



БИОЛОГИЧЕСКИЙ  
ФАКУЛЬТЕТ  
МГУ ИМЕНИ  
М.В. ЛОМОНОСОВА



*teach-in*  
ЛЕКЦИИ УЧЕНЫХ МГУ

# ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ

ЗЕРНОВ АЛЕКСАНДР СЕРГЕЕВИЧ  
ТИМОНИН АЛЕКСАНДР КОНСТАНТИНОВИЧ

---

БИОФАК МГУ

---

КОНСПЕКТ ПОДГОТОВЛЕН  
СТУДЕНТАМИ, НЕ ПРОХОДИЛ  
ПРОФ. РЕДАКТУРУ И МОЖЕТ  
СОДЕРЖАТЬ ОШИБКИ.  
СЛЕДИТЕ ЗА ОБНОВЛЕНИЯМИ  
НА [VK.COM/TEACHINMSU](https://vk.com/teachinmsu).

ЕСЛИ ВЫ ОБНАРУЖИЛИ  
ОШИБКИ ИЛИ ОПЕЧАТКИ,  
ТО СООБЩИТЕ ОБ ЭТОМ,  
НАПИСАВ СООБЩЕСТВУ  
[VK.COM/TEACHINMSU](https://vk.com/teachinmsu).



**БЛАГОДАРИМ ЗА ОЦИФРОВКУ КОНСПЕКТА  
СТУДЕНТКУ БИОФАКА МГУ  
БАКУМЕНКО ВАРВАРУ ОЛЕГОВНУ**



## Оглавление

|                                                            |    |
|------------------------------------------------------------|----|
| Лекция 1 .....                                             | 5  |
| Растительная клетка и её гистологические особенности ..... | 5  |
| Формирование клеточной стенки .....                        | 9  |
| Лекция 2 .....                                             | 11 |
| ЭПС (эндоплазматическая сеть) .....                        | 12 |
| Лекция 3 .....                                             | 16 |
| Строение растительных тканей.....                          | 16 |
| Подходы к классификации тканей.....                        | 16 |
| Лекция 4 .....                                             | 23 |
| Постоянные ткани .....                                     | 24 |
| Покровные ткани.....                                       | 24 |
| Лекция 5 .....                                             | 30 |
| Механические ткани .....                                   | 30 |
| Проводящие ткани.....                                      | 31 |
| Ксилема .....                                              | 33 |
| Флоэма.....                                                | 34 |
| Лекция 6 .....                                             | 35 |
| Проводящие пучки .....                                     | 35 |
| Аэренхима.....                                             | 36 |
| Хлоренхима.....                                            | 36 |
| Запасающие ткани.....                                      | 37 |
| Лекция 7 .....                                             | 39 |
| Секреторно-выделительные ткани и структуры .....           | 39 |
| Вегетативные органы .....                                  | 42 |
| Корень .....                                               | 42 |
| Лекция 8 .....                                             | 45 |
| Метаморфозы корня.....                                     | 47 |
| Лекция 9 .....                                             | 50 |
| Микориза.....                                              | 51 |
| Побег.....                                                 | 52 |
| Почка .....                                                | 52 |

|                                                                  |    |
|------------------------------------------------------------------|----|
| Лекция 10 .....                                                  | 56 |
| Стебель .....                                                    | 56 |
| Лекция 11 .....                                                  | 61 |
| Эволюционные преобразования в строении стебля.....               | 61 |
| Лист .....                                                       | 62 |
| Лекция 12 .....                                                  | 67 |
| Анатомическое строение листа.....                                | 67 |
| Формирование побеговых систем.....                               | 68 |
| Соцветия.....                                                    | 69 |
| Лекция 13 .....                                                  | 71 |
| Метаморфозы побега .....                                         | 71 |
| Лекция 14 .....                                                  | 74 |
| Вегетативное размножение растений.....                           | 74 |
| Понятие о жизненных формах и экологических группах растений..... | 75 |
| Экологические группы растений .....                              | 77 |
| Лекция 15 .....                                                  | 79 |
| Растительный покров .....                                        | 80 |
| Классификация растительности.....                                | 81 |

## Лекция 1

### Растительная клетка и её гистологические особенности

Многие гистологические особенности лучше понимать учитывая происхождение растительной клетки.

Что делает живое живым? Многие химические процессы можно осуществить в пробирке, но в них нет ничего такого, что было бы свойственно исключительно живому.

Огромное число реакций одновременно, их упорядоченность – свойство живого. Реакции в клетке протекают в водной среде и в строго определенном месте.

Важная часть клетки – **плазматическая мембрана**. Ограничивает водную среду, где будут происходить разнообразные реакции. Мы не знаем, откуда она произошла.

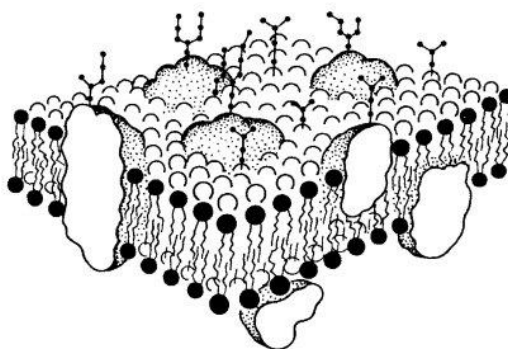


Рис. 1 Мозаичная модель («липидное озеро») клеточных мембран.

Мембрана состоит из двойного слоя липидов (рис.1), состоящих из гидрофильной головки и гидрофобных хвостов. Каталитические функции осуществляют белки, которые встроены в мембрану. Упорядоченность расположения белков обуславливает четкую локализацию в пространстве разнообразных химических реакций. Есть встроенные и пронизывающие белки. Белки могут смещаться по мембране, что оказывается чрезвычайно важным в реакциях, происходящей в клетке.

Пример с пластохиноном в фотосинтезе – он как челнок движется по мембране, перенося необходимые компоненты (протоны) для химических реакций.

Чтобы произвести что-то нужны полуфабрикаты. Мембрана водонепроницаема, поэтому очень хорошо изолирует среду, чтобы необходимые вещества не диффундировали в окружающую среду.

Как возникла ограниченная замкнутая мембрана мы не знаем, но это очень важно. Плазматическая мембрана = **плазмалемма**. Внутри нее находится цитоплазма.

Наследственная информация, заключена в **геном**. Все записано либо в ДНК, либо в РНК. Но ДНК играет ключевую роль. ДНК заключена в форму хромосом.

3 млрд лет назад появилась прокариотная клетка, которая стала первым живым организмом. Поверх плазмалеммы находится клеточная стенка (рис. 2). Её можно снять химическими путями, но тогда клетка теряет свои свойства, так что она – неотъемлемая часть клетки. Состоит из **фибрилл** (неразветвленный пучок молекул). Между фибриллами располагается **матрикс**. Матрикс состоит из полимерных разветвленных молекул. Наличие клеточной стенки не исключает общение клетки с внешней средой. Через разветвления полимеров матрикса могут диффундировать различные вещества в клетку.

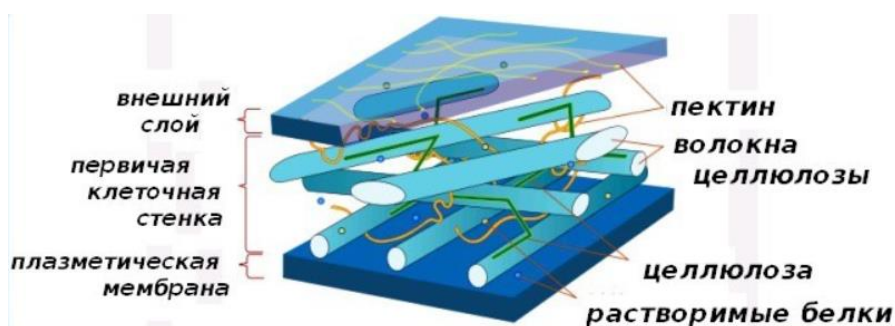


Рис. 2. Строение клеточной стенки.

**Протопласт** – цитоплазма, окруженная плазмалеммой. Долго считалось, что протопласт – живой, а клеточная стенка нет. Но там сейчас найдены различные белки, следовательно, ее можно назвать отдельной органеллой клетки.

Чтобы система работала, ее необходимо обеспечить энергией. Энергию берут из окисления органических молекул. Некоторые могут окислять неорганические вещества и получать энергию.

**Автотрофные** – сами себя прокармливают. **Хемоавтотрофия** – получение энергии из окисления неорганических веществ.

Появились те, кто могут использовать энергию солнечного света для синтеза собственных органических веществ (восстанавливать углекислый газ до углеводов). Откуда взять протоны для восстановления углекислого газа? Лучше всего с этой задачей справились фотоавтотрофные бактерии, которые берут протоны из воды. Порядка 3 млрд лет назад появились существа, которые научились использовать энергию солнца и протоны воды для постройки собственных органических веществ. Эти существа – *Cyanobacteria*. Они обитали большими скоплениями, образуя целые

породы, по которым сегодня мы можем определить, что они действительно существовали.

Они производили кислород в свободном виде, т.е. осуществляли **оксигенный фотосинтез**. Кислород в свободном виде опасен для других организмов, т.к. он сильный окислитель.

Для того чтобы использовать солнечный свет необходимы белковые комплексы, которые нужно разместить где-то в мембране, где и так уже много всего находится. Цианобактерии развили внутри цитоплазмы систему замкнутых каналов, которые называются **тилакоидами** (рис. 3). И собственно в мембране тилакоидов сосредоточены ферменты, которые осуществляют фотосинтез. Полости тилакоидов резко отличаются от основной цитоплазмы. Подразделение клетки на отдельные участки, различающиеся функционально и по химическому составу получило название **компарментализации**.

Т.е. разделение мембраны на **компартменты**.

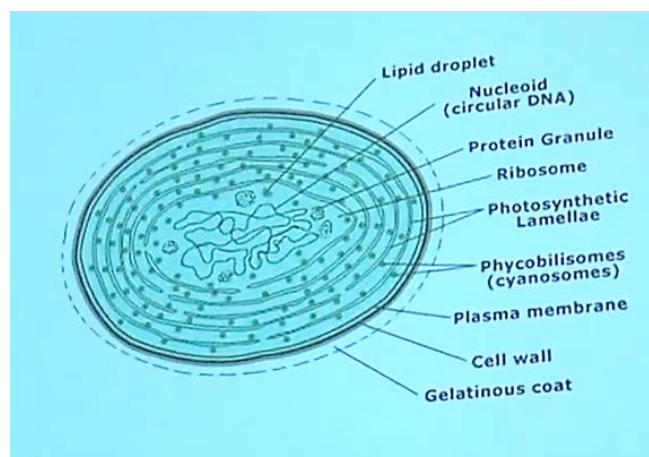


Рис. 3. Строение системы тилакоидов клетки цианобактерий.

Откуда взялись тилакоиды мы не знаем, но может быть это впячивания плазмалеммы.

Чтобы хорошо жить – нужно поглощать много энергии. В данном случае – надо увеличить количество тилакоидов, нужна большая клетка, где можно разместить все это большое хозяйство. Увеличение объема приводит к увеличению объема цитоплазмы и увеличению энергии, необходимой для работы этой системы, но безгранично увеличиваться невозможно. Цианобактерии действительно крупнее многих других клеток, но все равно очень маленькие создания. Кроме того, у цианобактерий сложнее устроена клеточная стенка, возможно, это необходимо для протекания фотосинтеза, но мы достоверно этого не знаем. В любом случае, данное строение позволило используя неограниченные ресурсы создать нашу атмосферу и органические вещества, которые могли потреблять гетеротрофы.

Повышение содержания кислорода стало большой проблемой. Его начали использовать для окисления органических веществ, что способствовало получению большего количества энергии. Это позволило увеличить размеры клеток, получилось создать эукариотную клетку, у которой внутри была система мембран. Разные типы химических реакций шли в различных изолированных мембранных компартментах – **органеллах**, что помогло еще больше интенсифицировать процессы жизнедеятельности. Эукариотные существа стали на порядок крупнее чем прокариоты, получили существенные преимущества.

Появилась возможность совершать пиноцитоз не по одной молекуле – а сотнями. **Пиноцитоз** (рис.4) – поглощение жидких субстанций плазмалеммой, в ходе которого формируется **пиноцитозные вакуоли**, в которых после слияния с литическими ферментами образуется гидролизат, используемый клеткой в своих корыстных целях.

Переход на более совершенное потребление химических ресурсов связан с отказом от клеточной стенки – появление «голого протопласта», однако плазмалемма не напрямую контактировала с окружающей средой, был **гликокаликс**. Чтобы поддерживать форму клетки был создан **цитоскелет**.

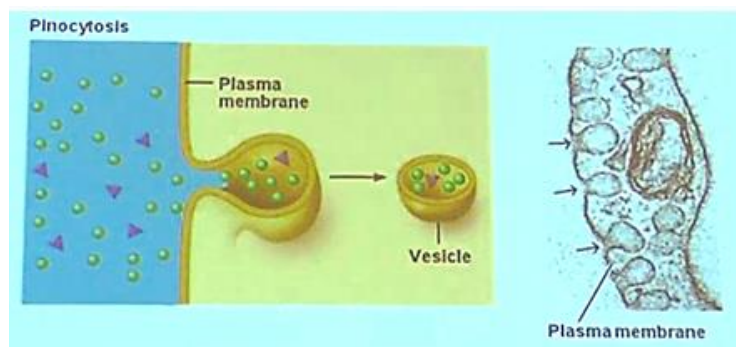


Рис. 4 . Образование пиноцитозной вакуоли, схема (справа) и микрофотография (слева)

Некоторые начали поглощать прокариотные организмы, возник **фагоцитоз** – поглощение крупных частиц.

**Голозойный тип питания** – эффективное потребление живых организмов, в том числе цианобактерий.

Возникли фаготрофные живые существа, но каждый обед – русская рулетка, можно и помереть, поскольку цианобактерии вырабатывают много токсических веществ. Некоторые эукариоты смогли проглотив цианобактерию не переваривать её, а сохранять внутри своей цитоплазмы, чтобы она там продолжала фотосинтезировать, а эукариоты могли поглощать продукты фотосинтеза. Это явление называли **эндосимбиозом**.

При эндосимбиозе происходит подавление автономности прокариотного организма переносом отдельных участков хромосом **эндосимбионта** в геном клетки-хозяина. Активность эндосимбиоза синхронизирована с активностью клетки хозяина. Клеточная стенка эндосимбионта естественно исчезла, а плазмалемма и система тилакоидов сохранилась. Эндосимбионт стал хлоропластом и имеет две мембраны: внешняя – остаток пищеварительной вакуоли, внутренняя – собственная мембрана эндосимбионта.

Т.е. растения возникли в результате эндосимбиоза цианобактерий с фаготрофными эукариотными существами, больше миллиарда лет назад.

Растения произошли дважды. Одни из них – предки высших растений, другие – предки красных водорослей.

У современных существ мы можем видеть незавершенный этап формирования хлоропласта. Пример: существо с трехмембранным хлоропластом и следами нуклеоида в нем. Это говорит о том, что был симбиоз эукариотного организма с эукариотной водорослью, т.е. **вторичный эндосимбиоз**. **Первичный эндосимбиоз** – симбиоз гетеротрофного существа и прокариотной водоросли.

Таким образом, мембран у хлоропластов может быть не только 2, но и 3-4.

**Эндосимбионт оказывает влияние на эукариотного хозяина:**

- Отпадает необходимость в голозойном типе питания (т.е. в заглатывании крупных частиц).
- Обзаведение клеточной стенкой. **Необратимость эволюции** – что пропало, то пропало насовсем. Т.е. ту стенку, которая была у цианобактерий эукариоты воспроизвести не могут, структура будет похожая, но немного другая (рис. 2). Фибриллы целлюлозы с пектином соединяются при помощи **гемицеллюлозы**. **Пектин** – разветвленный углевод матрикса, **целлюлоза** – линейный «каркас» клеточной стенки.

