в толщину, вытесняя вещества, слагающие клеточную стенку. Отложения каллозы, образовавшиеся на обоих концах плазмодесменных каналцев, в конце концов смыкаются, и вся полость каналца оказывается выстланной каллозой (рис. 41 Г; 42). Ее дальнейшее накопление приводит к значительной эрозии смежных клеточных стенок, при этом полностью разрушаются только вещества матрикса, а микрофибриллы целлюлозы смещаются к краям расширяющегося таким образом каналца. При очень сильной эрозии стенок отдельные каналцы могут со-



А



Б

Рис. 42. Развитие ситовидного поля в проводящих элементах флоэмы клена: А — электронная микрография; Б — рисунок по микрографии.

Обозначения: кл — отложения каллозы, мж.п — межклеточная пластинка, плз — плазмалемма, плд — плазмодесмы, п.о — первичная оболочка

единиться в очень широкие каналцы, диаметр которых иногда достигает 15–30 мкм, как в ситовидных трубках айланта, ясеня, тыквы (рис. 43 А). Сформировавшееся ситовидное поле обычно окружено небольшим валиком оболочки.

Каллоза накапливается в области ситовидного поля в течение всей жизни проводящего элемента, в результате чего просветы каналцев постепенно сокращаются, а затем полностью закупориваются каллозой. Крупные отложения каллозы, закрывающие поверхность ситовидного поля или всей ситовидной пластинки, называют *мозолистыми телами* (рис. 43 Б). Такие ситовидные элементы, утратившие способность к проведению веществ, отмирают. У некоторых многолетних растений мозолистые тела со временем растворяются, но деятельность ситовидного элемента, естественно, не восстанавливается.

Накоплением в области ситовидных полей каллозы, а также разрушением ядра объясняется недолговечность ситовидного элемента, функционирующего у большинства растений в течение одного, реже — 1,5–2 вегетационных периодов. Исключение составляют многие папоротники, в корневищах которых ситовидные клетки остаются живыми несколько лет, и некоторые однодольные. Есть сведения, что у пальм ситовидные трубки сохраняют жизнеспособность в течение десятков лет. Большая, по сравнению с голосеменными и двудольными покрытосеменными, продолжительность жизни ситовидных элементов этих растений, возможно, связана с малым количеством в них каллозы.

Наряду с проводящими элементами флоэма обязательно содержит паренхимные клетки, которые, как и в ксилеме, расположены продольными однорядными тяжами, а у растений с мощным вторичным утолщением составляют также флоэмные, или лубяные лучи, представляющие собой продолжение ксилемных, или древесинных лучей.

По выполняемым функциям паренхимные клетки флоэмы двух типов: одни из них вместе с ситовидными элементами непосредственно участвуют в осуществлении транспорта органических веществ, а другие служат хранилищем веществ запаса и в какой-то степени регулируют интенсивность нисходящего тока.

Необходимость создания устойчивых комплексов проводящих и паренхимных клеток связана с особенностями дифференциации ситовидных элементов, в процессе которой, как уже было сказано, отмирает ядро, регулирующее деятельность любой живой клетки. Ситовидные клетки соединены с ассоциированными с ними паренхимными клетками полуситовидными, или односторонними полями, развивающимися из первичных поровых полей, но в стенке ситовидного элемента формируется ситовидное поле, а в стенке паренхимной клетки — обычная простая пора.

В отличие от безъядерных ситовидных элементов эти паренхимные клетки имеют крупные, нередко полиплоидные ядра, в них много митохон-

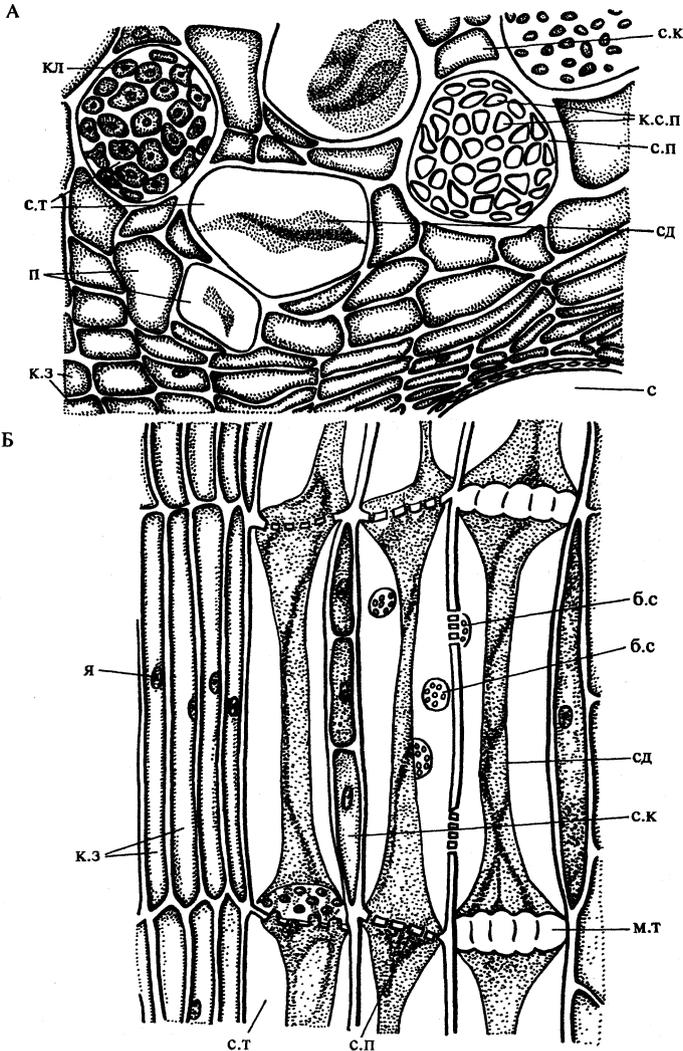


Рис. 43. Флоэма тычки на поперечном (А) и продольном (Б) срезах. *Обозначения:* б.с — боковые ситовидные поля, к.з — камбиальная зона, кл — каллоза, к.с.п — каналы ситовидного поля, м.т — мозолистое тело, п — паренхимные клетки, с — сосуд ксилемы, с.к — сопровождающие клетки, с.д — содержимое ситовидных трубок, с.п — ситовидные пластинки в плане (А) и в разрезе (Б) с.т — ситовидные трубки, я — ядро

дрий с хорошо развитой системой внутренних мембран, что свидетельствует о функциональной активности этих органоидов, многочисленные рибосомы, есть пластиды, но без крахмальных зерен, встречается слизь. Вакуоли чаще всего мелкие. В этих клетках происходит активный синтез РНК, АТФ, часть которых по полуситовидным полям поступает в ситовидный элемент и используется в процессе передвижения веществ, требующем затраты энергии.

У споровых архегониальных растений такие функционально связанные с ситовидными элементами клетки, не имеющие специального названия, находятся среди клеток тяжелой продольной паренхимы. У голосеменных они могут быть как в тяжелой, так и в лучевой паренхиме (рис. 40 А). Э. Страсбургер, который впервые их описал в конце XIX века, назвал эти клетки *альбуминовыми (белковыми)*. Впоследствии оказалось, что по содержанию белка они не отличаются от других паренхимных клеток флоэмы, поэтому их стали называть *клетками Страсбургера*.

У всех архегониальных растений ситовидные и паренхимные клетки развиваются из разных клеток прокамбия или производных камбия, то есть между ними нет онтогенетической связи.

У покрытосеменных эти специализированные паренхимные клетки называют *сопровождающими*, или *клетками-спутницами*. По одной или несколько они расположены вдоль каждого членика ситовидной трубки, составляя с ним очень устойчивый комплекс (рис. 41 Б–Г; 43 Б).

Членики ситовидной трубки и его сопровождающие клетки развиваются из одной инициальной клетки. В результате ее деления продольной перегородкой образуются 2 клетки: одна из них разрастается в ширину и дифференцируется в членик ситовидной трубки, другая, остающаяся узкой, становится сопровождающей клеткой, или, делясь поперечными перегородками, образует тяж сопровождающих клеток (рис. 41 Б, В). Длина этого тяжа равна длине членика ситовидной трубки или короче его. У некоторых однодольных исходная клетка может дать начало членику ситовидной трубки и 2–3 тяжам сопровождающих клеток, расположенным вдоль разных его стенок.

Таким образом, возможность передвижения по флоэме продуктов фотосинтеза основана на тесном взаимодействии ситовидных элементов и специализированных паренхимных клеток (сопровождающих клеток, клеток Страсбургера). После прекращения деятельности ситовидных трубок сопровождающие клетки отмирают, а клетки Страсбургера у многих растений остаются живыми и функционируют в качестве запасующих.

Флоэму, как и ксилему, делят на первичную и вторичную. Образуемая прокамбием первичная флоэма состоит из протофлоэмы и метафлоэмы, но четких критериев, позволяющих их разграничивать, нет. У многих растений ситовидные трубки протофлоэмы, по-видимому, не имеют сопровождающих клеток, а в метафлоэме каждый членик ситовидной труб-

ки ассоциирован с сопровождающими клетками, но число их меньше, чем у члеников ситовидных трубок вторичной флоэмы.

Как и ксилема, флоэма — ткань сложная. Наряду с проводящими и паренхимными элементами в ее составе могут быть также флоэмные, или лубяные волокна, которые развиваются из клеток прокамбия или производных камбиальных инициалей. Как правило, это мертвые клетки с толстыми одревесневшими оболочками.