### Формирование клеточной стенки

Фибриллярный компонент и матрикс синтезируются в разных местах. Матрикс – в аппарате Гольджи, заполняет определенные цистерны, которые формируют пузырьки, которые доставляются к мембране и изливаются на поверхность плазмалеммы – **экзоцитоз**. Целлюлоза синтезируется **целлюлозо-синтазными комплексами**, которые встроены в плазмалемму. Комплексы перемещаются вдоль микротрубочек цитоскелета. Процесс синтеза достаточно длительный, целлюлоза укладывается в несколько слоев, благодаря чему клеточная стенка утолщается. Самые старые участки клетки будут снаружи, новые слои достраиваются изнутри. Чем толще клеточная стенка, тем меньше места для протопласта.

Где можно размещать хлоропласты? Там где можно удалять кислород от пластиды и подводить углекислый газ, что осуществляется в жидкой фазе (газы в растворенной форме). Это связано с преодолением диффузионных сопротивлений, которые тем больше, чем больше расстояние между органеллами. Поэтому пластиды располагаются под плазмалеммой, так называемое «*постенное расположение*» хлоропласта.

Существуют ограничения на увеличение размера клетки, однако ограничения будут менее значимы, если иметь внутри полость, которая не будет иметь структур, требующей энергии для поддержания её жизнедеятельности. У растений такой органоид - **вакуоль**, ограниченная **тонопластом**, внутри заполнена **клеточным соком**. Такие вакуоли позволяют значимо увеличить клетки растений, поэтому они больше клеток животных.

### Вакуоль:

- Может быть хранилищем продуктов метаболизма
- Может быть хранилищем запасных полезных веществ
- Создает тургорное давление (давление на клеточную стенку изнутри).
- Низкомолекулярные вещества создают «сосущую» силу вакуоли, т.е. вода стремится проникнуть в нее и разбавить клеточный сок, таким образом, тонопласт оказывает давление на цитоплазму, а та в свою очередь – на плазматическую мембрану. Клеточная стенка предотвращает разрыв клетки. «Раздутое» состояние вакуоли обеспечивает тургорное давление внутри клетки.

## Лекция 2

Продолжаем разговор о клетке.

Клетка увеличила свой размер благодаря вакуоли, но сильно увеличить клетку все равно нельзя, т.к. ядро будет находится далеко от других компартментов.

**Ядерно-плазменное соотношение** – не получится увеличить клетку более определенного критического размера, которое определяется соотношением размеров ядра и протопласта.

Однако, чтобы расти, можно увеличивать количество ядер.

Деление клетки включает в себя:

- **Кариокинез** – деление ядра
- **Цитокинез** – разделение цитоплазмы, т.е. непосредственно клетки.

Можно делить ядра (осуществлять кариокинез), но не производить деление самой клетки, но среди высших растений получили преимущество только те, которые стали многоклеточными. Цитокинез у высших растений и их ближайших водорослевых предков имеет некоторые особенности.

Во-первых, микротрубочки разбираются и располагаются в месте будущего деления, образуя пояс микротрубочек (см. рис. 5, А) - **препрофазный пояс микротрубочек**. В профазе он исчезает бесследно, и не известно, какие у него функции.

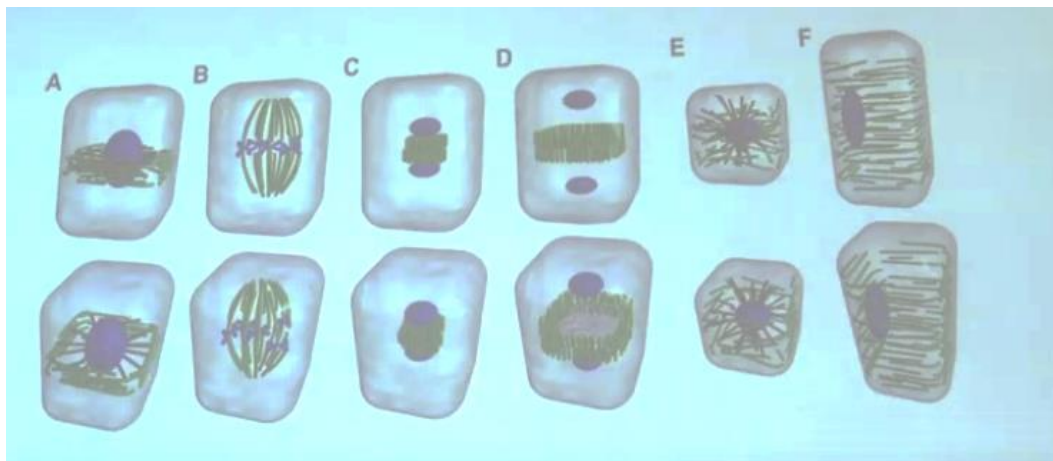


Рис.5. Деление растительной клетки

**Фрагмопласт** – два массива коротеньких микротрубочек, которые перпендикулярны плоскости деления клетки (рис.5, С). Вдоль этих микротрубочек начинают мигрировать пузырьки с пектином от аппарата Гольджи и сливаться друг с другом. Образуется пластинка, заполненная пектином (рис. 5, D), что и знаменует образование из

материнской клетки двух дочерних. Там, где сформировалась межклеточная пластинка, микротрубочки разбираются и собираются заново на концах пластинки. Процесс продолжается до тех пор, пока пластинка не достигнет краев клетки, когда достигнет – идет разделение клеток. Каждая из образовавшихся клеток продолжает откладывать пектин, а также формирует целлюлозные фибриллы с гемицеллюлозой. В ходе цитокинеза каждая из дочерних клеток достраивает себе клеточную стенку. Надо помнить, что это все это единая конструкция, которая разделяет все протопласты тела высшего растения. В совокупности это называют **анопластом** (совокупность всех клеточных стенок и межклеточных пластинок).

Не происходит полное разделение протопластов клеток. В пектиновой стенке остаются каналы (**плазмодесмы**), в которых протягивается цитоплазма соседних клеток. Плазмодесмы соединены с **десмотрубочками**. В этом главное отличие от клеток животных: у животных протопласт изолирован от других клеток, а в растительных клетках – нет.

**Симпласт** – совокупность протопластов.

### ЭПС (эндоплазматическая сеть)

Системы переходят в перенуклеарное пространство. К **диктиосомам** также подходят ответвления системы. Система полостей ЭПС не ограничена от полостей диктиосом.

Пластиды имеют две оболочки. С внешней мембраной иногда непосредственно переходят в ЭПС.

**Митохондрии** более изолированы. Но в некоторых местах прижимается тесно, формируются в митохондрии и в ЭПС каналы.

*Внутри симпласта имеется ограниченная система полостей, главную роль играет ЭПС, с ним связаны многие другие полости внутри клетки.*

Таким образом мы можем выделить **эндопласт** (система внутренних мембран).

В некоторых местах тела растения происходит растворение части пектина и происходит расхождение клеток растения с образованием **межклетников**, заполненных газами. Растения это делают сознательно, синтезируя фермент **пектиназу** (расщепляет пектин).

Для обозначения тела растения используют термин **фрагмобластема**. Название подчеркивает два важных обстоятельства: бластоз – способность расти, фрагмо – сильно компартментализированный симпласт.

Плазмодесменные каналы размещены не равномерно, а группами. Место, где они сгруппированы - **первичное поровое поле**.

Клеточная стенка может растягиваться – рост одной клетки. За счет встраивания **экстенсинов** возможен рост клетки.

Высшие растения продолжают строить свою клетку. Клеточная стенка формируется в два захода: сначала клеточная стенка растягивается (много матрикса и мало целлюлозы), затем укрепляется (мало матрикса, много целлюлозы). Принято различать **первичную клеточную стенку** и **вторичную клеточную стенку**. Это все единая конструкция с пектиновым матриксом, однако, во вторичной стенке фибриллы целлюлозы расположены плотнее и имеют другую ориентацию.

Утолщение идет равномерно, поэтому в некоторых клетках мы можем видеть отдельные слои, если смотреть на срез. В разных слоях фибриллы располагаются крест на крест относительно друг друга. Вторичная клеточная стенка формируется везде, кроме первичных поровых полей. Таким образом, во вторичной стенке образуются дырки, прикрытые **закрывающими пленками**. Формируется пора. Цитоплазма заполняет поровый канал.

Длина порового канала зависит от толщины клеточной стенки. Если диаметр самого канала практически стабильный, то это называют **простой порой**. Иногда диаметр уменьшается, т.е. сужается к внутреннему отверстию поры, увеличивается к закрывающей пленке. Если на такую пору посмотреть с поверхности, то увидим просвечивающий контур внутреннего канала – **окаймленная пора**. Участок вторичной клеточной стенки, который слагает ее – **окаймление**.

Круглая пора – **точечная**. Вытянутая пора – **лестничная**. У некоторых растений закрывающая клетка поры сильно утолщается, возникает диск – **торус** (рис.6)

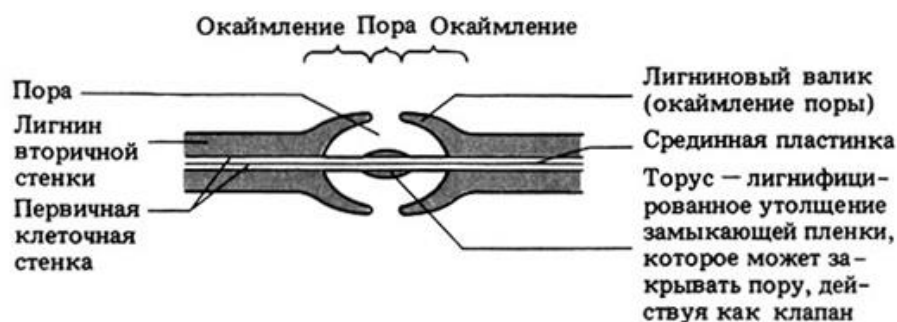


Рис. 6. Строение торуса сосны

Торус нужен для того, чтобы пору периодически закрывать, когда это необходимо. Это характерная черта окаймленных пор, но не всех.

Процессы домашнего хозяйства в клетке – house-holding. Отказ от процессов, не составляющих домашнее хозяйство, лежит в основе дифференциации клеток высших организмов.

Произошло выделение особой группы клеток – хорошо умеют цитокине и составляют меристему. Они берут функции увеличения числа клеток во фрагмобластеме, но из-за этого им приходится отказаться от вакуоли и крупных хлоропластов. Их клетки меньше, чем фотосинтезирующие, не могут себя прокормить. У них есть просто устроенные пластиды (пропластиды): двумембранный пузырек без тилакоидов и гран. После деления пропластиды будут становиться настоящими хлоропластами.

В процессе фотосинтеза образуется много кислорода, из-за чего через какое-то время начинается деградация хлоропласта – разрушение пигментов и др. Когда деградирует хлоропласт, образуется много каротиноидов в липидных каплях, которые имеют яркий оранжевый цвет (**хромопласт**). Это используется для привлечения опылителей и распространителей семян – раскрашивание семян происходит быстрая деградация хлоропластов, образование хромопласты. Хромопласты не бывают у водорослей.

В ходе фотосинтеза образуются простейшие углеводы (шестиатомные). Если хлоропласт активно фотосинтезирует, производится много углеводов, они начинают деградировать обратно на углекислый газ и воду. Растения выводят углеводы из растворимого состояния в нерастворимой полимерной форме – крахмал (**ассимиляционный крахмал**). У растений также могут формироваться **амилопласты** – специализированные хлоропласты, куда откладываются крахмальные зерна. Может быть отложено одно или несколько зерен – **сложное крахмальное зерно**. Гидролазы гидролизуют крахмал до ди- и моно- сахаров.

**Лейкопласты** бесцветны, имеют слабо развитую систему мембран. В них сосредоточены реакции, связанные с синтезом терпенов.

**Этиопласты** – недоделанные хлоропласты, бесцветные. Если их освещать, то станут хлоропластами.

**Протеинопласты** – способны запасать белковые глобулы. Также плохо развитая система мембран.

**Элайопласты** – запасают липиды.

Все эти типы (перечень) формируются из пропластид.

Вакуоль используется в разных целях:

- Защита от фитофагов, т.е. консументов. Синтез и запасание ядовитых веществ. Изоляция ядовитых веществ от клетки.
- Убирают избыток кальция (в нерастворимой форме оксалата кальция). Катион кальция играет важную роль в передачи сигналов от рецепторов плазмолеммы внутрь клетки.

- Обеспечивает прочность тела растения. Тургор (см. лекцию 1) хорошо работает, когда воды много. Когда же наступает дефицит воды, то тургор снижается вместе с прочностью ткани. Чтобы упрочить себя, растения утолщают клетки – **неравномерно** (колленхима), **равномерно** (склеренхима), также встраивают в клеточные стенки **лигнин** (ароматическое органическое вещество), представлен разветвленной молекулой. Разветвления встраиваются между молекулами пектина и гемицеллюлозы. Также, могут образовываться пластинки (ламеллы) **суберина**, который водонепроницаем. Такие клетки затем отмирают. Воска могут откладывать поверх клетки.

Организмы могут быть гаплоидными и диплоидными. Антиподы – передают питательные вещества зародышу. Полиплоидизация ядер (чтобы успешнее кормить зародыш) может увеличивать плоидность до  $12n$ .

Кроме того, существуют особые клетки растений, которые проводят ассимиляты. У таких клеток происходит лизис всего, кроме плазмалеммы. **Миксоплазм** – результат гидролиза всего. Они ассоциированы с клетками, которые создают давление ассимилятов. Клетки-спутники поддерживают состояние мембран.

## Лекция 3

### Строение растительных тканей

Уровни морфологической организации растений:

1. **Одноклеточный эвкариотный** – одноклеточные зеленые водоросли
2. **Колониальный (ценобиальный)** – объединение сестринских клеток
3. **Предтканевый талломный (слоевищный)** – многоклеточное вегетативное тело, не подразделенное на органы, у которого есть структуры прикрепления к субстрату. Таллом не дифференцированный на ткани – у зеленых водорослей. Нитчатый у улотрикса, пластинчатый – ульва.
4. **Тканевый талломный** (высшие растения) – дифференцирован на ткани. Печеночники, антоцеротовые. В качестве органов прикрепления и частично всасывания воды и минеральных элементов выступают ризоиды.
5. **Теломный уровень** – тело имеет осевую структуру. Обеспечивает более эффективное освоение почвенной и воздушной среды, но все еще нет органов. Риниофиты.
6. **Системный** – есть и корневая и побеговая система.

Первые трактаты по ботанике: Теофраст 3 век н.э. Современная ботаника берет начала от работ Гука.

Marcello Malpighi (1628 – 1694) и Nehemiah Grew (1641 -1712) изучали гистологию и анатомию растений. Grew ввел термин «ткань», которым сейчас пользуются

**Ткань** – устойчивый комплекс клеток, имеющий общее происхождение и связанные с друг другом функционально.

Одна из первых классификаций тканей – Henrich Friedrich Link (1767 – 1851): разделение всех тканей на **паренхиму** (ширина превышает длину не более чем в 2 раза) и **прозенхиму** (вытянутые клетки, длина превышает ширину более чем в 5 раз) (по вытянутости клеток).

### Подходы к классификации тканей

По морфологии клеток:

1. **Простые** – клетки ткани морфологически сходны (мезофилл)
2. **Сложные (комплексные)** – клетки ткани различаются по форме (флоэма)

По способности клеток к делению:

1. **Постоянные** – клетки не делятся
2. **Образовательные** – клетки делятся

Классификация Friederich Haberlandt основана на функциональной нагрузке (9 функциональных систем):

1. Покровная система – изоляция организма от внешней среды. Эпидерма, пробка, экзодерма.
2. Механическая система – колленхима и склеренхима. Арматурная функция.
3. Абсорбционная (система всасывания) – поглощение основной массы водных растений.
4. Ассимилирующая система – хлоренхима: располагается в листьях, у слоевищных – в слоевище.
5. Проводящая система - ксилема и флоэма, образуют замкнутый поток.
6. Запасающая система – вегетативное тело (основная паренхима), диаспоры (эндосперм, перисперм, основная паренхима в семядолях).
7. Проветривающая система – поставка газов к органам. Аэренхима. Водные растения, растение дождливых тропических лесов. Гидрофиты и гигрофиты.
8. Секреторно-выделительная система – схизогенный (разрыв клетки) и лизогенные (автолиз клетки) пути секреции.
9. Образовательная система – комплекс меристем (митотическая активность).

Классификация Julius von Sachs. По топографии:

1. Покровная система тканей. Обеспечивает защиту.
2. Проводящая система тканей. Обеспечивает транспорт.
3. Основная система тканей. Обеспечивает все остальные функции.

У первых растений (риниофитов) так и было.

Приложим к топографии осевых органов (на примере кирказона) см. рис. 7.

1. **Покровная ткань** - на периферии осевого органа. У стебля представлена эпидермой
2. **Кортекс (первичная кора)** - в составе кортекса несколько слоев клеток:  
*гиподерма* (гиподерма стебля – колленхима, в корне – экзодерма),  
*срединные слои кортекса* – клетки паренхимной формы, обычно у этих клеток первичная оболочка (т.е. они могут расти), поэтому они выполняют запасающую и ассимилирующую функции.  
*Крахмальное влагалище* (эндодерма) содержит много амилопластов. Крахмал в этих амилопластах не расходуется растением, поэтому предполагается, что отвечает за чувствительность растения к силе тяжести и ориентации в пространстве.  
*Эндодерма* – внутренний слой кортекса. В корне есть всегда, в стебле – редко. Клетки на продольных и поперечных стенках откладывают лигнин и суберин в виде пояса (рамочки).

### 3. Центральный цилиндр (стелла) – вся внутренняя часть осевого органа.

**Перицикл** – по периферии центрального цилиндра, под кортексом. По функции – меристема. В корне состоит из 1-2 слоя клеток, в стебле – из нескольких слоев клеток. В стебле есть два функциональных типа ткани: **склеренхима** (твердый слой перицикла), **паренхима** (мягкие слои перицикла).

Внутри от перицикла – проводящий цилиндр, который состоит из ксилемы и флоэмы.

Затем сердцевина – представлена паренхимой, в корне сердцевины нет.

Меристемы – позволяют формировать любые клетки растения. Их специализация – быть недифференцированными и посредством этого обеспечивать рост.

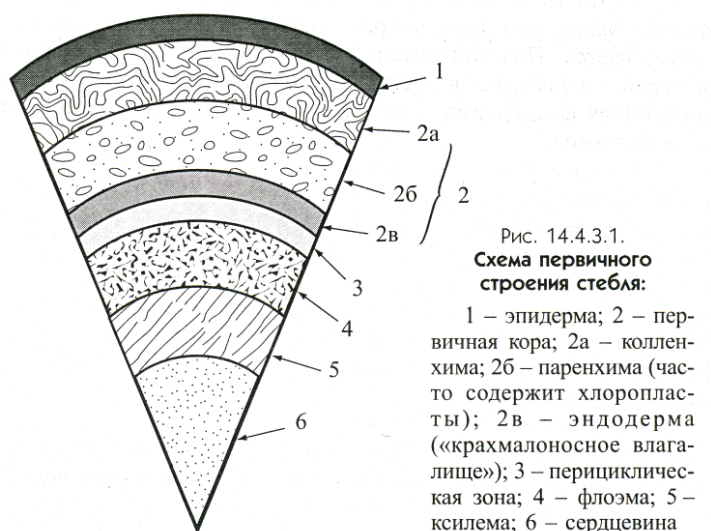


Рис. 14.4.3.1.  
Схема первичного строения стебля:

1 – эпидерма; 2 – первичная кора; 2а – колленхима; 2б – паренхима (часто содержит хлоропласты); 2в – эндодерма («крахмалоносное влагище»); 3 – перициклическая зона; 4 – флоэма; 5 – ксилема; 6 – сердцевина

Рис. 7 Анатомо-топографическое строение стебля.

Меристема возникает в тот момент, когда начинает делиться зигота. У зародыша меристемы начинают специализироваться, т.е. зародыш имеет побеговый и корневой полюс, две основные группы меристем. В теле взрослого растения эти два полюса сохраняются.

**Первичные меристемы** (образовались из тканей первичных меристем):

1. **Апикальные меристемы** – на верхушке побегов и корней.
2. **Интеркалярные** – вставочные меристемы, остаточные. Те, которые не дифференцировались в другие ткани.

**Вторичные меристемы** – производные от первичных меристем и клеток тканей.

1. **Латеральные** – боковые, обеспечивают рост стебля в толщину.
2. **Травматические** – обеспечивают регенерацию. Повредился лист, клетки, находящиеся на месте среза начинают делиться, давая начало травматической меристеме.

Теперь подробнее.

**Верхушечная меристема** была впервые описана Caspar Friedrich Wolff в 1759 г.

Характеристика апикальной меристемы: тонкие первичные оболочки, нет межклетников, клетки маленькие, ядро относительно крупное, густая цитоплазма, часто нет вакуоли, вместо пластид – пропластиды (мелкие и неактивные).

Также в составе апикальной клетки есть **инициали** – клетки, дающие начало всем меристематическим клеткам.

**Теория Ганштейна (гистогенная).** В составе апикальной меристемы есть инициали, которые дают начало всем производным клеткам, судьба которых строго закреплена. На примере корня (рис. 8) имеется всего 1 инициальная клетка, чаще всего тетраэдрической формы, которая поочередно делится, давая начало 4 гистогенам (предшественникам ткане). В сторону корневого чехлика – **калиптроген**, **дерматоген** (1 слой клеток) даст начало ризодерме, **периблема** (несколько слоев клеток) – кортексу, **плерома** (несколько слоев клеток) – центральному цилиндру.



Рис. 8. Гистогены корня

У покрытосеменных – 3 ряда инициалей. У однодольных нижний ряд инициалей дает начало калиптрогенам, средний ряд – дерматогену и перилеме, из верхнего – плерома.

Двудольные: нижний ряд дает начало дерматокалиптрогену (т.е. объединяет функции калиптрогена и дерматогена), средний ряд – перилеме, верхний – плероме.

Т.е. у однодольных и двудольных апикальные меристемы работают по-разному.

Гистогены – *полумеристемы*, инициали – *эвмеристемы*. Клетки гистогенов сильно вакуолизированы, другое соотношение ядра к цитоплазме.

Число деления клеток меристем – 6-7 раз, затем уходит на дифференциацию.

Две группы клеток меристем по характеру деления:

- Делятся часто, но ограниченное количество раз
- Делятся редко, но в течение долгого времени

В связи с этим возникла концепция **«покоящегося центра»**, т.е. редко делящиеся клетки – покоящийся центр, который пополняет пул клеток, делящихся часто. Покоящийся центр – всего 2-3% клеток, у них низкий митотический индекс. Одни ботаники считают, что инициали – делящиеся клетки, а покоящийся центр сам по себе, другие утверждают, что покоящийся центр и есть инициали. При уничтожении покоящегося центра, корень в обязательном порядке его восстанавливает (показано на опытах).

У каждой клетки есть лимит числа деления. Показано, что при перевершинивании корня счетчик делений обнуляется.

**Профессор Иванов – критерии ствольных клеток растений:**

1. Недифференцированные клетки
2. Способность к пролиферации
3. Способность к самоподдержанию
4. Способность давать начало большому числу дифференцированных функциональных потомков
5. Способность восстанавливать ткань после повреждений
6. Гибкое использование 5 приведенных выше свойств

**Строение апикальной меристемы побега**

У побега хвоща тоже есть тетраэдрическая инициаль, дающая производные, очень похожие на гистогены. Однако на верхушке цветкового растений мы такой красивой картинки не видим – есть инициаль, но нет гистогенов.

1924 год, Шмидт: инициальные клетки на верхушке побега дают 2 типа производных клеток, притом делятся в разных плоскостях. Наружные производные имеют плоскость деления перпендикулярно поверхности конуса нарастания (**антиклинальные деления**). Таких слоев в апексе побега 1-5, для большинства характерно 2 слоя антиклинальных клеток (**туника**). Все остальные делятся и антиклинально и **периклинально** (т.е. параллельно плоскости нарастания) – **корпус**. Теорию Шмидта назвали **теорией туники и корпуса**. Клетки туники обеспечивают рост побега в поверхность, клетки корпуса – в объем. Ниже конуса нарастания можно выделить гистогены, но они являются производными туники и корпуса. Их назвали протодерма – начало эпидермы. **Прокамбий** (тяжи сильно вакуолизированных клеток прозенхимной формы) – только флоэма и ксилема. Из основной меристемы дифференцируется все остальное.

Т.е. отдельная теория для конуса нарастания, отдельная – для места заложения листьев.

Еще одна теория была открыта Фостером (см. рис. 9). На верхушке конуса нарастания есть инициальные клетки, которые делятся и дают начало производным, группирующимся в два типа клеток. Внутренняя – центральные материнские клетки (крупные, вакуолизированные), и внешняя периферическая (фланговая) меристема – мелкие невакуолизированные клетки. Теория хорошо объясняет строение голосеменных растений, к покрытосеменным можно применить не во всех случаях.

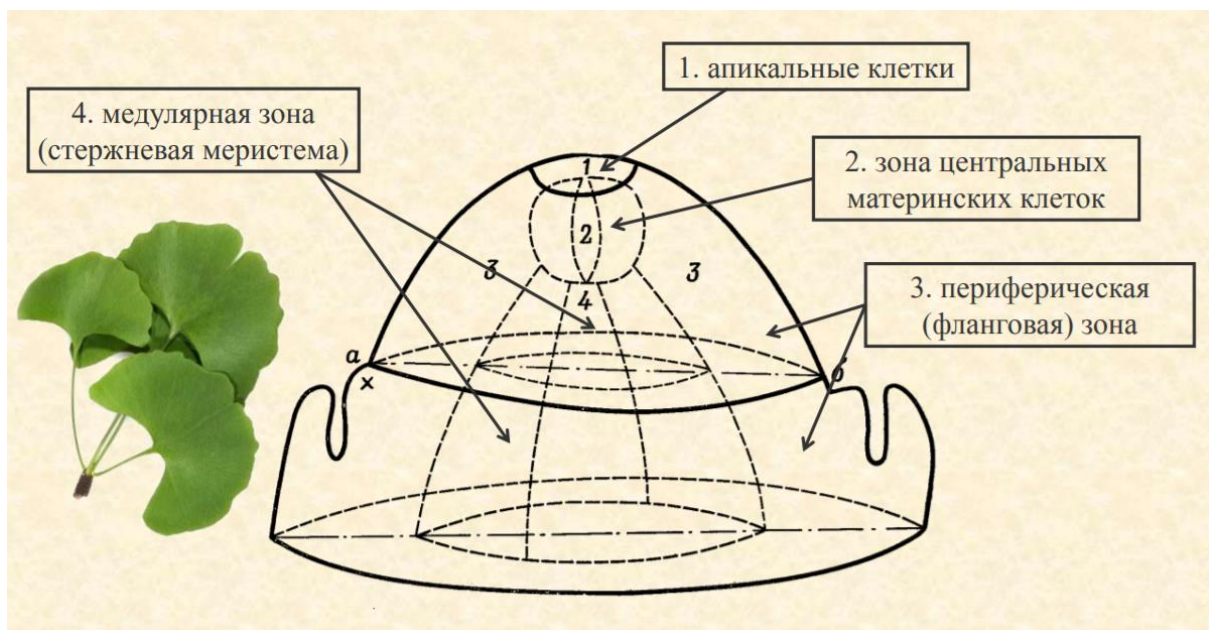


Рис. 9. Зональность меристемы апекса побега *Ginkgo biloba* (по A.S. Foster)

**Интеркалярная меристема** – обеспечивает рост за счет того, что ее клетки перешли к дифференциации, но они практически не делятся. Рост – за счет нагнетания воды в вакуолях. Боковые меристемы: феллоген и камбий. **Феллоген** не обеспечивает рост, а обеспечивает возникновение вторичной покровной ткани. Пример: эпидермис ивы.

Слой клеток эпидермиса поделился и нижний слой эпидермиса стал меристемой. Гиподерма бузины может давать начало феллогену.

**Камбий** – комплексная ткань. 2 различных морфологических типа клеток (рис. 10): празенхимные, вакуолизированные (*веретеновидные инициали*) и изодиаметрические (*лучевые инициали*). Веретеновидные – проводящие и механические элементы ксилемы и флоэмы, иногда паренхимные, когда веретеновидные клетки делятся пополам. Из лучевых клеток – всегда только паренхимные. Веретеновидные клетки дифференцируются в корне из плеромы, в стебле из прокамбия. Лучевые инициали – производные перicycle корня или паренхимы центрального цилиндра.

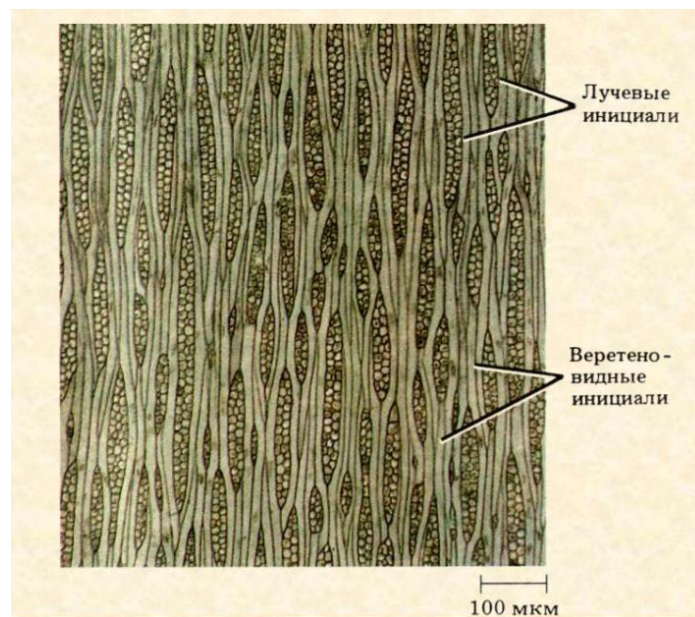


Рис. 10. Тангенциальный срез камбия яблони.

#### Расположение инициалей камбия:

1. Неярусное – все лучевые инициали располагаются хаотично по длине
2. Ярусное – все веретеновидные инициали образуют ряды (ярусы)

## Лекция 4

Какие функциональный типы тканей из каких типов меристем происходят? Все типы меристем происходят из меристем зародыша, которые в свою очередь являются производными зиготы.

Эвмеристемы (мерисеты зародыша) становятся гистагенами (дерматоген, протодерма и т.д.).

Дерматоген – в корне. Протодерма – гистоген побега, из него происходит первичная покровная ткань побега – эпидерма.

Из периблемы – гистоген корня, происходит дифференциация кортекса. Из основной меристемы – кортекс и паренхима центрального цилиндра. Из плеромы (корень) – весь центральный цилиндр. Прокамбий (побег) – проводящая система. Подробнее – рис.11.



Рис. 11. Меристемы и их производные.

Все эти ткани – первичные, т.к. произошли от первичных меристем.