Примером флоэмных волокон, оболочки которых не одревесневают, оставаясь целлюлозными, могут служить волокна льна, используемые в качестве прядильного материала. В местных капсулообразных расширениях полостей этих волокон сохраняется живое содержимое.

В стеблях многих травянистых растений волокна развиваются только в протофлоэме. В период верхушечного роста стебля они еще не дифференцированы и представляют собой живые тонкостенные клетки. Проводящие и паренхимные клетки протофлоэмы недолговечны, к окончанию роста органа они перестают функционировать, отмирают и облитерируются. Обычно после этого начинается дифференциация волокон протофлоэмы.

Понятия «флоэма» и «луб» равнозначны, так же как понятия «ксилема» и «древесина», однако в русской литературе термины «древесина» и «луб» обычно употребляют по отношению к древесным растениям. Совокупность всех тонкостенных элементов луба называют мягким лубом, а совокупность толстостенных одревесневших элементов — твердым лубом.

4.4. Трансфузионная ткань

Трансфузионная ткань, так же, как ксилема и флоэма, участвует в проведении веществ, но встречается только в листьях голосеменных растений. Она расположена либо вокруг проводящих пучков, как у сосны, либо отходящими от единственного пучка тяжами и погружена в мезофилл, как у ногоплодника (см. рис. 151 Д).

Трансфузионная ткань состоит из 2 типов тонкостенных клеток: обычных паренхимных и трансфузионных трахеид.

Паренхимные клетки живые с целлюлозными оболочками. Нередко они содержат смолистые вещества, танины, крахмал. Некоторые клетки, прилегающие к флоэмной части пучка, крупнопорные с плотным цитоплазматическим содержимым. Функционально они сходны с альбуминовыми клетками флоэмы, или клетками Страсбургера.

Трансфузионные трахеиды — мертвые водопроводящие клетки с одревесневшими оболочками. Они могут быть как короткими, так и довольно длинными, особенно, если находятся в мезофилле и удалены от проводящего пучка. Некоторые из них имеют спиральные утолщения оболочек, но чаще в их стенках образуются окаймленные поры.

Трансфузионная ткань осуществляет связь между проводящими пучками и мезофиллом в передаче воды и продуктов фотосинтеза. Степень ее

развития во многом зависит от внешних условий. В листьях пихт, елей, приуроченных к влажным местообитаниям и обычно слабо транспирирующих, трансфузионной ткани немного. Напротив, в листьях сосен, растущих на солнечных открытых местах, активно транспирирующих, она хорошо развита.

5. Запасающие ткани

Органические вещества, синтезированные растением, расходуются не сразу. Значительная часть их откладывается в запас, при этом углеводы служат исходным материалом для образования других химических соединений. Их депонируют клетки запасающей ткани, которая, как и фотосинтезирующая ткань, принадлежит к системе тканей основной паренхимы. У однолетников ее обычно немного, у многолетников она особенно хорошо развита в специальных органах — корневищах, клубнях, луковичах, но встречается также в обычных стеблях и корнях. Запасные вещества откладываются в сердцевине и первичной коре, в клетках флоэмной и ксилемной паренхимы. Запасающая ткань составляет большую часть околоплодников сочных плодов. В семенах запасные вещества сосредоточены либо непосредственно в зародыше, как у бобовых, крестоцветных, тыквенных, либо в специализированных тканях — триплоидном эндосперме и/или диплоидном перисперме.

Клетки, запасающие органические вещества, обычно изодиаметрические, многогранные или округлые, живые, с мелкими простыми порами в оболочках. Особенности их строения связаны с тем, где локализуется накапливаемые ими вещества — в вакуолях, гиалоплазме, пластидах, оболочках.

В вакуолях, которые занимают большую часть полости клетки, накапливаются водорастворимые углеводы: *моносахариды*, представленные чаще всего глюкозой и фруктозой, *дисахариды* (сахароза) и некоторые *полисахариды*. Моно- и дисахариды содержатся в клетках плодов винограда, персика, арбуза, стеблей сорго, кукурузы, сахарозой богаты корнеплоды сахарной свеклы. Из полисахаридов наиболее распространен *инулин*, молекула которого состоит из гексоз (обычно α -фруктозы), с низким коэффициентом полимеризации — $(C_6H_{10}O_5)_{8-10}$. При действии спирта инулин образует игольчатые кристаллы, их скопления имеют вид сферы или ее части, поэтому их называют сферокристаллами (рис. 44 Б). Разрастание сферокристалла происходит вследствие отложения на его поверхности новых слоев плотно расположенных игольчатых кристаллов, ориентированных перпендикулярно поверхности сферы. Этим объясняется концентрическая и радиальная слоистость сферокристалла. Инулин характерен для запасающих тканей подземных органов сложноцветных, встречается он и у колокольчиков, а также у некоторых видов лука и гиацинта.

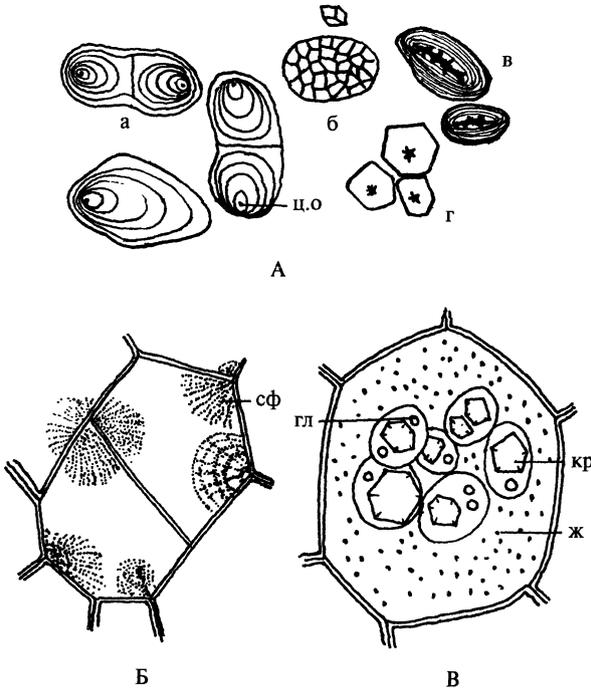


Рис. 44. Форма отложения запасных веществ в растительных клетках: А — зерна вторичного крахмала: а — простое, полусложное и сложное зерна из клеток клубня картофеля; б — сложное зерно из клеток эндосперма овса; в — простые мелкослойные зерна из клеток семядоли фасоли; г — зерна крахмала в клетках эндосперма риса; Б — сферокристаллы (сф) инулина в корневище девясила; В — сложные алейроновые зерна в клетке эндосперма клещевины и жировые капли.
 Обозначения: гл — глобонд, ж — капли жира, кр — кристалл белка, ц.о — центр образования крахмального зерна

Нередко в клеточном соке растворены глюкозиды, например, амигдалин, который содержится в семенах миндаля, абрикоса и других розоцветных, гесперидин, которым богаты плоды цитрусовых.

В мелких вакуолях клеток запасяющих тканей семян может накапливаться запасной белок — *алеурон*. При созревании семени, сопровождающимся его обезвоживанием, белок осаждается, образуя аморфную массу, окруженную тонопластом в виде высохшей пленочки. Так формируется алейроновое, или протеиновое зерно. Иногда в нем встречаются разные включения. В сложном алейроновом зерне клещевины в аморфный белок альбумин погружены глобонды, представляющие собой кальциевые и магниевые соли инозитфосфорной кислоты, и кристаллы белка глобулина (рис. 44 В). У не-

которых зонтичных в алейроновых зернах находятся кристаллы оксалата кальция. При прорастании семя активно поглощает воду, которая поступает и в алейроновое зерно, способствуя его растворению. В итоге на месте алейронового зерна образуется вакуоль.

Из запасующих органоидов клетки наиболее важное значение имеют *амилопласты* — разновидность лейкопластов, осуществляющих вторичный синтез крахмала из водорастворимых сахаров, образующихся вследствие гидролиза ассимиляционного крахмала, создаваемого хлоропластами, и перемещающихся по флоэме. В отличие от хлоропластов с хорошо развитой системой внутренних мембран, в строении амилопластов их немного. Выросты внутренней оболочки пластиды вдаются в строму, образуя подобие кармана, в который поступают первые молекулы водорастворимых сахаров. Вторичный (запасной) крахмал, возникший вследствие их полимеризации, составляет центр образования будущего крахмального зерна (*hilum*). Вокруг него откладываются новые слои крахмала. Разрастаясь, крахмальное зерно растягивает строму пластиды. В зависимости от числа заложившихся центров крахмалообразования, в пластиде формируются простые или сложные зерна, последние могут состоять из очень большого числа мелких зернышек. Так, у некоторых видов амаранта, или щирицы, сложное зерно состоит из 15 000 простых зерен, в крупном сложном зерне овса их около 300. Размеры крахмальных зерен и их форма сильно варьируют. Очень крупные зерна характерны для запасующей ткани Петрова креста (275 мкм), клубней картофеля (145 мкм), очень мелкие (4–6 мкм) встречаются в клетках эндосперма риса (рис. 44).

Крахмальное зерно под микроскопом выглядит слоистым. Слоистость объясняется периодичностью отложения крахмала. Четко выраженная граница между слоями обусловлена различиями в показателях преломления света. Обводненные слои крахмала сильнее преломляют свет, чем плотные слои.

Крахмал по химической природе неоднороден. Его основу составляют амилоза и амилопектин, различающиеся строением молекул. Эти типы крахмала от действия раствора йода в водном растворе йодида калия становятся темно-синими. Крахмальные зерна могут содержать также и другие разновидности крахмала, представляющие собой продукты неполного гидролиза амилопектина. Это амилодекстрин и эритродекстрин, краснеющие от йода.