Вторичные: камбий (образуется из прокамбия) образует вторичную ксилему и флоэму. Феллоген (из перицикла в корне, из постоянных тканей в стебле) образует питающие и покровные ткани.

## Постоянные ткани

Покровные ткани находятся на границе организма и внешней среды.

Функция – защита внутренней среды организма, обеспечение целостности организма, защита от потери воды, регуляция транспирации, защита от патогенов (грибы и бактерий), защита от инсоляции.

Эпидерма – покровная ткань побега и репродуктивных органов высшего растения. Она образуется из протодермы, однослойная. У растений аридных областей – многослойная. Одна из немногих тканей, которая присутствует у ВСЕХ высших растений.

Ткань сложная (комплексная). Состав:

- основные эпидермальные клетки, которые на срезе у всех выглядят одинаково.
- клетки устьичного аппарата
- гидатоды – выделяют капельно-жидкую воду
- трихомы (волоски)
- околотоволосковые (укрепляют волоски в составе эпидерме)
- гидрапоты – через гидрапоты происходит всасывание воды с мин веществами (у водных растений)

Основные клетки эпидермы - на антиклинальном срезе имеют прямоугольную форму (рис. 12), есть вторичная оболочка с большим количеством простых пор, наружная тангентальная стенка толще всех остальных, т.е. неравномерное утолщение. Клетки плотно прилегают друг к другу, в норме между ними нет межклетников, т.к. выполняют главную барьерную функцию – *защиту от потери воды*. Есть кутикула, которая образована кутинами и восками. **Кутины** – жироподобные вещества, помогают воскам снизить испарение воды.

Кутикула участвует в фокусировке света внутрь листа у растений дождевых экваториальных лесов (т.к. под пологом экваториального леса очень темно, доходит 0,001 от всего солнечного света).

Прослаивание тангентальной стенки кутинами и восками – **кутинизация** (рис. 13), т.е. фибриллы целлюлозы прослаиваются восками и кутинами. Характерно для растений-суккулентов, пустынных растений.

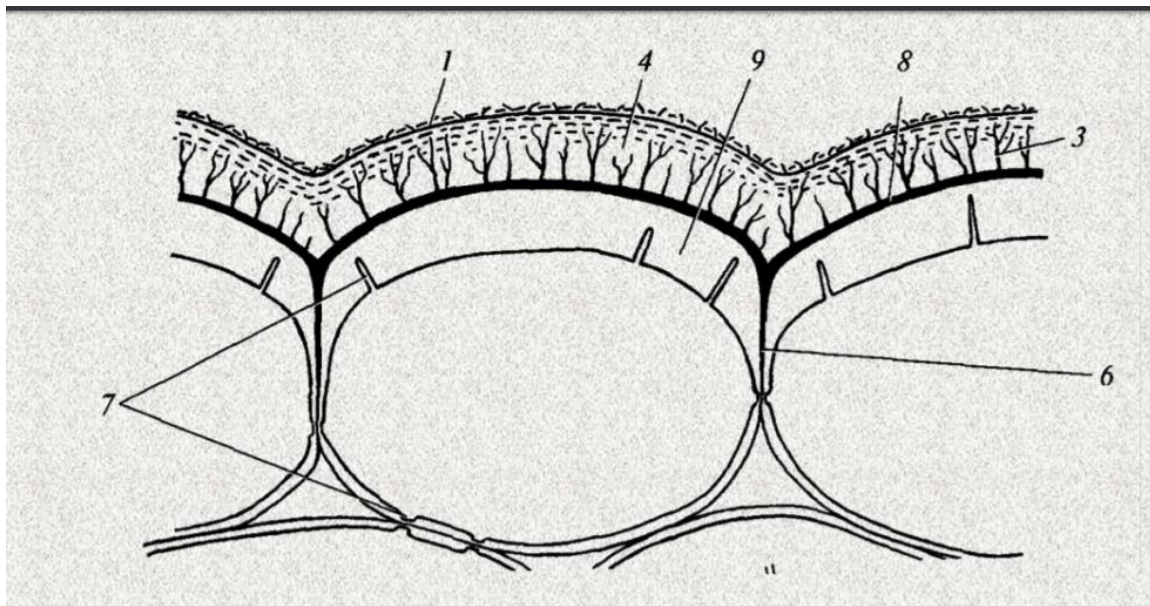


Рис. 12. Поперечный (антиклинальный) срез основных эпидермальных клеток.



Рис. 13. Кутинизация.

Так же для снижения потерь воды может происходить **минерализация оболочек клеток эпидермы**:

- $\text{SiO}_2$  – кремнение клеточной стенки, такие ткани становятся несъедобными для животных, т.е. кроме защиты от потери воды еще и защита от фитофагов.
- $\text{CaCO}_3$
- Щавелевокислая известь

- Пектиновая известь

Есть предположение, что отложение кальция в клеточной стенке – один из способов удалить излишки кальция в клетке.

На поперечном срезе все эпидермальные клетки выглядят более менее одинаково, а в плане - по-разному, т.е. по форме можно различать таксоны друг от друга (бывают с ровными или извилистыми антиклинальными стенками).

Эпидерма злаков: есть парные комплексы: большая с окремневшей оболочкой – мертвая, меньшая с опробковевшей оболочкой – живая.

**Устьичный аппарат** представлен двумя замыкающими клетками устьища, между ними есть межклетник – апертура устьища (*устьичная щель*). Размер межклетника *регулируется*. У замыкающих клеток устьищ есть вторичная оболочка и она всегда неравномерно утолщена, всегда есть хлоропласты, есть кутикула, которая «сползает» в апертуру.

Устьичный аппарат бывает разным (рис. 14).

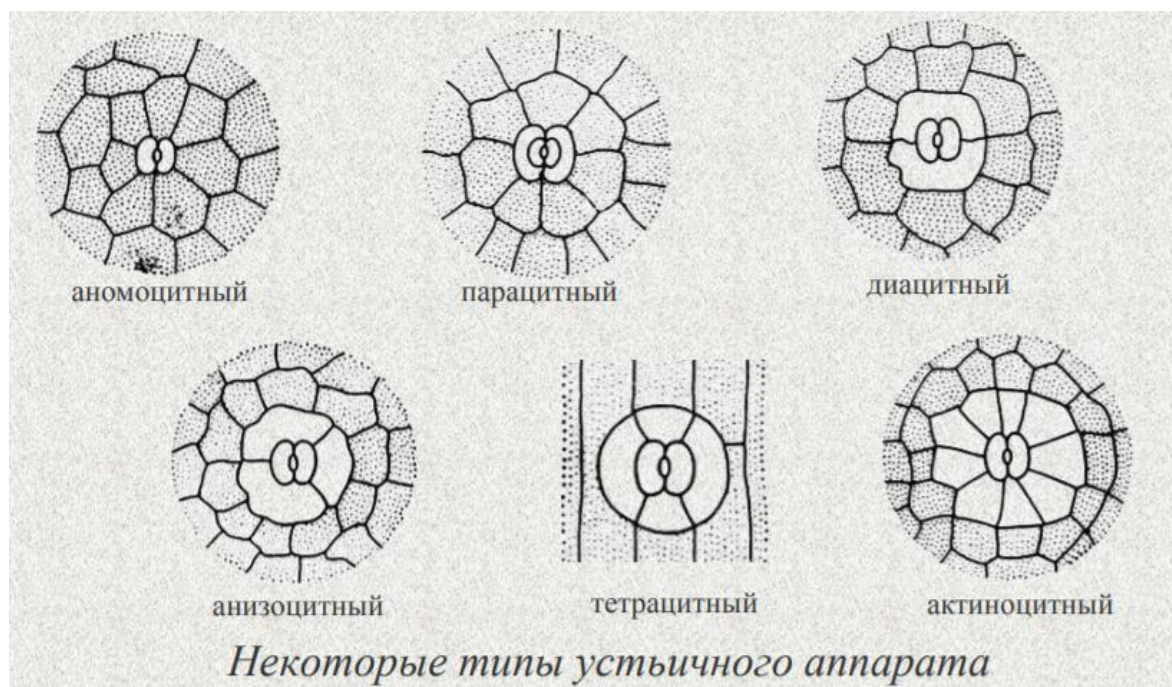


Рис. 14. Разные типы устьичного аппарата.

Развитие устьичного аппарата:

- **Мезогенный тип** – весь комплекс клеток формирует из 1 исходной клетки протодермы (в результате антиклинальных делений)

- **Перигенный тип** – замыкающие клетки устьиц формируются из 1 клетки протодермы, а побочные клетки формируются из другой (других) клеток протодермы
- **Мезоперигенный** – 2 замыкающие клетки устьица и 1 побочная формируются из 1 клетки протодермы, а остальные – из остальных клеток протодермы.

У хвощей особый устьичный аппарат: формируется мезогенно, состоит из 4 клеток, 2 из них – замыкающие и 2 – побочные, но они не работают, а просто нависают над замыкающими.

### Общий принцип работы устьица (рис. 15)

Открытие и закрытие происходит за счет изменения тургорного давления, смены тургесцентного и обезвоженного состояний. Изменение тургорного давления происходит за счет изменения осмотического потенциала клеточного сока замыкающих клеток.

Тангентальные стенки самые тонкие, легко деформируются, внутренние антиклинальные клетки – толстые, их сложно деформировать. Процессу нагнетания воды предшествует процесс перекачки ионов калия из побочных клеток или основных эпидермальных в замыкающие клетки, против градиента концентрации, как ответ – нагнетание воды в вакуоль устьичных клеток. Вакуоль давит на цитоплазму, тонкие стенки растягиваются и подтягивают за собой внутренние толстые стенки – межклетник открывается. Как только растение теряет воду - устьице закрывается.

Лист работает кусками – в каком-то месте листа транспирация идет активнее, в каком-то пассивнее. Растения пустынь осуществляют газообмен ночью с затратой энергии (САМ фотосинтез).

**Гидатоды (водяные устьица).** Водяные устьица – один из типов гидатод (не синонимы).

Гидатоды выполняют выделительную функцию (выделяют жидко-капельную воду), что нужно для растений очень влажных местообитаний, заболоченных субстратов. Для сбрасывания воды через устьица существует особая выделительная ткань – **эпитема**. Она отфильтровывает воду, идущую от ксилемы. Наблюдается процесс «плача» растений, или **гуттация**.

### Трихомы

- Кроющие – защитная функция
- Железистые (секреторная) – защитная и секреторная функции. Идут споры, считать их эпидермой или идиобластами.

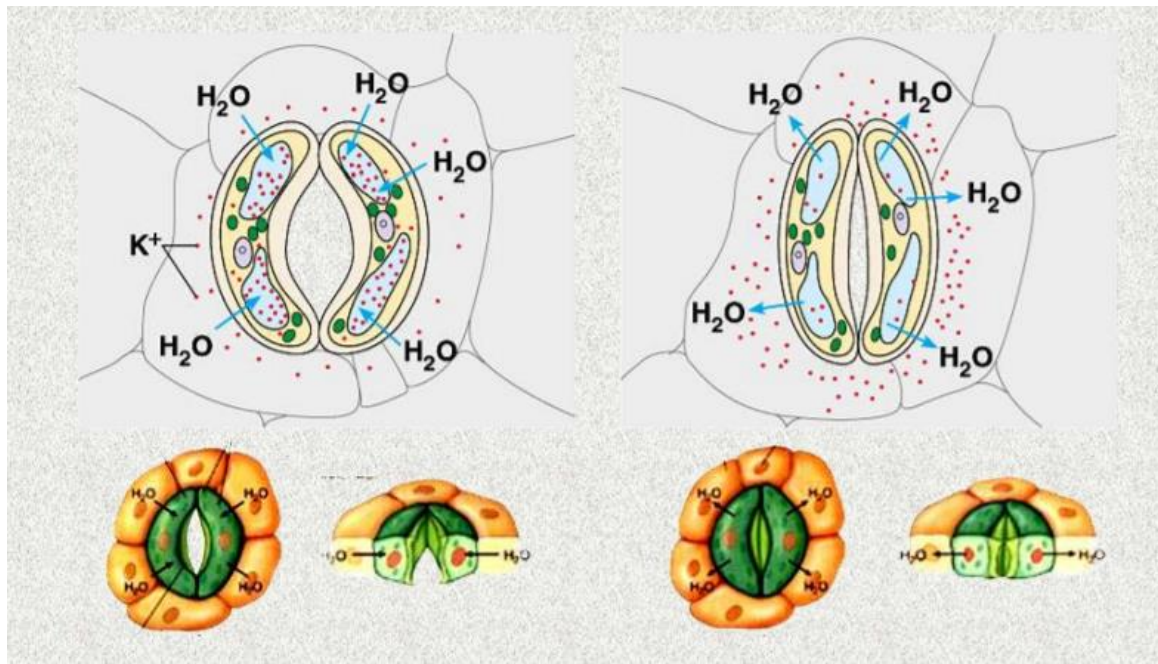


Рис. 15. Принцип работы устьичного аппарата. Слева – тургесцентное состояние, справа – обезвоженное.

Кроющие трихомы.

- Живые – живой протопласт
- Мертвые – отмерший протопласт

По количеству клеток:

- Одноклеточные
- Многоклеточные

По форме клеток:

- Простые. Чаще всего снижают уровень транспирации (ежевика).
- Пузыревидные. Живые, содержат крупные вакуоли, с каллоидом полисахаридов. Функция – задерживать ультрафиолет, актуально для растений аридных зон.
- Звездчатые. Защита от излишней транспирации и фитофагов
- Ветвистые. Функция до конца не известна.
- Кустистые. Защита от намокания листа.
- Пельтатные (щитовидные). Абсорбционная функция – всасывают дождевую воду. У таких растений часто нет корневой системы, поступление воды идет только за счет трихом.

Железистые трихомы:

- Одноклеточные

- Многоклеточные: сидячие и стебельчатые (есть ножка из 1 или нескольких клеток)

Помимо эфирных масел могут также выделять липкие вещества, обеспечивающие приклеивание мелких насекомых (насекомоядная *Pinguicula*).

**Пирофиты** – растения, которые провоцируют естественные пожары. В средиземноморье это ладанник, в Австралии – эвкалипты. Пирофиты накапливают большое количество эфирных масел, возгораются, сгорает популяция пирофита и окружающая растительность, тем самым освобождается место для новой популяции пирофита, которая будет возобновляться из устойчивых к огню семян.

**Эмергенцы** – есть клетки и эпидермы и субэпидермальной ткани. Комплексная структура.

**Пробка** – вторичная покровная ткань. Приходит на смену эпидерме в онтогенезе. Простая, вторичная оболочка, процесс субнеризации (отложение суберина на внутреннюю поверхность клеточной стенки).

Пробка (**феллема**) образуется из **феллогена** и вместе с ним и **феллодермой** (питающей тканью феллогена) образует комплекс тканей – **перидерму**.

Т.е. перидерма – комплекс из 3 тканей: покровной, образовательной и питающей.

У растений влажных местообитаний пробка обычно очень тонкая. У растений аридных зон, а также в тех местообитаниях, где часты пожары – пробка будет очень толстой.

Клетки пробки не проницаемы для воды и газов. Для осуществления газообмена и транспирации в пробке есть **чечевички** (комплекс клеток и межклетников). Эти структуры нерегулируемы. Для растений тропических лесов это не создает проблем, у растений, обитающих в сезонном климате, чечевички в конце каждого вегетационного периода перекрываются новым слоем пробки, таким образом, во время диапаузы через чечевички не идет газообмен и транспирация. В начале нового вегетационного периода чечевичка разрывается.

## Лекция 5

Третичная покровная ткань – комплекс вторичных тканей, находящихся на периферии растений и выполняющий защитную функцию (**корка** или **ретидам**). Корка появляется на поверхности многолетних побегов и корней.

Корка представляет из себя слои пробки и всех других тканей, которые отмирают в результате отложения нового слоя пробки, например, слои мертвой флоэмы. Наиболее толстая корка – у секвой и пробкового дуба.

### Механические ткани

Механические = арматурные, представляют собой «скелет» тела растения.

По времени и месту заложения различают 2 типа механических тканей:

- **Колленхима** - опорная ткань молодых, растущих в длину органов. Первичная ткань, закладывается в осевых структурах, её можно найти в стебле и листьях (черешок листа – осевая структура). Гипоэпидермальное расположение. Клетки живые, неравномерно утолщенные, характерно наличие крупной вакуоли. Выполняет механическую функцию за счет тургорного давления. Оболочка клеток колленхимы способна растягиваться без разрыва до 2-2,5%, но эти деформации необратимы. Также, колленхима выдерживает нагрузку до 12 кг на мм<sup>2</sup>.  
Выделяют 3 типа колленхимы (рис.16):
  - **Уголковая** – клетки имеют форму многоугольника, по уголкам происходит утолщение.
  - **Пластинчатая** – клетки имеют форму прямоугольника, утолщения происходят с двух параллельных стенок (тангенциальных).
  - **Рыхлая** – клетки имеют форму многоугольника, есть межклетники, вокруг которых и происходит утолщение.

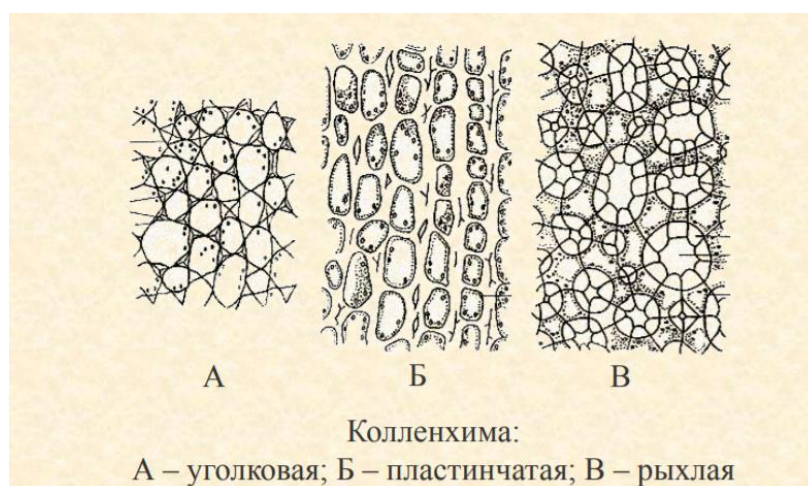


Рис. 16. 3 типа колленхимы.

- **Склеренхима** - опорная ткань органов, закончивших рост в длину. Клетки мертвые (при дифференциации клеток склеренхимы происходит апоптоз), толстая вторичная оболочка с простыми порами. Кроме того, происходит лигнификация клеточной стенки.

В зависимости от строения пор выделяют:

- **Волокна** - клетки прозенхимной формы с единичными щелевидными порами. Основная масса пор находится в центральной части клетки. Самые большие волокна – у крапивных и конопли. Оболочка волокон способна растягиваться без разрыва менее чем на 1,5%, и эти деформации обратимы. Волокна выдерживают нагрузку 15-20 кг на мм<sup>2</sup>.
- **Склерейды** – изодиаметрические клетки. Наиболее известные – каменистые клетки скорлупы *Cocos nucifera* (рис.17). Эти клетки плотно склеены между собой лигнином, который продуцируют клетки. Лигнификация идёт от срединной пластинки к первичной оболочке, далее ко вторичной. Зрелая клетка склерейды имеет «ветвящиеся» каналы – несколько слившихся в одну пор. Типы: астросклерейды (*Nymphaea alba*), колонковидные макросклерейды (бобовые), остеосклерейды семенной кожуры (*Phaseolus vulgaris*), волокнистые склерейды листьев (*Olea europea*), трихосклерейды листа (*Musa sp.*), терминальные склерейды (*Psittacanthus*) в листьях на концах проводящих пучков.

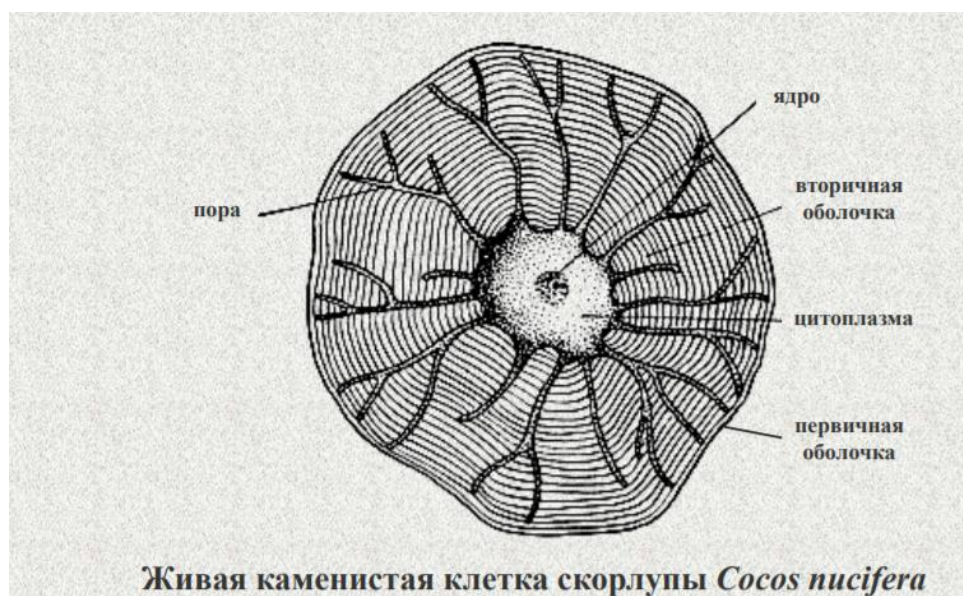


Рис. 17. Живая каменистая клетка скорлупы *Cocos nucifera*.

### Проводящие ткани

В теле растения существует 3 транспортных потока:

1. Симпластный – транспорт по цитоплазматическому континууму.
2. Эндопластный – транспорт по ЭПР и вакуолям.
3. Апопластный – транспорт по экзоплазматической сети. Происходит за пределами мембран: клеточная стенка, межклетники, полости мертвых клеток.

Проводящие ткани обеспечивают направленный транспорт на большие расстояния.

В теле растения присутствует нисходящий и восходящий токи (рис. 18), которые обеспечивают ксилема и флоэма. Ксилема – ток всегда в восходящем направлении от корня. Флоэма – ток идёт и в восходящем и в нисходящем направлении.

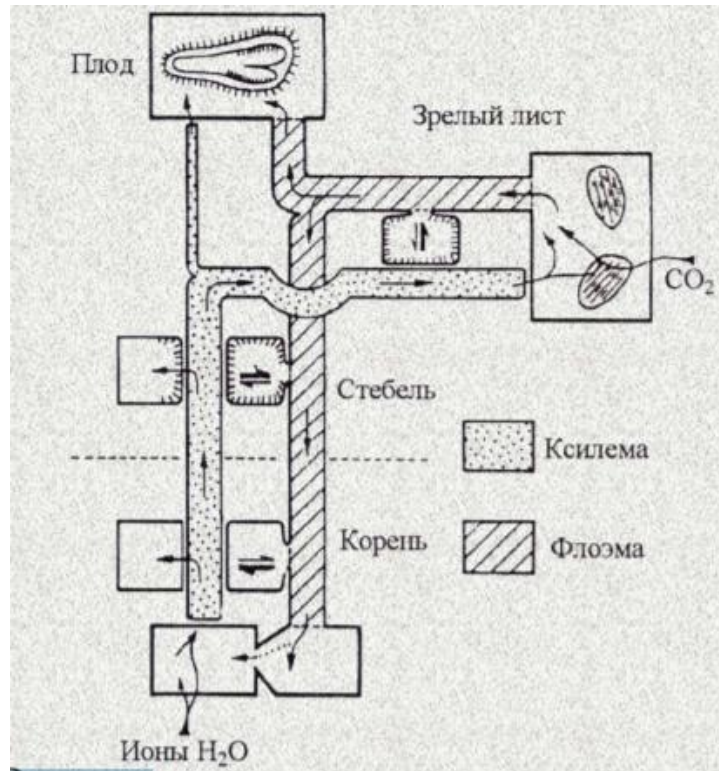


Рис. 18. Распределение транспортных потоков в теле растения.

Градиент давления вдоль русла флоэмы и ксилемы возникает вследствие разницы концентрации осмотиков в терминалях листа и корня.

#### Аксиомы транспортной концепции:

1. Открытая система циркуляции водных растворов (вода удаляется из системы).
2. Цитоплазматическая вода прочно связана и ее вклад в циркуляцию воды по транспортной системе невелик.

Ксилема и флоэма, несмотря на различие направлений потоков и типов транспорта, имеют заметное сходство в структуре:

1. Обе ткани комплексные.
2. Типы клеток в каждой проводящей ткани: собственно проводящие элементы (создают осмотическое давление, за счет которого происходит движение токов), механические элементы, паренхимные клетки.

## Ксилема

Обеспечивает восходящие токи растворов минеральных солей, сахаров, фитогормонов, аминокислот.

**Трахеальные элементы** – главные транспортные клетки ксилемы. Во взрослом состоянии клетки мертвые, что происходит в результате автолиза с разрушением всех мембран. Поданным клеткам происходит только апопластный транспорт. Есть лигнифицированная вторичная стенка с окаймленными порами.

Трахеальными элементами могут быть:

- ❖ **Трахеиды** – клетки прозенхимной формы со скошенными концами, присутствуют окаймленные поры. У некоторых трахеид имеется торус, который осуществляет контроль за движением воды. Характерны для голосеменных и споровых. Наиболее древние.
- ❖ **Трахеи (сосуды)** – состоят из клеток, которые называются **члеником сосуда**. В норме эти клетки прозенхимной формы, со скошенными концами, продольные стенки не отличаются от трахеид, а поперечные стенки отличаются наличием сквозного отверстия – **перфорационной пластинки**. Характерны для покрытосеменных. Каждый сосуд имеет длину несколько десятков мм. Конечная клетка сосуда не имеет перфорационной пластинки, только окаймленную пору. *Перфорационная пластинка может быть скошенная (примитивная) и прямая и широкая (продвинутая эволюционно).*

Из первичных меристем во время активного роста в длину образуются сосуды первичной ксилемы (протоксилема = ранняя ксилема):

1. Кольчатый – содержит кольчатые элементы – с окаймленными порами. Кольцо способствует растяжению в длину и сохранению прочности
2. Спиральный. Спираль может быть одинарной или двойной.

Когда рост закончился из первичных меристем дифференцируется метаксилема (вторичная оболочка закрывает большую часть первичной):

1. Лестничный – поры располагаются друг над другом
2. Сетчатый – поры располагаются хаотично

У высших споровых и однодольных нет вторичной меристемы, т.е. у них будут только вышеперечисленные типы ксилемы.

У голосеменных и покрытосеменных двудольных есть вторичная меристема, следовательно, будет развиваться и вторичная ксилема.

**Механические элементы** – волокнистые трахеиды и волокна либриформа (имеют простые щелевидные поры).

**Паренхима** – обеспечивает осмотическое давление и тилозис сосуда

### **Флоэма**

Реализует основной эндопластный осевой транспорт. В ситовидных элементах, при их дифференциации, сохраняется мембрана эндоплазматической сети, этим они принципиально отличаются от трахеальных элементов, в которых все мембраны разрушаются. Т.е. формально их считают живыми.

**Ситовидные элементы.** Название происходит от специфического строения клеточной стенки. Ситовидные пластинки возникают на месте групп плазмодесм, что сопряжено с эрозией клеточной стенки и отложением туда каллозы. Каллоза вытесняет матрикс и вызывает эрозию клеточной стенки, образуются ситовидные отверстия. Однако, к концу жизни каллоза окончательно закупоривает отверстия, и клетка вместе со всем содержимым отмирает. Срок жизни ситовидных клеток 1-2 сезона если есть вторичная оболочка, если растение не образует вторичной оболочки, то ситовидные клетки живут столько же сколько и само растение.

**Типы ситовидных элементов:**

- **Ситовидные клетки** – проводящие элементы флоэмы споровых и голосеменных растений. Клетки имеют вытянутую прозенхимную форму. В клетках есть ядро, но оно не активное – **пикнотическое ядро**. С ситовидными клетками ассоциированы паренхимные клетки Страсбургера. Споровые и голосеменные растения.

## Лекция 6

- **Ситовидные трубки с сопровождающими клетками** – аналог сосуда. Клетки трубки контактируют друг с другом через крупные ситовидные отверстия. Различают простые и сложные ситовидные пластинки.

Клетки-спутницы возникают в результате деления клеток исходной меристемы продольным делением. Характерные черты:

- Несколько мелких пластид без пигментов или один амебоидный лейкопласт с плотной стромой и несколькими разрозненными тилакоидами.
- Хондриом гипертрофирован, с гиперфункцией. Митохондрии имеют сетевую структуру, подобную структуре ЭПР. Такой хондриом описывают как митохондриальный ретикулум.

Типы клеток спутников (в зависимости от способа контакта с ситовидными трубками):

- **Открытые спутники** – каждый ситовидный элемент имеет 1 спутник, специализирующийся на загрузке его сахарами по ЭПР и плазмодесмам. Спутник отличается интенсивным развитием лабиринта ЭПР, стенка, контактирующая с паренхимой, пронизана тысячами плазмодесм. Контакт через систему эндопласта.
- **Закрытые спутники** – каждый ситовидный элемент имеет несколько спутников, оболочка которых образует лабиринт, с его помощью происходит перегрузка сахаров из апопласта в ситовидные трубки. У спутников отсутствуют плазмодесменные контакты с паренхимой.

Диффузная пульсаторная система флоэмоцентрических плазмодесм по механизму функционирования напоминает миокард – есть актин-миозиновый сфинктер плазмодесмы, который нагнетает вещества в ситовидные трубки.

Флоэма – наиболее древняя проводящая ткань. Аналоги флоэмы есть у мхов – *лептоиды*.

**Паренхима** - участвует в транспорте.

**Механические волокна** – лубяные волокна, армируют флоэму. Луб = лыко.

### **Проводящие пучки**

В теле растения проводящие ткани располагаются сложным, сплошным массивом и формируют отдельные проводящие пучки. Проводящий пучок – комплекс проводящих тканей, пронизывающих тело растения и обеспечивающих передачу веществ ко всем органам (рис. 19).