У некоторых растений лейкопласты накапливают белок — *протеин*. Такие пластиды называют протеинопластами. Интересное строение они имеют в клетках лукавицы безвременника. Короткие игольчатые кристаллы протеина расположены в строении пластиды наподобие хвоинок на ветке ели.

Из других органоидов функцию запаса выполняют *сферосомы* — мелкие, обычно шаровидные тельца, в образовании которых участвует гладкая эндоплазматическая сеть. Сферосома, накапливающая липиды, или жиры, окружена липопротеидной мембраной, составляющей ее оболочку.

Гиалоплазма — жидкая фракция цитоплазмы, в которой размещены все органоиды, — накапливает жиры — сложные эфиры глицерина и жирных кислот. Жировые капли внешне сходны со сферосомами, но, в отличие от них, не ограничены мембраной и могут сливаться, заполняя промежутки между органоидами клетки. Жир — наиболее калорийный из всех запасных веществ. Не случайно около 90 % покрытосеменных имеют жиры в качестве основного продукта запаса семян, в которых они нередко составляют до 70 % сухого веса.

В семенах растений, произрастающих в странах с умеренным климатом (лен, мак, подсолнечник), преобладают жидкие жиры, в семенах тропических растений (кокосовая пальма, какао, мускатный орех) — твердые.

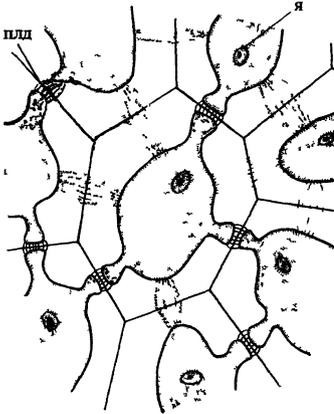


Рис. 45. Клетки эндосперма пальмы «слоновая кость» (*Phytelephas*) с отложением в оболочках гemicеллюлозы
Обозначения плд — плазмодесмы, я — ядро

Клетки запасующих тканей могут быть хранилищами не одного, а нескольких типов органических веществ. Так, семена гороха содержат крахмал и алейрон, семена клеверины — жир и алейрон. В зерновках злаков, семянках сложноцветных отложения алейрона и крахмала пространственно разделены. Оба типа веществ накапливаются в эндосперме, но алейрон сосредоточен в его наружном слое, который поэтому и называют алейроновым слоем, а крахмал заполняет остальные клетки эндосперма (см. рис. 256 Г, Д).

В оболочках нередко откладывается гemicеллюлоза, или полуклетчатка, что приводит к их значительному утолщению. Если гemicеллюлоза содержится во вторичной оболочке, то в клетках обычно видны крупные простые поры, как в эндосперме купены, если же они находятся в оболочке первичной, как в эндосперме хурмы, то стенки клеток пронизаны многочисленными плазмодесменными каналцами. Особенно богаты гemicеллюлозой первичные оболочки клеток эндосперма тропической пальмы фителефас (рис. 45). Зрелые семена ее настолько твердые, что их называют «растительной слоновой костью» и используют для мелких поделок.

Наряду с органическими веществами клетки могут запасать воду. Водозапасающие ткани характерны, главным образом, для растений аридного климата. В одних случаях клетки, содержащие воду, тонкостенные, живые с крупными вакуолями, в других случаях — мертвые, с одревесневающими оболочками.

Водозапасающая ткань, состоящая из живых клеток, нередко развивается в листьях и располагается в несколько слоев непосредственно под

эпидермой. Эти клетки могут быть производными эпидермы, как в листьях фикуса, или основной меристемы. В последнем случае водозапасающая ткань составляет *гиподерму*. Многослойная гиподерма характерна для листьев переромий, бромелий, ананаса. При подсыхании листа клетки теряют воду, объем их уменьшается, боковые (антиклинальные) стенки сморщиваются. Потеря гиподермой воды отражается на толщине листовой пластинки, которая становится тоньше. При восстановлении запаса воды клетки гиподермы возвращаются в исходное состояние.

К водозапасающей относят также ткань, клетки которой содержат *слизь*, хорошо удерживающую влагу. Слизь образуется либо в вакуолях, как у кактусов, либо в результате ослизнения всего протопласта.

Мертвые водозапасающие клетки представляют собой крупные трахеиды своеобразной формы. Их оболочки имеют спиральные или сетчатые утолщения и многочисленные поры. Такие трахеиды обычно контактируют с проводящими трахеидами, из которых они получают воду.

Функция запасаания воды в некоторых случаях сопряжена с ее поглощением. Поэтому к водозапасающей ткани можно отнести и веламен — наружный покров воздушных корней некоторых тропических эпифитов, и гиалиновые клетки сфагновых мхов, и водозапасающие волоски, развивающиеся на эпидерме листьев некоторых растений.

Таким образом, запасающие ткани и отдельные клетки имеют неодинаковое происхождение, функцию запасаания веществ могут выполнять клетки разных специализированных тканей.

6. Секреторные, или выделительные, ткани

В процессе обмена веществ образуются химические соединения разного физиологического значения. Одни из них используются растением в качестве конструктивного или запасаемого материала, другие накапливаются в особых вместилищах в виде балласта или выводятся из организма. Это могут быть первичные продукты метаболизма — углеводы, некоторые белки и гормоны — и вторичные продукты — терпеноидные соединения (эфирные масла, смолы, сапонины и др.), алкалоиды, флавоноиды, дубильные вещества. Кроме того, растения могут выделять и капельно жидкую воду.

В зависимости от способа освобождения от ненужных веществ клетки делят на *секреторные*, в которых вещества (секрет) остаются в самой клетке, и *эксекреторные*, способные выделять вещества наружу: либо во внешнюю среду, либо в примыкающий к ним межклетник. Между этими двумя типами клеток нет больших различий, поэтому все клеточные структуры, осуществляющие функцию выделения, обычно относят к секреторным тканям.

В отличие от покровной, проводящей, фотосинтезирующей и других тканей, характеризующихся определенной локализацией в теле растения,

секреторные структуры распределены более или менее диффузно и имеют разное происхождение: одни из них — производные протодермы (в этом случае их называют *экзогенными*), другие — производные основной меристемы, васкулярных меристем — прокамбия и камбия — или специализированных постоянных тканей, например, флоэмы (эти типы секреторных структур называют *эндогенными*). Гетерогенность секреторных структур сочетается с их большим морфологическим разнообразием и функциональной дифференциацией (табл. 3).

Формирование секреторных клеток опережает развитие окружающих тканей. Эти клетки имеют некоторое сходство с клетками меристем: они тонкостенны, соединены между собой немногочисленными плазмодесмами, богаты цитоплазматическим содержимым, содержат крупные ядра, лейкопласты. Степень развития других органоидов зависит от функциональных особенностей секреторных клеток.

Секреция — сложный процесс, состоящий из нескольких взаимосвязанных звеньев: образования веществ, используемых для синтеза секрета, их накопления, полимеризации, приобретения полученными соединениями специфических свойств, их удаление из клетки.

Поскольку исходным материалом для синтеза секрета служат белки, жиры и углеводы, в секреции участвуют разные клеточные органоиды, каждый из которых активно функционирует на определенном этапе этого процесса.

Если образование секрета связано с превращением углеводов, как в нектарниках и слизевых вместилищах, клетки обычно содержат многочисленные пластиды и хорошо развитый аппарат Гольджи; если секрет представляет собой терпеноидные соединения, как в смоляных ходах хвойных, клетки, наряду с пластидами, имеют обильную гладкую эндоплазматическую сеть; если секрет белковой природы, как в железках насекомоядных растений, клетки характеризуются хорошо развитой шероховатой эндоплазматической сетью и аппаратом Гольджи; в синтезе веществ, составляющих содержимое млечников, участвует, главным образом, эндоплазматическая сеть.

6.1. Экзогенные структуры

Гидатоды осуществляют выделение капельно жидкой воды (гуттацию) при низкой транспирации и высокой влажности почвы, поддерживая, таким образом, равновесие между поглощением воды и ее испарением. В простейших случаях гидатоды представляют собой одноклеточные или многоклеточные волоски, внешне сходные с обычными кроющимися волосками.

Типы секреторных структур высших растений

Таблица 3



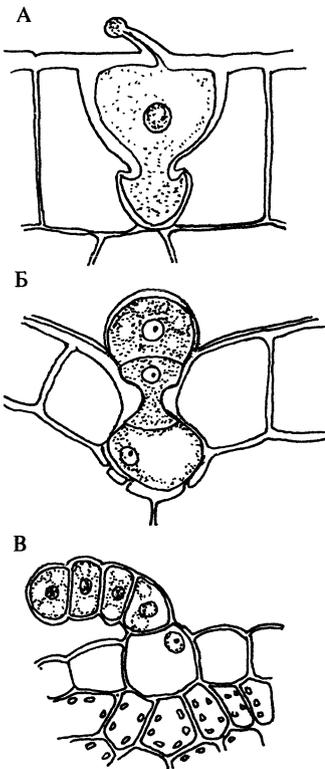


Рис. 46. Гидатоды: А — гонокариум; Б — черный перец; В — фасоль многоцветковая

Из одноклеточных гидатод интересно строение гидатоды гонокариума — растения из тропического семейства икациновых (рис. 46 А). Клетка состоит из 3 частей: внутренней, представляющей собой тонкостенный пузырек, служащий регулятором осмотического давления, средней — воронковидной, толстостенной, резко отграниченной от внутренней, и наружной, в виде сосочка, выступающего над поверхностью листа, с каналом посередине. Ослизняющаяся верхушка сосочка образует небольшую шишечку.