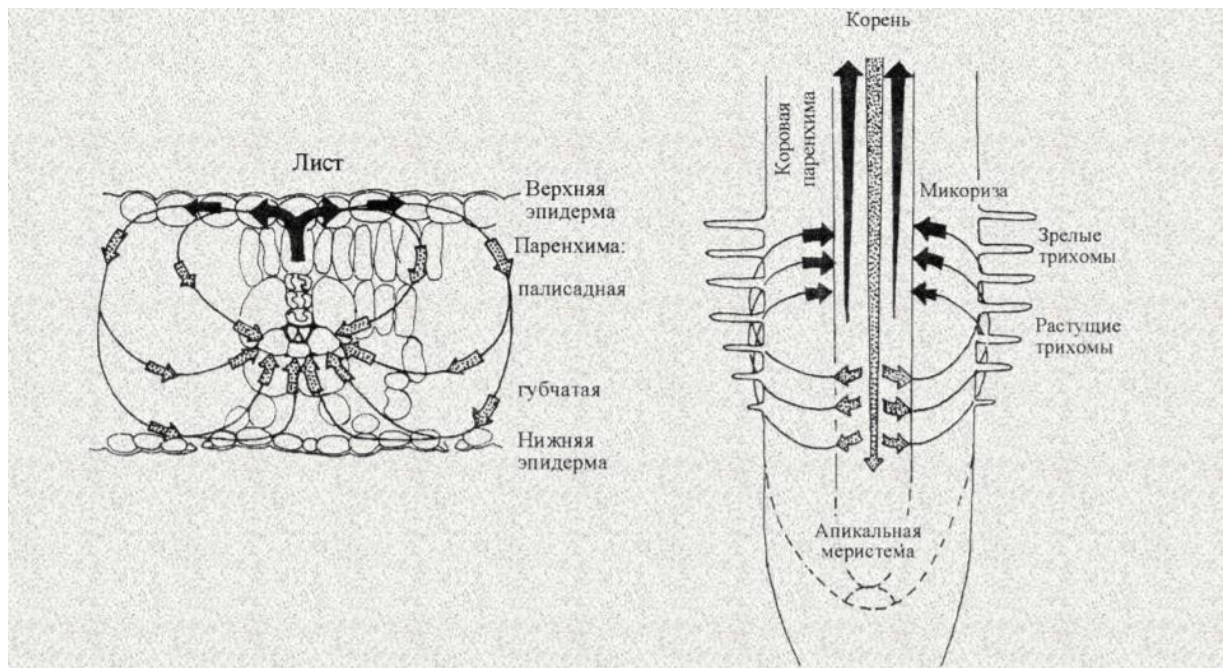


Рис. 19. Кольцевая организация транспортных потоков в периферии терминалей проводящей системы.

Типы пучков:

- **Открытые:** коллатеральные, биколлатеральные, радиальные.
- **Закрытые:** коллатеральные, концентрические (амфивазальный, амфикрибральный), радиальные

Открытые пучки – есть вторичная меристема, закрытые – нет.

**Аэренхима** – обеспечивает дальний транспорт газов в теле растения, характерно наличие крупных межклетников. У водяного гиацинта обеспечивает не только транспорт газов, сколько плавучесть органа.

**Хлоренхима.** Основная функция данной ткани – осуществление фотосинтеза. Активно функционирующие клетки хлоренхимы имеют первичную оболочку, большое количество хлоропластов, митохондрий, пероксисом. Основная масса хлоренхимы находится в листьях – **мезофилл**.

Часто в клетке встречается 2 типа клеток мезофилла: **столбчатый** (клетки вытянутые в несколько рядов, плотно сомкнутые, мелкие межклетники, много хлоропластов, главная функция - фотосинтез) и **губчатый** (изодиаметрические клетки, крупные межклетники, функция – посредническая, т.е. передавать ассимиляты в проводящие ткани).

Такой тип строения мезофилла характерен для растений с С3 фотосинтезом, у растений с С4 фотосинтезом корончатое строение мезофилла (рис.20).

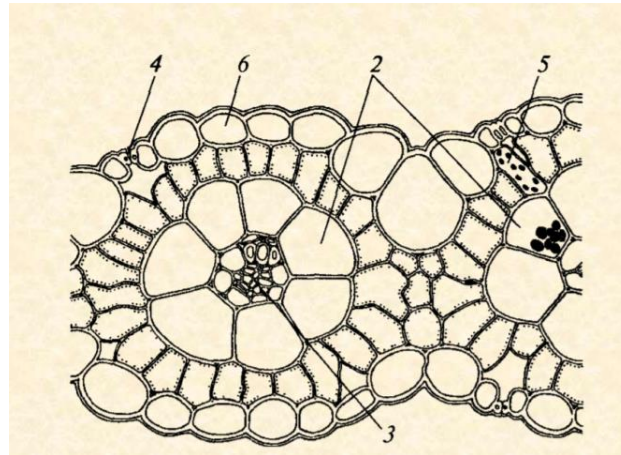


Рис. 20. Корончатый мезофилл *Panicum miliaceum*. Цифра 2 – клетки, где происходит накопление углекислого газа, 3 – проводящий пучок.

Также бывает **складчатый мезофилл** – компенсация небольшой внешней площади фотосинтетической поверхности большой площадью внутренней фотосинтетической поверхности.

### Запасные ткани

Основная функция – запасание веществ, как органических, так и минеральных (вода, фосфаты). Локализованные в многолетних частях растения, либо в структурах для распространения и расселения (плода, семена).

Типы запасющих тканей:

- ❖ Запасаящая паренхима (медуллярная, кортикальная)
- ❖ Первичный эндосперм
- ❖ Вторичный эндосперм
- ❖ Перисперм

Эндосперм:

- ❖ Первичный – гаплоидная ткань, т.е. происходит из клеток женского гаметофита. Характерен для голосеменных
- ❖ Вторичный – триплоидная ткань, образуется из центральной клетки и одного из спермиев (двойное оплодотворение). Характерен для покрытосеменных.

У злаков клетки эндосперма разные по строению: в одних накапливается крахмал, в других – белки.

**Перисперм** – клетки диплоидные, образуется из клеток мегаспорангия (у покрытосеменных – *нуцеллус*).

### Запасные вещества и формы их отложения:

#### ❖ Углеводы

- *Водорастворимые моно- и дисахариды*: фруктоза, глюкоза, сахароза. И не накапливается много, т.к. меняют осмотическое давление. Но некоторые растения лидируют по содержанию сахара: сахарный тростник, сахарная свекла, сахарное сорго.
- *Водорастворимые полисахариды (фруктаны)*: инулины (топинамбур), флейины (луковица чеснока).
- *Крахмал* – смесь амилозы и амилопектина (1:3). Откладывается в амилопластах концентрическими кругами. Кукуруза, рис, картофель – главные источники крахмала на мировом рынке. В тропиках еще используют маниок, батат, ямс, таро, саго.
- *Гемицеллюлозы*. Откладываются на клеточную стенку, часто содержатся в эндосперме. Самые распространенные – ксиланы.

#### ❖ Спирты. Как правило, запасается шестиатомный спирт маннит. Характерен для маслинных.

#### ❖ Белки. Накапливаются в вакуолях (*алейроновые зерна*) и протеинопластах. Лидируют по содержанию белка бобовые, в частности – соя, нут, горох. Помимо бобовых белки откладываются в квиноа.

#### ❖ Жиры. Основная часть семян содержат в качестве запасных веществ жиры. Откладываются в элайопластах и гиалоплазме. Если жиры имеют высокую температуру плавления, то в гиалоплазме они откладываются в виде кристаллов, если низкую – то в виде олеосом (глобул масла). Снаружи олеосомы есть монослойная мембрана, внутри которой есть запасные триглицериды. Человеком широко используется масличная пальма, рапс, подсолнечник.

#### ❖ Каротиноиды. Накапливаются в хромопластах, которые бывают 4-ех видов: *сферические/глобулярные* (внутренние мембраны слабы развиты, мало тилакоидов, пигменты растворены в каплях жира), *мембранные* (внутренняя мембрана концентрически закручена, каротиноиды вмонтированы во внутреннюю мембрану), *фибрилярный* (внутренняя мембрана образует трубочки, внутри которых каротиноиды), *кристаллический* (тилакоиды образуют мешки, внутри которых происходит кристаллизация бета-каротина).

#### ❖ Вода. Накопление происходит в водоносной паренхиме в виде каллоида. Характерно для растений пустынь и др. аридных местообитаний. У мхов накопление воды происходит в хлорофиллоносных гиалиновых клетках.

## Лекция 7

### Секреторно-выделительные ткани и структуры

Характерно расположение отдельными клетками или группами – т.е. *идиобластами*.

Обеспечивают процессы секреции и экскреции (выделение веществ за пределы тела растения).

#### Механизмы выделения растительной клеткой:

- ❖ Выделение экскретов вакуоль.
- ❖ Осаждение веществ в цитоплазме (или в гиалоплазме или в мембранных компартментах). Пример: каучук в одуванчике.
- ❖ Гранулокринное выделение через плазмалемму. Секрет выделяется в виде пузырька и транспортируется к клеточной стенке, происходит экзоцитоз.
- ❖ Гранулокринное выделение через плазмалемму и клеточную стенку.
- ❖ Эккринное выделение через плазмолемму.
- ❖ Эккринное выделение через плазмалемму и клеточную стенку.
- ❖ Голокринное выделение с лизисом клетки.

В организме растения секреторные образования являются своеобразными клапанными структурами, временно сбрасывающими или изолирующими избыток осмотически активных веществ, в случае угрозы разрушения осмотических градиентов. Исключение составляют терпеноидогенные и протеиногенные клетки.

#### Типы секреторных структур высших растений:

- ❖ Экзогенные. Отвечают за выделение веществ за пределы организма.
  - Железистые волоски
  - Нектарники
  - Гидатоды
- ❖ Эндогенные. Сбрасывают запасные вещества внутри тела.
  - Одноклеточные. Идиобласты в составе разных тканей.
    - Кристаллоносные клетки
    - Слизевые клетки
    - Масляные клетки
    - Клетки с другими веществами
    - Млечники
  - Многоклеточные
    - Лизогенные полости
    - Схизогенные смоляные, слизевые и камедоносные ходы
    - Млечники

## Экзогенные секреторные структуры.

### Нектарники

Наибольшее разнообразие имеют **флоральные нектарники**, они находятся в различных частях цветка. Нектар низко концентрированный, главным образом сбрасываются излишки воды. Могут быть производными лепестков (*Delphinium*), чашелистика (*Impatiens noli-tangere*), часто морфология неопределенна.

**Экстрафлоральные нектарники** находятся за пределами цветков. Известны у моховидных. Часто через них сбрасываются излишки сахаров. Также известны у молочаев, *Thunbergia*, *Cesalpinia*, где привлекают муравьев для защиты от мух, которые неправильно опыляют их.

### Экскретирующие воду структуры (гидатоды)

Гидатоды, находящиеся в составе эпидермы занимают спорное положение – то ли их считать эпидермой, то ли идиобластами. Гидатоды – многоклеточные, часто есть ножки и волоски. Обычно есть клетка-основание, клетка-передающая и выделяющая клетка.

### Экскретирующие соли структуры

По строению похожи на гидатоды. Выделяют NaCl, CaCO<sub>3</sub>. Соленосные многоклеточные железки.

## Эндогенные секреторные структуры

**Масляные клетки** – протопласт деградирует, оболочка одревесневает, получается мертвая клетка, заполненная маслами.

**Слизевые клетки** – сферические клетки, которые располагаются посреди хлоренхимы (кактусы).

**Мирозиновые клетки** – накапливают фермент мирозин (крестоцветные). При повреждении вегетативных органов мирозин образует крайне едкого горчичного масла, что отпугивает фитофагов.

**Одиночные кристаллы и кристаллический песок CaC<sub>2</sub>O<sub>4</sub>** (оксалата кальция) – варьирует размер и форма (зависит от того, с каким количеством молекул воды связан кристалл). *Стилоид* – длинный одиночный кристалл, *рафиды* – бочковидные, *друзы* – звездчатые.

*Цистолит* – отложение  $\text{CaCO}_3$ , клетка в которой это происходит – *литоцист*. Отложение происходит на внутреннюю сторону оболочки (между плазмалеммой и клеточной стенкой). Характерно для фикусов.

### Клетки с водорастворимыми веществами

- ❖ **Гликозиды:** *диосцин* (из группы сапонинов), *дигоксин*. Являются ядами для животных и грибов.
- ❖ **Полифенолы:** *танины* (дубильные вещества) приводят к денатурации белков, *флавоноиды* (флавоны, антоцианы) – пигменты клеточного сока. Возможно, возникли в ответ на холод и ультрафиолет, также окрашивают цветок. Кроме того, антоцианы меняют цвет в зависимости от кислотности клеточного сока.
- ❖ **Алкалоиды:** *кодеин, морфин, никотин, колхецин, кофеин, хинин, атропин, теобромин*. Одни воздействуют на позвоночных, другие на беспозвоночных животных, грибов-фитофагов. *Беталаины* – пигменты клеточного сока (бугенвиллия, мирабилис).

**Млечники** – накопление млечного сока=латекса. Латекс - комплекс растворов и нерастворимых в воде веществ. Млечные соки есть у тутовых, молочайных, лактуковых. При накоплении млечных соков протопласт клетки деградирует. Функция млечников не понятна, предполагают как структуры для сброса осмотиков, участия в транспорте веществ, защитная функция.

Различают:

- ❖ **Нечленистые млечники** (одноклеточные) – могут иметь форму трубочек или разветвленного канала. Многоклеточные структуры из-за большого количество кариокинезов.
- ❖ **Членистые млечники** (многоклеточные) – образуется что-то похожее на систему сосудов, даже иногда называются «млечными сосудами». Пронизывают все тело растения.

### Каналы в теле растения

**Схизогенные ходы** - обеспечивают выделение веществ, выстланы эпителиальными клетками. Образуются в результате расхождения клеток. Содержат смолы и камеди (фруктаны, ксиланы, т.е. водорастворимые полисахариды). Вишня.

**Лизигенные каналы** – образуются на месте лизиса нескольких клеток, короче схизогенных. Есть в околоплоднике цитрусовых, где заполнены эфирными маслами.

**Схизо-лизигенные смоляные каналы** – сначала схизогенное расхождение, затем лизис клеток с выделением содержимого клеток в полость каналов. Секвойя.

## Вегетативные органы

У большинства высших растений (кроме мохообразных) тело состоит из побега и корня. У зародыша есть зародышевый корень и побег. Корень мы всегда узнаем по наличию корневого чехлика, побег – по наличию листьев.

### Корень

Корней нет только у папоротникообразных. Возник тогда, когда тело растения преобразовывалось из теломного уровня организации в листостебельный.

Функции:

- *Опорная* – закоривание растения в почве
- *Абсорбционная* – обеспечивает почвенное питание
- *Запасающая*
- *Синтетическая* – синтез аминокислот, алкалоидов, фитогормонов (основная масса цитокининов)

### Зоны корня

1. **Зона деления (пролиферации).** Сюда входит покоящийся центр и зона инициалей. Каждая инициаль даёт начало своей производной. Наружу производятся клетки корневого чехлика, внутрь – постоянные ткани самого корня. В данной зоне очень высокий митотический индекс (% делящихся клеток). Все клетки в зоне имеют одинаковый размер, т.е. не растут.

Подробнее о корневом чехлике:

**Колонка (колумелла)** – центральная часть корневого чехлика, здесь синтезируется большая часть цитокининов. Цитологически колумелла определяется наличием большого количества амилопластов. Считается, что крахмал в них выполняет функцию статолитов, саму ткань иногда называют **статенхимой**.

**Периферические слои** которые окружают колумеллу – секреторная функция, т.к. образуют много слизи, обеспечивая смазку корневого чехлику.

По мере роста корневого чехлика колумелла постоянно делится, периферические слои сдвигаются.

2. **Зона роста корня**

- **Переходная зона** - резко падает митотический индекс и начинается рост клеток Среди анатомов эту клетку не выделяют, а физиологи называют переходной зоной.
- **Зона роста = зона растяжения.** Только здесь идет рост корня в длину. Рост клеток толкает корень вперед, направление движения задает корневым чехлик.

**3. Зона всасывания (дифференциации)** - абсорбионная функция. По периферии этой зоны располагаются корневые волоски. Из дерматогена идет дифференциация ризодермы (абсорбионной ткани), клетки которой сильно обводнены, что необходимо для качественного контакта с почвенными частицами. Выделяют 2 типа клеток ризодермы: **трихобласты** (имеют волосовидные выросты) и **атрихобласты** (без волосовидных выростов). У цитрусовых в составе ризодермы нет трихобластов – непонятно почему.

**Типы образования трихобластов:**

- Произвольное, из любой клетки дерматогена
- Из мелких клеток дерматогена (из крупных – атрихопласты)
- Вертикальными чередующимися рядами (ряд – трихобласты, ряд – атрихопласты)

Из перилеммы происходит дифференциация кортекса (рис. 21).