У многоцветковой фасоли (рис. 46 В) гидатоды, развивающиеся на нижней стороне листа, представляют собой 4-клеточный изогнутый волосок, отходящий от вздутой пузыревидной эпидермальной клетки. Все клетки крупноядерные, богатые цитоплазматическим содержимым, с хорошо развитой вакуолярной системой. Выделение воды происходит через тонкие стенки.

У черного перца (рис. 46 Б) и некоторых других растений гидатоды имеют вид головчатых волосков, расположенных в углублениях листовых пластинок. Волосок состоит из 3 этажей клеток, в основании находятся одна или несколько собирающих клеток. Их внутренние стенки, граничащие с клетками мезофилла, утолщены и имеют поры, а наружная стенка, смежная со стенкой единственной клетки среднего этажа, тонкая. Полость этой клетки резко сужена в середине, так как в этом месте ее стенки сильно утолщены и образуют твердое кольцо, окружающее канал, соединяющий обе части клетки. Верхний этаж — головка — состоит из одной или нескольких тонкостенных выделяющих клеток. Наружные стенки клеток головки покрыты тонкой кутикулой, которая наверху разрывается под давлением сильно набухающей вследствие ослижнения стенки.

У некоторых папоротников гидатоды представляют собой группы тонкостенных, богатых цитоплазматическим содержимым, крупноядерных, вакуолизованных клеток, находящихся в углублениях листовых пластинок. Гидатоды соприкасаются с трахеидами подходящего вплотную к эпидерме ответвления проводящего пучка.

У многих растений гидатоды онтогенетически связаны с устьицами. Замыкающие клетки таких водяных устьиц обычно крупнее, чем у обычных, и имеют тонкие стенки. У ряда растений их протопласты рано отмирают, и замыкающие клетки теряют способность к регуляции размеров устьичных щелей. В этом случае они всегда широко открыты, как, например, у ржи и настурции.

Часто под подустьичной полостью расположена *эпитема* — рыхлая паренхимная ткань, сложенная тонкостенными живыми крупноядерными клетками. К эпитеме подходит ответвление проводящего пучка, состоящее из спиральных трахеид. Вода из них попадает в эпитему, затем — в подустьичную полость и через устьичную щель выделяется наружу. Гидатоды такого строения встречаются на листьях земляники, лютика, фуксии, примулы (рис. 47) и других растений. Утром на листьях этих растений можно видеть капельки воды.

Особенно сильная *гуттация* свойственна тропическим и субтропическим растениям. У одного из видов таро (колоказии) гидатода, находящаяся на верхушке листовой пластинки, выделяет до 200 капелек воды в минуту, за ночь — около 100 см³. Активно выделяют воду, создавая впечатление дождя, листья некоторых цезальпиний. Из растений, живущих в областях с умеренным климатом, обильная гуттация свойственна листьям ивы ломкой. У многих древесных пород, например, смородины, черемухи, гидатоды со временем засыхают вместе с зубчиками листьев.

Эпитема имеет важное значение не только для перемещения воды к устьицу, но и для защиты растения от больших потерь минеральных веществ, растворенных в воде. Мелкоклеточная эпитема, выстилающая подустьичную щель, играет роль фильтра, задерживающего часть этих веществ. Однако у некоторых камнеломок гидатоды вместе с водой выделяют большое количество извести, образующей твердый осадок на поверхности листа.

Железистый волосок состоит из одно- или многоклеточной ножки и более или менее шаровидной головки, которая также может быть одно- или многоклеточной (рис. 25 А–Г). Клетки головки синтезируют эфирные масла, которые проходят через наружную стенку клетки и скапливаются под кутикулой, приподнимая ее. При накоплении очень большого количества эфирного масла кутикула, не выдержав его давления, разрывается, масло выходит наружу. Обычно при этом клетки отмирают, лишь в редких случаях

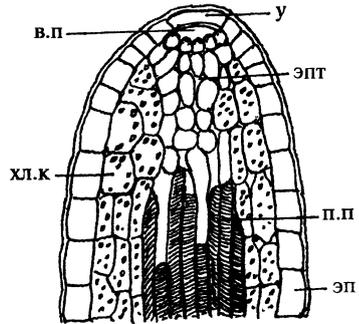


Рис. 47. Гидатода примулы.

Обозначения: в.п — водоносная полость, п.п — проводящий пучок, у — устьице, хл.к — хлорофиллоносные клетки, эп — эпидерма, эпт — эпитема

кутикула регенерирует. У красавки конечная клетка волоска отпадает вследствие ослизнения стенки, соединяющей ее с клеткой ножки.

Пельтатные железки отличаются от пельтатных (чешуйчатых) волосков, главным образом, тем, что развиваются не только из эпидермальных, но и из субэпидермальных клеток. В большинстве случаев они формируются очень рано и начинают функционировать еще до завершения развития несущего их органа. Пельтатные железки березы повислой имеют вид «бородавок», находящихся на поверхности молодых стеблей, листьев, почечных чешуй. Они состоят из наружных (выделительных) палисадных клеток и 2–3 слоев внутренних паренхимных клеток. Эти железки выделяют эфирное масло, а также терпены и флавоноиды. В отличие от трихом при сдирании эпидермы они остаются на поверхности органа.

Эфирные масла выделяют также железки черной смородины, которые имеют блюдцевидную форму и соединены с эпидермой очень короткой ножкой. У тополя душистого железки расположены на зубцах листьев. Это группы эпидермальных клеток, дифференцированных в своеобразную палисадную ткань, вплотную к которой подходит проводящий пучок.

На кроющих почечных чешуях многих древесных растений развиваются железки, выделяющие вещества, склеивающие почечные чешуи, что имеет важное значение для предохранения внутренней части почки от зимнего холода. Эти образования морфологически очень разнообразны. У конского каштана, например, на кроющих чешуях образуются более или менее головчатые железки, а на прилистниках — железки, вытянутые в длину. В обоих случаях в железистый эпителий превращены клетки эпидермы.

Солевые железки многих растений, растущих на засоленных почвах, выделяют избыток минеральных веществ, поступающих в надземные органы с транспирационным током, осуществляемым ксилемой. Эту функцию выполняют морфологически разные образования, не связанные с проводящей системой органа. Обычно они расположены в углублениях листьев, но иногда выступают над их поверхностью. Солевые железки встречаются у представителей семейств свинчатковых, вербеновых, злаков.

Гидропеты, характерные для листьев некоторых водных растений, — особые эпидермальные клетки или группы клеток, богатых цитоплазматическим содержанием. Они могут служить и для поглощения, и для выделения воды.

Большой интерес представляют *железки*, секретирующие нектар, слизь, пищеварительные соки у *насекомоядных*, или *хищных растений*.

У жирянки, например, 2 типа секреторных структур: длинные *ловчие волоски*, выделяющие слизь, и *пищеварительные волоски*, состоящие из основания, короткой ножки и 8–12-клеточной головки. При раздражении, вызванном попавшим на лист насекомым, эти железки начинают секретировать ферменты, способствующие перевариванию органических веществ.

Железистые волоски на листьях росянки (рис. 48) состоят из многоклеточной ножки и овальной головки. Из ножки в головку входит проводящий

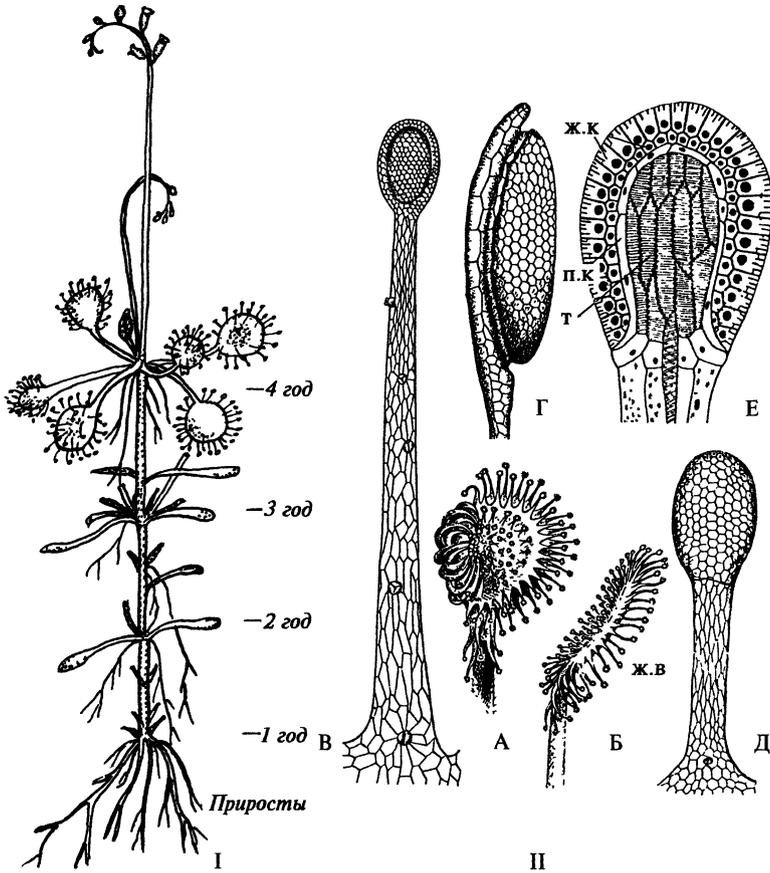


Рис. 48. Рослянка: I — общий вид растения с ежегодными приростами; II — детали строения ловчего листа. А — лист с пойманным насекомым; Б — верхняя сторона ловчего листа; В, Д — железистые волоски; Г — головка железистого волоска сбоку; Е — головка волоска в продольном разрезе.

Обозначения: ж.в — железистые волоски; ж.к — крупноядерные железистые клетки, составляющие двухслойный покров, п.к — паренхимные клетки, т — трахеиды

пучок из спиральных трахеид, так как секреторная деятельность волоска требует поступления большого количества воды. Комплекс трахеид окружен 3 слоями клеток, внутренний из которых играет роль защитного влагалища, а наружные функционируют как секреторные.

У тропического непентеса (рис. 49) железки, находящиеся внутри кувшинчатого органа листового происхождения, имеют многоклеточное стро-

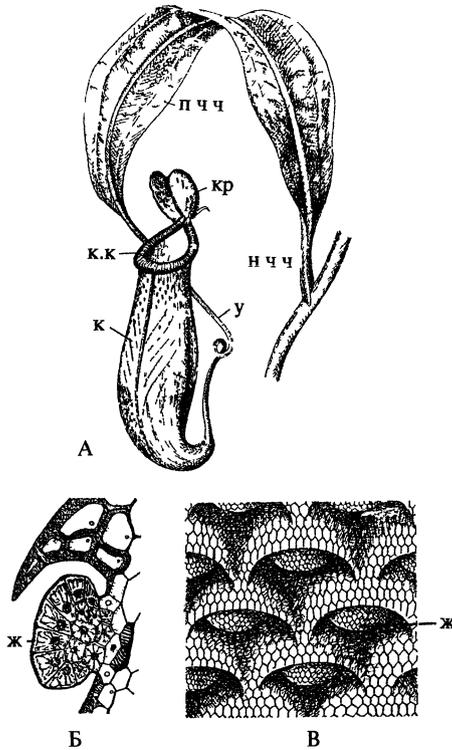


Рис. 49. Ловчий лист непентеса: А — общий вид листа; Б, В — железки внутри кувшинчика сбоку (Б) и в плане.

Обозначения: ж — железки, к — кувшинчик, к.к — край кувшинчика, кр — крышечка, н.ч.ч — нижняя часть черешка, п.ч.ч — пластинчатая часть черешка. у — усиковидно закрученная часть черешка

ение (рис. 49 Б) и погружены в ямки (рис. 49 В), образованные эпидермой. К основанию такой железки подходит проводящий пучок.

У всех хищных растений секреторные клетки имеют плотный про-топласт, богатый белковыми веществами, крупные, иногда полиплоидные ядра. В активном состоянии они слабо вакуолизированы.

Нектарники выделяют сахаристую жидкость — *нектар*. *Флоральные* (от лат. flos (floris) — цветок) нектарники развиваются в цветках — чаще всего в основании завязи, тычинок, на лепестках, и служат для привлечения животных-опылителей. *Экстрафлоральные* (от лат. extra — вне) нектарники образуются на вегетативных органах — стеблях, листьях, прилистниках, а также на цветоножках и осях соцветий.

Нектарники морфологически очень разнообразны: дисковидные, головчатые, чашевидные, нитевидные. Они состоят из секреторных, покрытых кутикулой эпидермальных, а в некоторых случаях и субэпидермальных клеток, богатых цитоплазматическим содержимым. К ним примыкает проводящая ткань, так как сахара, выделяемые нектарниками, поступают в них из флоэмы. Нектарники по строению занимают промежуточное положение между наружными железками и гидатодами. Нектар выделяется либо через оболочки клеток и покрывающую их тонкую кутикулу, либо через специальные устьица без околоустьичных клеток.

6.2. Эндогенные структуры

Масляные, слизевые клетки, как и клетки, заполненные красящими, дубильными и другими веществами, обычно представляют собой одиночные или собранные в небольшие группы тонкостенные идиобласты, находящиеся в разных тканях: эпидерме, паренхиме, флоэме.

Масляные клетки на ранних стадиях развития имеют обильное цитоплазматическое содержимое и крупное ядро. При накоплении большого количества масла ядро и цитоплазма дегенерируют, оболочка клетки нередко опробковевает. Масляные клетки характерны для представителей семейств кирказоновых, лавровых, перечных и других.

Слизевые клетки заполнены слизью, возникающей вследствие химического перерождения всего протопласта. Более или менее шаровидные слизевые клетки обычны для кактусовых, мальвовых, липовых, характерны они и для вторичной флоэмы пихты, в первичной коре ее молодых побегов они имеют шланговидную форму.

Мирозиновые клетки, заполненные ферментом мирозином, свойственны вегетативным органам крестоцветных, перечных, резедовых. Мирозин участвует в образовании горчичного масла.

Кристаллоносные клетки (рис. 50) встречаются в вегетативных и репродуктивных органах очень многих растений. Чаще всего они содержат кристаллы щавелевокислого кальция (*оксалат кальция*). В процессе жизнедеятельности в клетках образуется щавелевая кислота ($H_2C_2O_4$), которая нейтрализуется путем связывания ее ионами кальция. Кристаллизация оксалата кальция происходит в вакуолях. Кристаллы моногидрата оксалата кальция ($CaC_2O_4 \cdot H_2O$) бывают изодиаметрической, палочковидной или ромбоздрической формы, кристаллы дигидрата ($CaC_2O_4 \cdot 2H_2O$) — обычно призматические, часто двойные, как в клетках пленчатых наружных чешуй луковичы лука (рис. 50 А). Особенно широко распространены звездчатые сростки кристаллов — *друзы* (рис. 50 Б). Игольчатые кристаллы — *рафиды* — собраны в плотные пачки, окруженные слизистым чехлом (рис. 50 В). Они встречаются у представителей семейств виноградовых, бальзаминных, орхидных. Некоторые одиночные кристаллы в процессе развития сильно разрастаются в длину, прорывая тонопласт, окружающий вакуоль. Протопласты

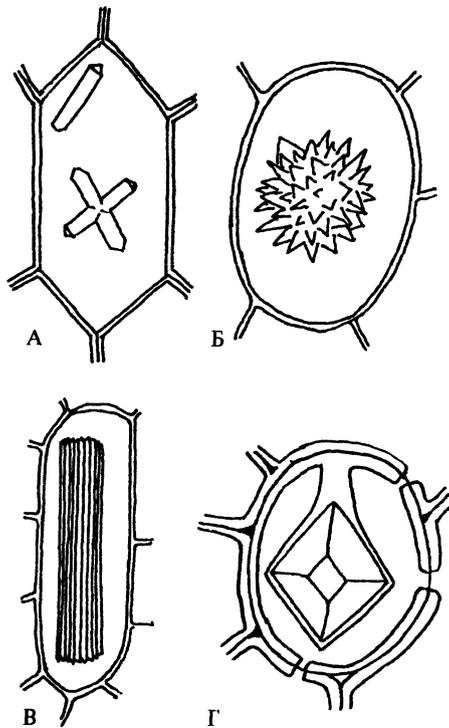


Рис. 50. Отложения оксалата кальция: А — одиночный и двойниковый кристаллы в клетках чешуи лука; Б — друза в клетке стебля ревеня; В — рафиды в клетке стебля винограда; Г — кристалл, сросшийся с оболочкой клетки листа лимона

таких клеток обычно отмирают, и клетки, утратившие тургор, сдавливаются окружающими клетками. В этих случаях возникает впечатление, что кристаллы, называемые *стилоидами*, находятся в межклетниках. Иногда кристаллы обрастают оболочкой клетки, как в листьях citrusовых (рис. 50 Г).

Оксалат кальция может откладываться в клетках в виде очень мелких кристалликов разной формы. Их совокупность называют *кристаллическим песком*. Его много в клетках листьев красавки, во флоэмной паренхиме ясеня, бузины. Кристаллическим песком инкрустированы стенки гистологических элементов вторичной флоэмы некоторых хвойных, например, тисса, араукарии.

Часто в клетках откладывается углекислый кальций. В листьях фикуса, имеющих трехслойную эпидерму, некоторые клетки ее внутреннего слоя очень крупные и содержат гроздевидное тело — *цистолит* (см. рис. 144). Такие клетки называют *литоцистами*. От наружной стенки литоциста внутрь

полости отходит мешковидный вырост, сидящий на ножке. Он заполняется известью, которая откладывается также на его поверхности в виде сосочков. Ножка цистолита инкрустирована кремнеземом. Цистолиты разной формы встречаются у представителей семейств крапивных, бурачниковых, тыквенных и других.

В коротких эпидермальных клетках листьев злаков, как уже было упомянуто, образуются кремниевые тельца.

Многочлеточные секреторные структуры выделяют вещества в межклетники, имеющие вид длинных каналов, ходов, либо замкнутых мешковидных или сферических полостей, часто называемых люками. В зависимости от способа образования межклетников, эти секреторные вместилища делят на схизогенные, лизигенные и схизо-лизигенные.

Схизогенные (от греч. schizeo — разделяю) межклетники возникают вследствие разрушения соединяющего клетки пектинового слоя. После образования межклетника разошедшиеся клетки либо непосредственно превращаются в однослойный эпителий, либо предварительно делятся тангентальными перегородками, и эпителиальными становятся клетки внутреннего слоя (рис. 51).