**Эндодерма** – внутренний слой кортекса, клетки мелкие, 1 ряд клеток, тангенциальные стенки тонкие первичные, радиальные и поперечные вторичные (лигнизация и суберинизация), т.е. образуется гидрофобная рамка. Поэтому когда происходит транспорт веществ по кортексу идет до эндодермы транспорт может идти и по симпласту и по апопласту до поясков Каспари. Дальше только симпласт, т.е. клетки эндодермы должны пропустить растворы через себя.

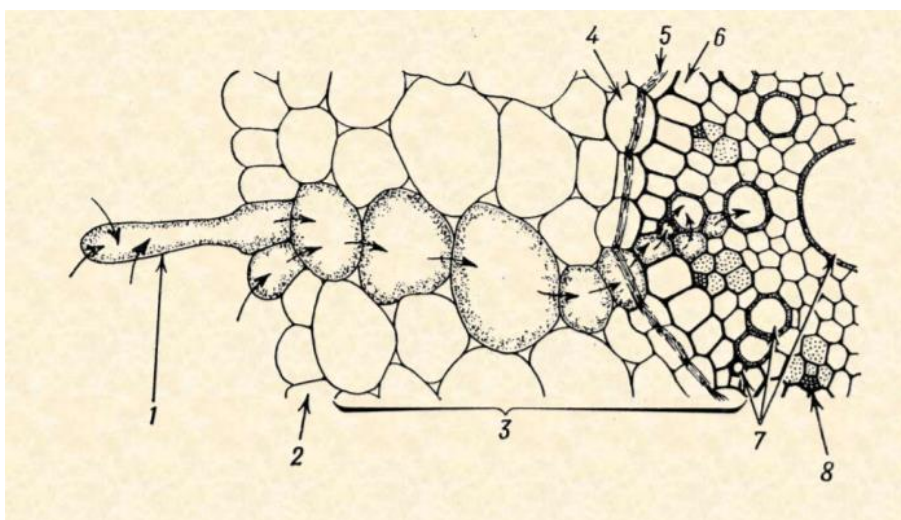


Рис. 21. Поперечный срез строения корня в зоне всасывания. 1 – трихобласт, 2 – ризодерма, 3- кортекс, 4- эндодерма, 5 –поясок Каспари, 6 – перицикл, 7 – первичная ксилема, 8 - древесина

Эндодерма выполняет барьерную функцию, фильтруя, какие вещества проникнут в центральный цилиндр.

**Центральный цилиндр** дифференцируется из плеромы. Слой клеток плеромы под эндодермой остаётся недифференцированным, выполняет меристоматическую функцию – *перицикл*. Затем из следующих слоев начинается дифференцироваться *протофлоэма*, а следом *протоксилема*. Дифференциация проводящих пучков происходит уже в зоне роста. Затем дифференцируется *метафлоэма* и *метаксилема*. В результате получаем строение проводящего пучка по радиальному принципу: в центре пучки флоэмы, от центра отходят лучи флоэмы, а между ними пучки ксилемы. Заложение пучков *экзархно* – т.е. самые первые пучки располагаются снаружи.

**В зависимости от числа лучей пучки делят на:**

- Моноархный (1 луч в виде полумесяца)
- Диархный (2 луча)
- Триархный (3 луча)
- Тетрархный (4 луча)
- Полиархный (5 и больше)

**4. Зона проведения** = зона ветвления, т.к. появляются видимые признаки проведения. Проводящие ткани есть уже в зоне растяжения, так что название условно. Здесь идет синтез биологически активных веществ, этой зоной осуществляется закоривание растения в почве.

## Лекция 8

**Зона проведения** (продолжение). Граница между зоной всасывания и зоной проведения проводится по месту отмирания ризодермы. В зоне проведения корень не всасывает вещества из почв. Длится до базальной части корня. В зависимости от наличия вторичных меристем развитие и строение этой зоны будут различаться

У растений, у которых нет вторичных меристем (однодольные, споровые) по периферии корня происходит отмирание клеток ризодермы, изменяется строение наружных клеток кортекса, они утолщаются, суберинизируются и лигнифицируются, образуется **экзодерма**. Далее, все срединные слои кортекса остаются без изменения, в слое эндодермы тангенциальные стенки сильно утолщаются, лигнифицируются, пояс Каспари распространяется на внутреннюю тангенциальную стенку, протопласт клеток отмирает; утолщение клеток имеет подковообразную форму. Некоторые клетки эндодермы сохраняют живой протопласт, эти клетки будут осуществлять связь между кортексом и центральным цилиндром – **пропускные клетки**. Т.е. пропускные клетки – клетки, сохранившие свое первичное строение как в зоне всасывания. На этом преобразования в зоне проведения по сравнению с зоной всасывания у споровых и однодольных заканчивается.

У растений, имеющих вторичные меристемы изменения происходят более существенные. Между флоэмы и ксилемы из остатков плеромы закладываются участки камбия (вторичная меристема). Тот камбий, который закладывается в пучках называют **пучковым камбием**. Пучковый камбий состоит из веретеновидных инициалей. Помимо пучкового камбия также закладывается **межпучковый (непучковый) камбий** из перицикла. Непучковый камбий состоит из лучевых инициалей. Кроме того, из перицикла по периферии под эндодермой происходит закладка **феллогена**, который опоясывает весь центральный цилиндр.

Пучковый камбий начинает внутри откладывать элементы вторичной ксилемы. Наружу камбий откладывает вторичную флоэму, первичная флоэма сминается и оттесняется к периферии клетки. По периферии работает феллоген, которые откладывает **перидерму**, внутрь **феллодерму**, снаружи – **пробку**. После образования пробки клетки кортекса начинают отмирать и трескаться снаружи и постепенно слущиваются, весь кортекс сбрасывается корнем. В результате дальнейшей деятельности и пучкового и непучкового камбия увеличивается массив вторичной ксилемы в центральной части корня, непучковый камбий откладывает паренхиму, таким образом мы видим пучки вторичной ксилемы и флоэмы разделенный тяжами паренхимы.

Если корень живет не очень долго, то у него есть только первичные лубодревесинные лучи (тыква). Но если корень живет несколько лет, то камбий приобретает вид кольца, где есть участки непучкового камбия (лучевые инициали). Наружу откладывается

вторичная флоэма, внутрь – вторичная ксилема. Над флоэмой будет перидерма, а совсем снаружи – корка => корень перешел ко вторичному строению. Если корень живет много лет, его диаметр увеличивается, увеличивается число инициалей в камбии, из них возникают новые тяжи паренхимы – **вторичные лубодревесинные лучи**. Лучи имеют конусообразную форму, широким основанием к наружи, это свойство называется **дилатацией**. Оно возникает из-за компенсации длины окружности, чтобы корень по периферии не растрескивался.

### **Морфология корня**

**Главный корень** развивается из зародышевого корня. У двудольных покрытосеменных и голосеменных главный корень сохраняется в течении всей жизни, у однодольных покрытосеменных и споровых главный корень быстро отмирает.

В главном корне эндогенно закладываются почки **боковых корней**. Процесс заложения боковых корней – **ветвление**, т.е. образование новых осей корней. Образуются из перицикла, т.е. из первичной меристемы. Из перицикла формируется апикальная меристема, из нее все остальные части корня. Заложение бокового корня происходит напротив первичной ксилемы. Новые боковые корни закладываются ближе к верхушке, т.е. в **акропетальной последовательности**.

**Ризостихи** – вертикальные ряды боковых корней, которые отражают заложение первичной ксилемы (редька, дайкон).

**Придаточные корни (адвентивные)** - корни, возникающие на побеге - стеблеродные придаточные корни. Часто образуются из паренхимы, у двудольных могут образовываться из раневой (травматической) меристемы. У растений, имеющих вторичное утолщение корней в старых частях корня, где корень уже не может ветвиться может закладываться придаточные корни, нарушая акропетальную последовательность (корнеродные придаточные корни).

Когда корень разветвился возникает **корневая система**. Ветвление корней семенных растений происходит эндогенно путем образования новых апексов из перицикла. Но у плаунов корни образуются по-другому: главный корень почти сразу отмирает, на верхушке побега, растущего плагиотропно, есть одна или несколько инициалей. Инициали делятся пополам, верхняя часть меристемы растет дальше, а нижняя меняет направление роста и растет в сторону субстрата, затем происходит формирование корневого чехлика, эта часть становится корнем. В какой-то момент верхушечная меристема этого корня делится пополам, возникает 2 оси, каждая становится еще одним корнем, затем те снова делятся. Т.е. корни возникают из апикальной меристемы и морфологически они все одинаковые – **апицегенные корни**. Такое вильчатое ветвление называется дихотомическим.

**Гоморизная корневая система** - нельзя выделить разные морфологические типы корней (плауны).

**Аллоризная корневая система** - можно выделить различные типы корней (2 и больше).

Аллоризные корневые системы различаются по:

1. Типу корней, которые входят в состав:
  - **Первичная** - если только главный и боковые корни
  - **Вторичная** – только придаточные и боковые корни, т.е. нет главного корня
  - **Смешанные** – есть главный корень и любые другие, включая придаточные
2. По внешнему виду:
  - **Стержневая** – есть лидирующий корень, при том он не обязательно будет главным. Различают первичную, вторичную и смешанную стержневые корневые системы.
  - **Мочковатая** – лидирующего корня нет. Различают вторичную и смешанную мочковатые корневые системы.
3. По расположению корней в почвенных горизонтах:
  - **Поверхностные** – несколько см – десятков см почвы
  - **Глубинная** – от метра до 10-15 м
4. По степени разветвления корней:
  - **Интенсивные** - обильно ветвятся
  - **Экстенсивные** – ветвятся не обильно, вкладываются в рост в глубину
5. По специализации:
  - **Ростовые (скелетные)** – задача захватить максимальный почвенный объем. Долгоживущие.
  - **Сосущие** – ветвятся, активно поглощают почвенные растворы. Живут 1 сезон.
  - **Снежные корни** – образуются в конце зимы с отрицательным геотропизмом, растут в снег. Поглощают воду и растворенные в ней минеральные вещества. Когда снег тает, эти корни отмирают. Характерно для растений альпийского пояса (*Gagea rutila*), нужно для удлинения вегетационного периода.

### Метаморфозы корня

**Метаморфоз в ботанике** – процесс превращения органа в иные многообразные формы в результате приспособления растений к изменяющимся условиям среды в ряду многих поколений (по Гёте).

Как мы определяем этот термин сейчас:

**Метаморфоз в ботанике** – генетически закрепленное изменение строения органа, связанное с изменением, расширением или усилением его функций.

Изменение строения связано с изменением какой-то функции (усиление, исчезновение).

### Критерии гомологии:

1. Критерий положения
2. Критерий специального качества (о структурных особенностях, например, для корня специальное качество – наличие корневого чехлика)
3. Критерий переходных форм
4. Онтогенетический (процесс заложения органа в онтогенезе)
5. Тератологический критерий (возникновение уродств)

**Усиление запасающей функции** связано с развитием запасающей паренхимы: запасающая паренхима в составе ксилемы и флоэмы у двудольных, кортекса у однодольных. Варианты:

- **Корнеплод** – в составе корнеплода есть корень и базальная часть побега. На растении только 1, только у двудольных, живет 2 года. Могут иметь 3 варианта антонимического строения:
  - **Морковь.** Корень диархный, разделение происходит по камбию, мало проводящих элементов, много запасающей паренхимы. Но преобладает вторичная флоэма.
  - **Редька.** Все то же самое, но преобладает вторичная ксилема.
  - **Свекла.** Корень также диархный, происходит аномальное утолщение корня, камбий закладывается несколько раз, каждый раз полностью дифференцируется в паренхиму, поэтому мы видим кольца на срезе свеклы.
- **Корневые клубни (корневые шишки).** Заложение питательных веществ в ксилемную и флоэмную паренхиму. Может утолщаться как кончик корня, так и середина. Иногда весь корень превращается в клубень (частяк, орхидные)

**Воздушные корни** - поглощение атмосферных осадков. На поверхностях таких корней нет ризодермы. У некоторых растений воздушные корни могут быть покрыты пробкой в которой есть чечевички. Если эти корни – единственные абсорбционные органы растения, то зона всасывания очень длинная, покрыта тканью, похожей на рыхлую пробку (ароидные).

У орхидей образуется особая абсорбционная ткань – **веламен**. Клетки мертвые, внутри заполнены воздухом, без межклетников. Сверху покрыты экзодермой (клетки мертвые с толстой суберенизированной оболочкой, однако есть живые пропускные функции), есть пояски Каспари. Все это – защита от потери воды. В

клетках кортекса есть хлоропласты, поэтому когда веламен намокает он становится зеленым.

**Столбовидные корни** – придаточные по происхождению, стремятся достигнуть поверхности почвы, когда достигает почвы начинается мощное вторичное утолщение. Могут быть больше 10-15 м. Выступают в роли подпорок.

**Досковидные корни** – отходят от дерева, поддерживая его, увеличивают площадь опоры на субстрат.

**Ходульные корни** – ствол находится целиком над субстратом. Мангровые заросли.

**Втягивающие (контрактивные) корни** – функция состоит во «вдергивании» растения под землю, происходит резкое сокращение кортекса. Происходит в конце вегетативного периода, чтобы почка ежегодно находилась на одном и том же уровне. Характерно для лилейных.

## Лекция 9

**Дыхательные корни** - обеспечивает аэрацию корней в субстрате. Растения мангровых лесов, болотных субстратов и затопляемых половодий. По морфологической структуре сильно различаются: гребенчатые корни на поверхности субстрата, направленные вверх вертикально от субстрата. Снаружи могут быть покрыты пробкой с чечевичками, внутри хорошо развита аэренхима. Могут иметь вторичные утолщения и систему межклетников.

**Фотосинтезирующие корни** – у тропических растений корни могут становиться единственным фотосинтезирующим органом. Тропические орхидеи, *Podostemon*.

**Кластерные корни** – добыча недоступных нормальным корням вещества. Их образуют некоторые растения Южной Африки и Австралии, не имеющие микориз. Кластерные корни имеют форму ёршика, улучшают фосфорное питание растений на бедных почвах, за счет выделения в среду  $H^+$  (подкисление), хелатирующих агентов и фосфатаз. Выделение этих агентов происходит в пульсирующем режиме. Кластерные корни поглощают в 10 раз больше фосфора чем некластерные.

**Гаустории (корни-присоски)** – переключают на себя транспорт веществ из растения-хозяина. Может подключаться только к отдельным сосудам, может к всей системе (повилика, заразиха).

**Симбиотические изменения корней** – можно выделить 2 основных группы симбионтов: прокариоты (азотное питание) и грибы (фосфаты).

Различают:

- ***Агеотропные корни*** (над почвой), в которых поселяются ***цианеи*** (*Nostoc*). Цианеи поселяются в межклетниках первичной коры корня. Высокий процент гетероцист, часто также двойных или тройных, которые практически не встречаются у свободноживущих цианей. Интенсивность азотификации примерно в 7 раз выше, чем у свободноживущих цианей. Из высших: саговники, *Gunnera*.
- ***Актиноризные клубеньки*** - образованы актиномицетами (*Frankia sp.*) и высшими древесными (ольха, лох, облепиха). Актиномицеты в клубеньках формируют особые везикулы, в которых локализуется нитрогеназа (кроме *Cusuarina* и *Allocasuarina*). Оболочки этих везикул служит для предотвращения проникновения кислорода и зависит от степени аэрируемости почвы. *Frankia* обладает собственной защитой от высокого парциального давления кислорода и поэтому способна фиксировать азот в свободноживущих (почвенных) стадиях.