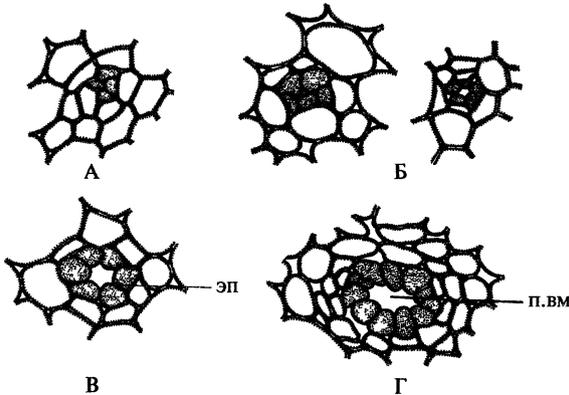


Рис. 51. Разные стадии развития схизогенного вместилища выделений в стебле подсолнечника.

Обозначения: п.вм — полость вместилища, эп — эпителиальные клетки

У зонтичных эпителиальные клетки продуцируют летучие терпены, в смоляных ходах хвойных образуются вязкие бальзамы, а у некоторых папоротников, саговников, представителей семейства аралиевых — слизь.

Нередко секреторные структуры имеют травматическое происхождение, например, смоляные ходы в древесине кедра, а также камеденосные ходы, формирование которых связано с гуммозом, приводящим к образованию сложных и химически разнообразных веществ, относимых к камедям.

Схизогенные вместилища представляют собой характерную особенность семейства зверобойных. Их содержимое, в котором есть смолы и камеди, может быть белым, желтым, зеленоватым или окрашенным темным либо красным пигментом, как у зверобоя.

Лизигенные (от греч. lysis — растворение) вместилища выделений возникают вследствие растворения группы клеток, обособившихся внутри какой-либо ткани. Эти клетки богаты цитоплазмой. Их деления приводят к появлению небольшого очага мелких клеток, вырабатывающих секрет. Впоследствии оболочки клеток растворяются, и на их месте формируется полость, заполненная секретом, а также остатками протопластов и оболочек. В дальнейшем могут растворяться и клетки, окружающие эту полость, размеры которой в связи с этим увеличиваются. Лизигенные вместилища встречаются в листьях эвкалипта, руты, в околоплодниках цитрусовых (рис. 52).

Для вторичной флоэмы хвойных из семейства кипарисовых характерны смоловместилища, развитие которых начинается схизогенно, а дальнейшее увеличение их размеров осуществляется путем лизиса окружающих клеток. Такие вместилища называют схизо-лизигенными.

Млечники — одноклеточные или многоклеточные эндогенные структуры, из которых при повреждении органов растений вытекает содержимое — *млечный сок* в виде бесцветной, прозрачной (как у олеандра, шелковицы), белой (как у молочая, одуванчика, фикуса), желтой (как у чистотела) и даже красной жидкости (как у сангвинарии из семейства маковых, произрастающей на Атлантическом побережье Северной Америки).

Млечники выявлены у 12 500 видов из 900 родов двудольных и однодольных растений. Различают нечленистые и членистые млечники.

Нечленистые млечники одноклеточные, они встречаются у молочайных, кутровых, ластовневых. Лучше всего их развитие изучено у молочая, у которого они появляются еще в зародыше в виде одной или нескольких клеток, которые растут, ветвятся, проникая практически во все части зародыша, кроме конуса нарастания (рис. 53 А). От окружающих клеток развивающиеся млечники отличаются сравнительно небольшим количеством цитоплазматического содержимого и крупными ядрами. По мере развития межклетника его ядро делится, и млечник становится многоядерным. Сформировавшиеся млечники молочая имеют слегка утолщенные оболочки, богатые лектиновыми веществами, пор в них мало, с окружающими их паренхимными клетками они соединены плазмодесмами. Млечники локализируются в разных частях взрослых растений: в первичной коре, сердцевине, первичной флоэме, из которой их ответвления проникают во вторичную флоэму.

У некоторых растений, например, у барвинка малого, встречаются нечленистые млечники в виде длинных прямых трубок.

Членистые млечники состоят из нескольких трубчатых клеток, соединенных в однорядные тяжи. Конечные стенки клеток частично или полностью

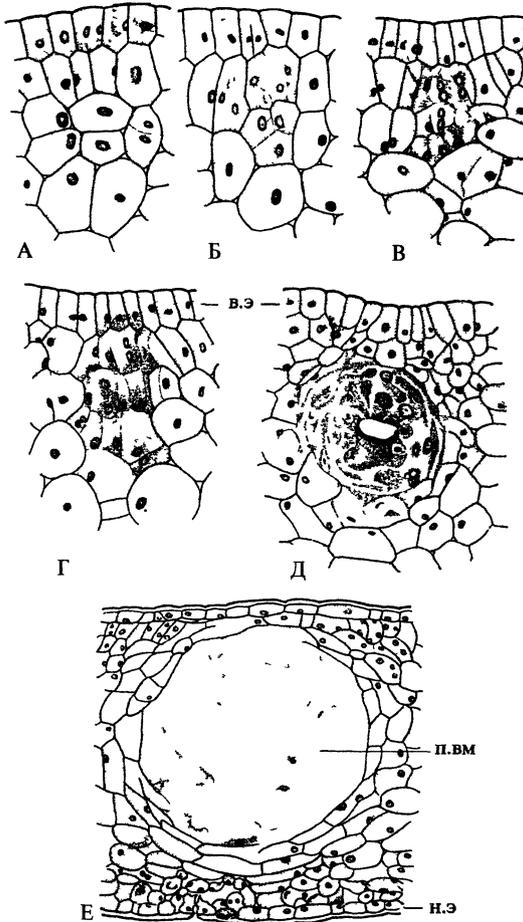


Рис. 52. Разные стадии развития лизигенного вместилища выделений в листе цитруса. Обозначения: в.э — верхняя эпидерма, н.э — нижняя эпидерма, п.вм — полость вместилища

разрушаются, как в члениках сосудов. Поэтому часто млечники такого типа называют млечными сосудами.

Членистые млечники могут быть более или менее изолированными один от другого, как у лука, или соединенными анастомозами в сложные сетчатые структуры, как у козельца из семейства сложноцветных (рис. 53 Б). Членистые млечники, как и нечленистые, — многоядерные, но это следствие не деления ядер, а соединения протопластов составляющих их млечных

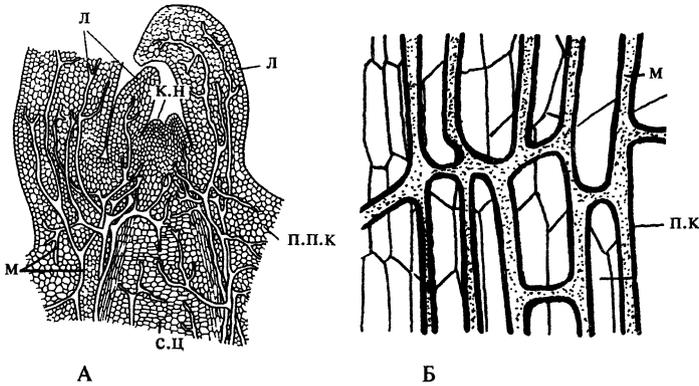


Рис. 53. Млечники: А — нечленистые млечники молочая; Б — членистые млечники козельца.

Обозначения: к.н — конус нарастания побега, л — зачатки листьев, м — млечники, п.к — паренхимные клетки, п.п.к — паренхима первичной коры, с.п — сердцевина

клеток. Поэтому членистые млечники представляют собой *синцитии* (от греч. *syn* — вместе и *kytos* — клетка). Этот термин используют для обозначения многоядерных образований, возникающих вследствие исчезновения оболочек и слияния протопластов первоначально обособленных клеток.

Млечники встречаются в разных органах: у сложноцветных, например, их много в корнях и стеблях, у мака — в листьях и коробочках.

Млечный сок называют *латексом*. Его состав специфичен для каждого вида растений. Это эмульсия, водонерастворимую часть которой составляют каучук, гуттаперча, политерпены, а водорастворимую — некоторые органические кислоты, сахара, танины, алкалоиды и другие вещества. Нередко в млечниках встречаются крахмальные зерна своеобразной формы, кристаллы оксалата кальция.

Особенно важное значение имеет клеточный сок мака снотворного, служащий источником получения наркотических веществ и многих других лекарственных препаратов. Большую ценность имеют млечный сок гевеи, содержащий 40–45 % каучука, и эвкомии, богатый гуттаперчей.

Роль млечников в жизни растений недостаточно ясна. Предполагают, что млечники участвуют в передвижении веществ. Вероятно, не случайно у многих растений они расположены во флоэме. Их считают также структурами, запасящими питательные вещества, но, как правило, мобилизация этих веществ осуществляется очень трудно, а каучук вообще не вовлекается в метаболизм. Млечники рассматривают также как своеобразные регуляторы водного режима. Это отчасти подтверждается тем, что количество латекса увеличивается в дождливую погоду, а в жаркую, когда растение активно

транспирирует, — понижается. Участие млечников в осуществлении всех этих функций вполне допустимо, но экспериментального подтверждения оно еще не нашло. В настоящее время широко распространен взгляд на млечники как на типичные секреторные структуры, накапливающие продукты, не способные проходить сквозь клеточные оболочки. Вещества, содержащиеся в млечном соке, возможно, служат для защиты растения от поедания животными.

Таким образом, наличие большого разнообразия секреторных структур и их участие в выделении веществ или исключении из метаболизма путем внутриклеточного накопления, имеют важное значение для нормальной жизнедеятельности растений. Не случайно поэтому секреторные структуры формируются обычно раньше окружающих их тканей, и ко времени дифференциации последних они уже готовы к осуществлению функции выведения из клеток или из организма ненужных для него продуктов. К выделению веществ наружу способны только экзогенные структуры протодермального происхождения (железистые волоски, железки, гидатоды), эндогенные вместилища осуществляют либо внутриклеточное накопление веществ (разные одноклеточные идиобласты, млечники), либо они выделяют эти вещества в межклетники (схизогенные и лизигенные вместилища), но в обоих случаях секретируемые вещества остаются в теле растения.

7. Воздухоносные ткани, или ткани проветривания

Газообмен — неотъемлемая часть обмена веществ любого живого организма. Он составляет основу дыхания, а у автотрофных растений определяет также возможность осуществления фотосинтеза.

Водные растения поглощают растворенные в воде кислород и углекислый газ всей поверхностью тела через тонкие оболочки клеток. У наземных растений воздух, содержащий необходимые для жизни газообразные вещества, проникает внутрь тела через устьица и чечевички и распространяется по системе межклетников, наличие которых характерно для любой живой ткани, но размеры межклетников могут быть разными.

На ранних стадиях развития практически все ткани состоят из плотно сомкнутых многогранных клеток, которые впоследствии немного округляются. При дальнейшем росте клеток в местах их расхождения образуются межклетники, которые, постепенно увеличиваясь, могут соединяться в длинные межклетные ходы, составляющие сложную сеть, или формировать более или менее изолированные крупные воздухоносные полости.

По способу образования межклетники составляют 3 группы: схизогенные, лизигенные и обычно наиболее крупные *рексигенные*, формирующиеся в результате разрыва тканей. Если они возникают в сердцевине, стебель становится полым, как у многих злаков, зонтичных, хвощей.

Для водных и наземных растений, обитающих при избыточном увлажнении, характерна специализированная воздухоносная ткань — *аэренхима*. Она состоит из клеток с тонкими, нежными стенками, на поверхностях которых, обращенных к межклетнику, нередко образуется слой слизи. Клетки имеют постенный слой цитоплазмы с ядром и многочисленными лейкопластами. Центральную часть клетки занимает вакуоль с водянистым клеточным соком.

Аэренхима — производная основной меристемы или меристемы, аналогичной феллогену. В первом случае округлые клетки аэренхимы составляют трехмерную сеть, ячеи которой представляют собой крупные воздухоносные полости. В черешках листьев белой кувшинки и желтой кубышки в «узлах» этой сети находятся разветвленные клетки с толстыми одревесневшими оболочками, инкрустированными песком оксалата кальция. Эти клетки укрепляют стенки воздухоносных полостей. У осок, ситников, некоторых влаголюбивых злаков клетки аэренхимы звездчатые, между их лучами находятся межклетники (см. рис. 172, 173, 174 Б).

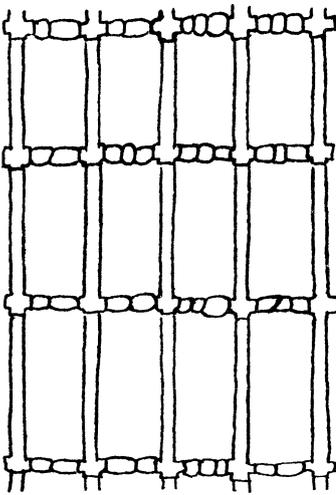


Рис. 54. Аэренхима декодона

У декодона и в дыхательных корнях жюссеи аэренхима возникает из феллогеноподобной меристемы (рис. 54, 201 В), которая закладывается в поверхностном слое органа или глубже. Ее клетки делятся в тангентальной плоскости, как и клетки обычного феллогена, откладывая наружу два типа клеток: одни из них сильно разрастаются в радиальном направлении, образуя стенки воздухоносных камер, другие, находящиеся между ними, не удлиняются и составляют тангентальные стенки этих камер. В отличие от клеток типичной феллемы, оболочки клеток такой перидермальной аэренхимы не опробковевают и остаются живыми.

Воздух, содержащийся в межклетниках аэренхимы, используется для дыхания, а водным растениям, кроме того, придает плавучесть.

Аэренхима встречается также в лепестках многих растений. Если клетки не содержат пигментов, как у кувшинки, некоторых сортов розы, такие лепестки имеют снежно-белый цвет, так как содержащийся в межклетниках воздух отражает весь спектр падающих на цветок солнечных лучей. При отмирании клеток содержимое их вакуолей инфильтрируется в межклетники, вытесняя находившийся в них воздух, белый цвет исчезает, лепестки становятся прозрачными. Из аэренхимы состоят также белые околоплодники снежника, свида и других растений.

Наличие аэренхимы в уплощенных осях и листочках обертки корзинок сложноцветных свидетельствует, по мнению ряда ученых, о происходящих в них интенсивных метаболических процессах.

8. Механические ткани

Ориентация всех органов наземных растений, способствующая выполнению присущих им функций, способность противостоять разным механическим нагрузкам и предохранение от повреждений достигается взаимодействием всех органов и тканей, из которых важную роль играют специальные механические ткани, называемые также опорными и арматурными.

У водных растений потребность в этих тканях невелика или ее нет, так как вода, плотность которой во много раз больше плотности воздуха, хорошо поддерживает их тела. У небольших растений, живущих во влажных условиях, механические ткани тоже плохо развиты. Прочность этих растений в большой степени определяет упругость оболочек составляющих их живых клеток, насыщенных водой. Дополнительная прочность достигается развитием ксилемы, состоящей из толстостенных одревесневших элементов. Одревеснение, первоначально свойственное только элементам ксилемы, впоследствии распространилось и на оболочки клеток других тканей, приобретших в связи с этим твердость, но утративших эластичность. Этот процесс, которому предшествовало утолщение оболочек, и определил появление в эволюции растений специализированной механической ткани — *склеренхимы* (от греч. scleros — твердый и enchyma — ткань), наиболее широко распространенной в растительном мире. Другая механическая ткань — *колленхима* (от греч. kolla — клей), обуславливающая упругость молодых растущих органов, характерна, главным образом, для двудольных покрытосеменных растений.

Обе механические ткани характеризуются плотным смыканием клеток и сильным утолщением их оболочек. Однако эти ткани существенно различаются другими признаками.

Колленхима (рис. 55 А–В) — производная основной меристемы. Она имеет важное значение для растущих органов, так как ее клетки способны к растяжению. Встречается колленхима в однолетних стеблях и листьях, в сочленениях между черешками и листочками сложных листьев бобовых и других растений. Она состоит из паренхимных, слегка вытянутых в длину, или типичных прозенхимных клеток, длиной до 2 мм, заостренных на концах. Клетки колленхимы живые, долго сохраняющие способность к делению, обычно они содержат хлоропласты, поэтому участвуют в фотосинтезе. По характеру утолщений клеточных оболочек различают 3 типа колленхимы: *уголковую*, *пластинчатую* и *рыхлаю*.

В уголковой колленхиме утолщены стенки в углах многогранных клеток (рис. 55 А). Такая колленхима встречается в стеблях тыквы, шавеля, гречихи

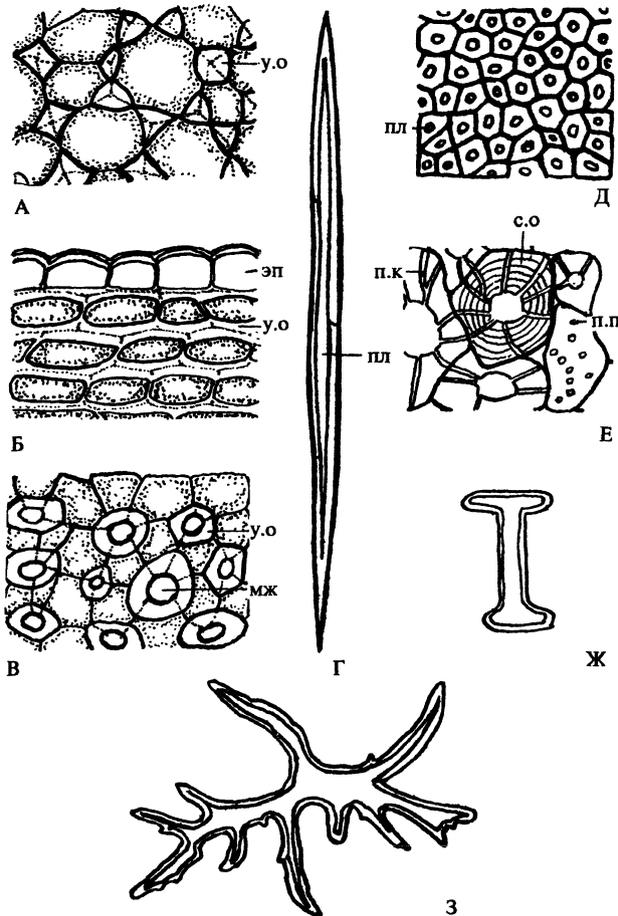


Рис. 55. Механические ткани: А–В — колленхима уголковая (А), пластинчатая (Б), рыхлая (В); Г — волокно склеренхимы; Д — волокна склеренхимы в поперечном сечении; Е — каменистые клетки (брахисклереиды); Ж — остеосклереида; З — ветвистая склереида.

Обозначения: мж — межклетник, п.к — поровый канал; пл — полость клетки, п.п — пора в плане, с.о — слоистая оболочка, у.о — утолщения оболочек, эп — эпидерма

и других растений. В обводненных клетках уголковые утолщения выпуклые, в дегидратированных — вогнутые.

Пластинчатая колленхима состоит из клеток более или менее вытянутых параллельно поверхности стебля (рис. 55 Б). Утолщены наружные и внутренние стенки клеток. На поперечных срезах эта колленхима похожа

на хрящевидную ткань. Она обычна для стеблей подсолнечника, молодых стеблей многих древесных растений.

В богатой межклетниками рыжлой колленхиме утолщены стенки клеточек, ограничивающие межклетники (рис. 55 В). Эта колленхима развивается в стеблях красавки, мать-и-мачехи, горца земноводного.

Утолщение оболочек происходит перед окончанием роста клетки в длину. На срезах оболочки выглядят светлыми, блестящими вследствие сильного лучепреломления.

Некоторые ботаники полагают, что утолщение связано с отложением вторичной оболочки, но большинство склоняется к мнению, что клетки колленхимы имеют только первичные оболочки, во всяком случае, в молодых органах. Утолщенные стенки состоят из целлюлозы, но богаты также пектином. Исследования колленхимы черешков сельдерея показали, что в утолщениях слои пектина чередуются со слоями целлюлозы.

Наличие пектина обуславливает большую влагоемкость оболочки. Содержание в ней воды составляет 60–70 % от всей ее массы. Больше всего воды в угольковых утолщениях. Неравномерное утолщение оболочек и отсутствие одревеснения обеспечивают пластичность колленхимы и ее способность к растяжению. С другой стороны, это позволяет регулировать осмотическое давление благодаря водопроницаемости тонких участков оболочки, играющих роль пор. В связи с этим колленхима может выполнять функции механической ткани только в том случае, если ее клетки находятся в состоянии тургора.

Колленхима обладает высокими механическими качествами: предел ее прочности на разрыв больше предела прочности литого алюминия, а по модулю упругости она сопоставима со свинцом. Однако ее значение как скелетной ткани не сравнимо со значением склеренхимы, хотя в старых органах она иногда становится твердой и хрупкой, так как в ее клетках могут откладываться довольно толстые вторичные оболочки, способные к одревеснению.

Склеренхима, в отличие от колленхимы, состоит из клеток с равномерно утолщенными и, как правило, одревесневающими оболочками. В процессе развития их протопласты разрушаются, поэтому склеренхима — ткань мертвая. Ее слагают 2 типа клеток:

1) *волокна* (рис. 55 Г) — длинные прозенхимные клетки с острыми концами и толстыми 1–2-слойными оболочками, имеющими немногочисленные простые щелевидные поры; в поперечных сечениях клетки многоугольные (рис. 55 Д) либо более или менее округлые;

2) *склереиды* (рис. 55 Е–З) — паренхимные разветвленные или довольно длинные клетки с очень толстыми многослойными оболочками, пересеченными многочисленными поровыми каналами, которые нередко выглядят ветвистыми. На самом деле, такие каналы возникают при вторичном утолщении оболочки изначально из более многочисленных и более коротких соединяющихся поровых каналов.

Склеренхима, как и колленхима — ткань первичная. Волокна склеренхимы могут быть производными клеток основной меристемы, как в вегетативных органах папоротникообразных, в листьях голосеменных и покрытосеменных растений, в которых они составляют субэпидермальные тяжи, в корнях и стеблях однодольных. В стеблях двудольных в образовании волокон склеренхимы участвует так называемая остаточная меристема, то есть меристема, которая непосредственно продолжает апикальную меристему побега, и хорошо выражена в стеблях немного ниже конуса нарастания. Эта меристема дает начало не только склеренхиме, но и прокамбию (подробнее см.: гл. 7, п. 2.1, 2.3). Такая склеренхима всегда окружает дифференцированные из прокамбия первичные проводящие ткани. Она встречается в стеблях гвоздичных, тыквенных, гераниевых, кирказоновых и др. семейств двудольных растений (см. рис. 81 А; 82 Б).

По прочности на разрыв волокна склеренхимы не уступают строительной стали, однако они в 6–10 раз менее упруги, чем сталь, и из-за сильного одревеснения оболочек не обладают пластичностью. Поэтому волокна склеренхимы заканчивают дифференциацию обычно после окончания роста органов в длину.

Склерейды возникают вследствие склерификации первоначально живых тонкостенных клеток. *Склерификация* — трехэтапный процесс, состоящий из 1) сильного утолщения оболочек, приводящего в итоге к сокращению полости клетки, 2) одревеснения оболочек, 3) постепенного отмирания протопласта.

Склерейды развиваются либо из клеток основной меристемы, как в листовых пластинках чая, камелии, либо из клеток протодермы, как в семенной коже бобовых растений, либо из дифференцированных паренхимных клеток, как в коре многих древесных растений и семенной коже. Из склерейд состоит скорлупа орехов, «косточка» (внутриплодник) плодов вишни, сливы, абрикоса, много их в мякоти незрелых плодов груши и айвы. В плодах склерейды играют не только механическую роль, но служат также для защиты семян от резких колебаний температуры, поражения бактериями, грибами, повреждений при поедании плодов животными.

Морфологически склерейды очень разнообразны. Короткие, обычно изодиаметрические склерейды называют *брахисклерейдами* (от греч. brachys — короткий), или каменистыми клетками (рис. 55 Е). Это наиболее широко распространенный тип склерейд. Разветвленные склерейды называют *астросклерейдами* (от греч. astron — звезда) (рис. 55 З). Они обычно развиваются в ткани, имеющей межклетники. До начала склерификации клетки образуют выросты (протуберанцы), растущие в межклетники и удлиняющиеся путем интрузивного роста. Такие склерейды встречаются в черешках листьев кувшинок и кубышек. Некоторые клетки до склерификации сильно разрастаются в длину, приобретая сходство с волокнами. Такие склерейды называют *волокнистыми*. От типичных волокон они отличаются происхож-

дением (волокна дифференцируются непосредственно из клеток меристем или их производных) и строением оболочек, более многослойных и пористых, чем у волокон. Склереиды, напоминающие берцовые кости, называют *остеосклереидами* (от греч. *osteon* — кость) (рис. 55 Ж).

Наряду с волокнами и склереидами, составляющими склеренхиму, у высших растений, как уже было отмечено, клетки, специализирующиеся в выполнении механической функции, входят в состав проводящих тканей. Это древесинные волокна (волокна либриформа), лубяные, или флоэмные волокна. Склереиды нередко развиваются во вторичной флоэме древесных растений, например, у березы, ольхи. Каменистые клетки, называемые феллоидами, встречаются в пробке (феллеме) некоторых хвойных (сосна, ель, лиственница). Естественно, эти элементы происхождением отличаются от волокон и склереид типичной склеренхимы, поэтому их не считают ее компонентами, а рассматривают как структурные элементы тех тканей, в которых они образовались. Учитывая, что морфологически они практически не отличаются от клеток типичной склеренхимы и участвуют вместе с ней в создании опорной системы, Ф. Габерландт предложил называть всю совокупность толстостенных одревесневших клеток растений, независимо от их происхождения, *стереомом* (от греч. *stereos* — твердый, крепкий). Особенности его строения и топографии определяют устойчивость растений к действию разных механических факторов.

В. Ф. Раздорский, занимавшийся изучением строительно-механических принципов в конструкции растений, сравнивал их с железобетонными сооружениями, в которых арматуру составляют механические прочные ткани, а роль заполнителя — ткани, сложенные живыми, тонкостенными клетками. Стройность строительной конструкции он объяснял, прежде всего, хорошими качествами материала, по прочности и упругости не уступающего мягкой стали, но значительно более легкого.

Механические нагрузки, испытываемые растением, двух типов: статические и динамические. Статические проявляются в действии силы тяжести (масса кроны, возрастающая в течение вегетационного периода и уменьшающаяся после опадения листвы и плодов; оседающий на поверхности ветвей снег, который может оставаться на них довольно долго). Динамические нагрузки обусловлены порывами ветра, ударами дождя, града.

В первом случае осевые органы растения должны работать, как балки-колонны, во втором — как балки-пружины. Так как в разные периоды жизни растение подвергается действию обоих типов нагрузок, в строительно-механическом отношении оно должно представлять собой комплексную конструкцию. В расположении механических тканей проявляются 2 противоположные тенденции: центробежная и центростремительная. Для молодых растущих органов наиболее важна устойчивость к действию силы тяжести, что достигается расположением механических тканей на периферии, то есть реализуется центробежная тенденция. Та же тенденция преобладает

в сформировавшихся стеблях травянистых растений, не достигающих обычно большой высоты. Невысокие растения, как правило, не страдают сильно от порывов ветра.

При увеличении высоты растения, сопровождающемся и значительным увеличением его поверхности вследствие развития мощной кроны, как у деревьев, в расположении механических тканей преобладает центростремительная тенденция. В стволах и многолетних ветвях деревьев опорную роль играет вторичная древесина, объем которой ежегодно увеличивается в результате деятельности камбия. Эта ткань составляет практически всю внутреннюю часть ствола и ветвей. В корнях, испытывающих растяжение, механические ткани также расположены в центре.

В стеблях многих однодольных устойчивость к действию этих двух типов нагрузки достигается раздробленностью стереома, а в стволах пальм, бамбуков со временем происходит утолщение и одревеснение оболочек клеток паренхимы, в которой находятся проводящие пучки, армированные тяжами механической ткани.

Приспособление листьев, особенно имеющих крупные пластинки, к противодействию статическим и динамическим нагрузкам состоит в поверхностно-двустороннем расположении механических тканей. Строительно-механические принципы в структуре растений, как и других живых организмов, составляют один из разделов *бионики*, цель которой состоит в создании совершенных технических систем и конструкций. Строение органов растений соответствует принципам достижения прочности при экономной затрате материала. Это не исключает, однако, существования примеров «нерациональной» конструкции, во всех случаях имеющих важное приспособительное значение.