- **Ризобияльные клубеньки** – симбиоз с *Rhizobium sp.* с бобовыми в широком смысле. Ризобии в свободноживущих стадиях не осуществляют азотификацию, т.к. у них нет фермента, который защищал бы от кислорода. Клубеньки формируются при попадании клубеньковых бактерий из почвы через корневые волоски. Показано, что выделяемые корнями бобовых флавоноиды привлекают этих бактерий и у них активируются nod-гены. При проникновении внутрь клеток бактерии начинают выделять Nod-фактор, стимулирующий образование клубенька. Сами бактерии теряют жгутик, способность производить свою клеточную стенку. Совместно растением и бактерией синтезируется *леггемоглобин*, которые защищает бактерии от кислорода. Обычно клубеньки живут менее одного сезона, ноу некоторых древесных бобовых клубеньки многолетние. Клубеньки образуются не всегда в почве. У *Sesbania rostrata* (центральная Африка) на стебле образуются «стеблевые мамиллы» - клубеньки придаточных корней.

### Микориза

Поступление азота у микоризообразующих растений на 100% идет от грибов, а растения 25% своих сахаров отправляют в грибы.

#### Типы микориз:

- Везикулярно-арбускулярная (ВАМ) – несептированный мицелий проникает внутрь клетки, где образует узелки или петли гиф.
- Эрикоидная, арбутоидная, монотропидная – проникает в клетки растения, те вскоре погибают.
- Чехольчатая эктомикориза – гифы проникают в межклетники первичной коры, контакт происходит через клеточную стенку.
- Микориза орхидных – многие почвенные орхидные на ранних стадиях развития паразитируют на грибе. Обычно происходит многократное заражение растения грибами, т.к. растение лизирует клетки гриба внутри себя.

Микоризы возникали независимо в разных группах растений. Симбиозы с грибами существовали уже у некоторых водорослей в девоне. Сейчас почти все известные нам сосудистые растения имеют микоризы, почти все печеночники и антоцеротовые тоже образуют симбиозы с грибами.

Микоризообразователи получают недостающий фосфор и труднодоступную воду от микоризы.

## Побег

Побег – вегетативный орган, специальное качество которого есть ость и аппендикулярные образования – листья. Есть узлы и междоузлия. У цветковых растений часто в *пазухе листа* располагается почка. У голосеменных почки не привязаны к пазухам листа. Если листа нет, то мы видим *листовой рубец* (рис. 22). Листовые рубцы остаются после опадения листьев.

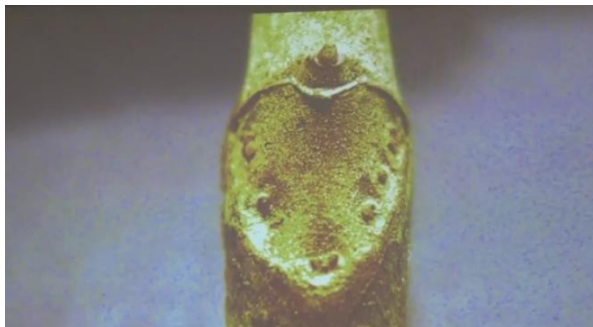


Рис. 22. Листовой рубец *Aesculus hippocastanum*.

В листовом следе видим проводящие пучки – бывают одно-, дву-, трех-, пяти-, много- пучковые листовые пучки. Многопучковые характерны для однодольных растений, среди двудольных встречаются у подорожниковых и зонтичных.

Побег, в отличие от корня, имеет **метамерное строение**. Метамерность выражается в наличии повторяющихся более или менее однотипных отрезков – **метамеров**.

**Элементарный метамер** - наименьшая повторяющаяся часть побега – узел, с расположенным на нем листом (листьями), пазушной почкой (почками) и лежащее ниже междоузлие.

К метамеру относится то междоузлие, которое лежит под узлом.

**Почка** - побег в зачаточном состоянии. Граница конуса нарастания – по границе заложения примордиев (листовых придатков)

По количеству почечных чешуй:

- **Закрытые** – в качестве наружных листьев имеет специализированные чешуи. Функция почечных чешуй – защита от высыхания. Почечные чешуи часто еще и склеены между собой, для дополнительной защиты. Закрытые почки характерны для растений, растущих в сезонном климате.
- **Открытые** – в качестве наружных листьев – зачатки обычных листьев. Характерны для тропических и влажных местообитаний и для травяных растений, которые располагают почки в земле.

Если есть трихомы (как у калины-градины), то почка может быть открытая даже в сезонном климате.

По функциям:

- **Вегетативная** – содержит зачатки стебля и листьев
- **Цветочная/генеративная** – генеративная структура, например бутон
- **Генеративно-вегетативная/смешанная** – если есть зачатки и генеративных и вегетативных органов

По положению на оси

- **Верхушечные** (апикальные)
- **Боковые** (латеральные)
  - Пазушные (аксиллярные) - образуют *аксиллярный комплекс* (комплекс «пазушная почка + кроющий лист»).
  - Придаточные (адвентивные) – возникают на оси без связи с кроющими листьями. Может возникнуть где угодно.

Пазушные почки по взаимному расположению:

- **Одиночные** – в одной пазухе 1 почка
- **Сериальные** – в пазухе листа пазушные почки располагаются друг над другом, вертикальным рядом.
- **Коллатеральные** – располагаются поперек пазухи листа (чеснок, бананы).
- **Псевдоколлатеральные (ветвящиеся)** – почка разветвилась до того как оно начала расти (*Prunus*).

**Спящая почка** – почка, находящаяся в состоянии относительного покоя в течение нескольких лет. Спящие точки постоянно растут, откладывают новые метамеры.

**Использование почек:** капустная пальма, наша обычная капуста, каперсы .

### **Формирование побега**

Первый побег называется **главным побегом**. Развитие побега происходит при помощи интеркалярных меристем (видимый рост побега), скрытый рост – апикальная меристема. Побегу растут ритмично, чередуя видимый и скрытый рост. У двудольных растений существует 2 типа развития:

- **Эпигеальное** – вслед за главным корнем начинает развиваться **гипокотиль=подсемядольное колено** (между узлом семядолей и главным

корнем). Растет петлей, она пробивает почву и, распрямляясь, выталкивает побег на поверхность. Семядоли вынесены над землей.

- **Гипогеальное** – гипокотиль растет, но растет слабо, проталкивая главный корень в почву. Развитие получает первое междоузлие – *эпикотиль=надсемядольное колено*. Эпикотиль выталкивает на поверхность верхушечную почку.

Подробнее анатомия проростка (рис. 23).

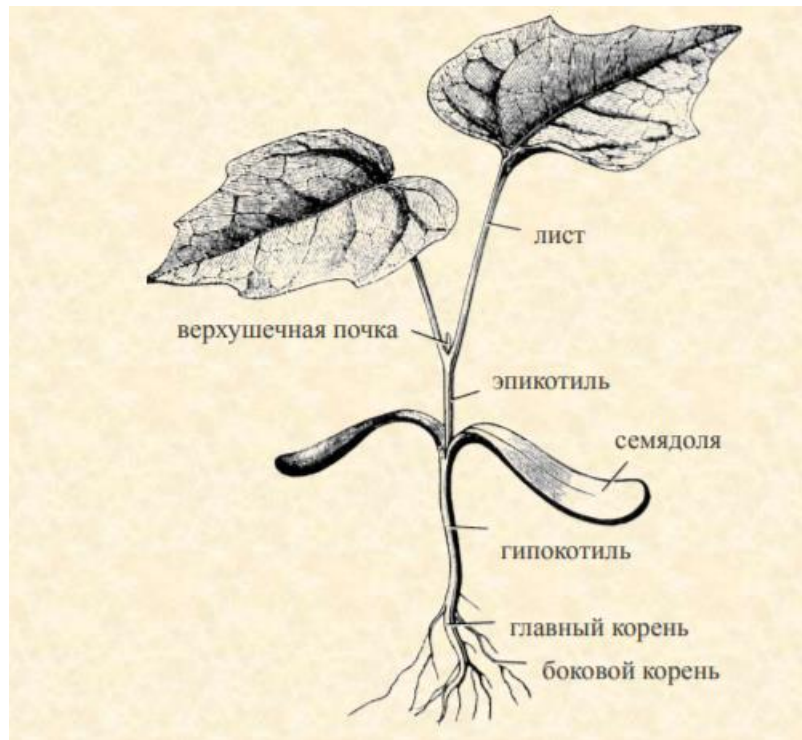


Рис.23. Проросток *Acer platanoides*. Эпигеальное развитие

У однодольных эпигеальное развитие есть, но подразумевается что семядоля пробивает почву и начинает рост. При гипогеальном семядоля остается под землей, на поверхность выносятся первый лист.

Самый первый участок стебля бокового побега – *гипокодий*. Самый первые листья – предлистья (*профиллы*).

У двудольных растений два профилла, располагающихся так, что их медианы перпендикулярны медиане кроющего бокового побега. У однодольных один двукилевой профилл и его медиана параллельна медиане кроющего бокового побега (рис.24).

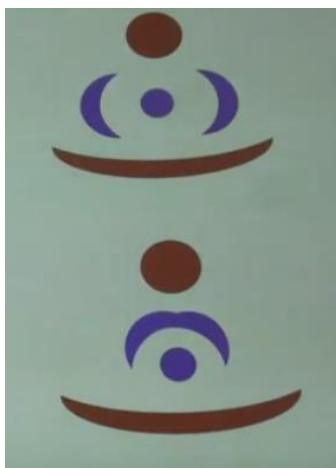


Рис. 24. Расположение профиллов. Сверху – двудольные, снизу – однодольные.

**Элементарный побег** – побег, который сформировался за 1 ростовой толчок. Т.е. почка вышла из покоящегося состояния, совершила «ростовой рывок» и снова ушла в покоящееся состояние или отвалилась.

**Ауксибласт** - удлиненный побег, т.е. активно работала интеркалярная меристема. Хорошо выраженное междоузлие, у которого длина превышает диаметр.

**Брахибласт** – укороченный побег, длина равна или меньше диаметра, короткие междоузлия.

У двудольных древесных часто есть и аукси- и брахибласты, у однодольных пальм часто только брахибласты; у травянистых растений:

- Удлиненные побеги – безрозеточный побег
- Укороченные побеги – розеточный побег
- И удлиненные и укороченные – полурозеточный побег.

У травяных растений чаще всего ауксибласты – генеративные, брахибласты – вегетативные, у древесных наоборот.

**Годичный побег** – побег, который сформировался у растения за 1 сезон. В течение сезона может быть несколько элементарных побегов (тропики), однако у растений холодного сезонного климата понятие годичного и элементарного побега совпадает.

## Лекция 10

**Моноциклический побег** – переходит в репродуктивную фазу на первый год жизни.

**Дициклический побег** – переходит в репродуктивную фазу на второй год жизни (свекла, капуста, морковь).

**Полициклический побег** – переходит в репродуктивную фазу более чем на второй год и образует цветки несколько лет подряд (борщевик сосновского, «плодушки» яблони).

**Побег с неполным циклом развития** – никогда не переходят в репродуктивную фазу (*Plantago major*, одуванчик).

По положению побега в пространстве:

- **Ортотропный побег** – вертикальный побег
- **Плагиотропный побег** - параллельно поверхности субстрата (обычно это горизонтально)
  - **Стелющиеся** – лежат на поверхности субстрата
  - **Ползучие** – прикрепляются к субстрату стеблеродными придаточными корнями
- **Анизотропный побег** – приподнимающийся побег, т.е. смена плагио- на ортотропный рост или наоборот
- **Вьющиеся** – при отсутствии подпорки просто упадут на субстрат. Обвивают опору стеблем
- **Цепляющиеся** – имеет приспособления (усики, гарпуны и т.д.) чтобы зацепиться

В ходе морфогенеза судьба побега (морфология, положение и т.д.) может меняться. Прим. Живучка ползучая: 1-ый весна побег вегетативный удлинённый, побег плагиотропный, в течение лета верхушка побега начинает образовывать укороченные побеги и изменяет свое положение, к осени пускает придаточные корни. За зиму удлинённая часть побега отмирает, к весне остается укороченная розеточная часть. В конце весны-начала лета формируется удлинённая часть, на верхушке формируется соцветие. Побег становится полурозеточным, удлинённым, вегетативно-генеративным.

### Структурные элементы побега

#### Стебель (ось побега)

Стебель – ось, которая у многих растений не ярко выражена, может иметь разнообразную форму. Стебель начинается там, где происходит заложение листовых примордиев (листовых зачатков). На апексе стебель приставлен гистогенами:

протодерма, основная меристема, прокамбий. В зоне заложения листовых бугорков разнообразие клеток несколько больше, т.к. с протодермы дифференцируется в эпидерме. Основная меристема даст начало кортексу. У некоторых растений внутренний слой кортекса представляет собой типичную эндодерму с поясками Каспари (хвощи, рдест, ландыш). Ниже лежит образовательное кольцо – мелкоклетчатая меристема, в которых происходит заложение тяжей прокамбия. В образовательном кольце тяжи прокамбия могут закладываться 4 способами (голосеменные и покрытосеменные):

- Тяжи прокамбия закладываются на внутренней части образовательного кольца и на расстоянии друг от друга. (Есть отдельные проводящие пучки).
- Тяжи прокамбия закладываются на внутренней части образовательного кольца на близком расстоянии друг от друга. (Нет отдельных проводящих пучков, но есть хорошо развитый перицикл).
- Тяжи прокамбия закладываются на всю длину образовательного кольца, но обособленно. (Перицикл отсутствует).
- Тяжи прокамбия закладываются на всю длину образовательного кольца и близко к друг другу. (Перицикл отсутствует).

У споровых тяжи прокамбия закладываются единым тяжом в центре стебля.

Из каждого тяжа прокамбия дифференцируются проводящие ткани. Флоэма стебля закладывается в стебле экзархно, ксилема – эндархно. Заложение тяжей идёт навстречу друг другу.

Из наружной части инициального кольца дифференцируются перицикл стебля (паренхима или склеренхима (внешняя часть)+ паренхимные клетки (внутренняя часть)).

У однодольных растений тяжи прокамбия закладываются многократно, пучков много. Нет вторичного утолщения, механическая опора формируется изначально.

Типы строения стебля однодольных:

- **Камелиновый** - проводящие пучки располагаются кольцами (2-3), в центре – *сердцевинная полость*, облегчает конструкцию. Часто хорошо выражена первичная кора (кортекс). *Secale cereale*.
- **Пальмовый** – проводящие пучки разбросаны по всему стеблю, не выражена сердцевина и кортекс.

**Стабилизирующий рост** - развитие придаточных корней, которые будут поддерживать побег (рис. 25).

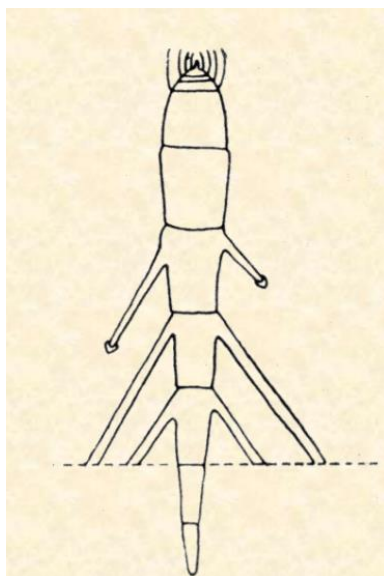


Рис. 25. Стабилизирующий рост *Pandanus furcatus*

Пальмы могут сначала наращивать диаметр апикальной меристемы без роста в длину (нет междоузлий). Только когда апекс станет нужного диаметра пальмы начинают расти в длину.

Проводящая система стебля начинает развиваться уже у молодого растения, первый участок стебля – гипокотиль обеспечивает связь проводящей системы стебля и главного корня.

**Типы утолщения голосеменных и двудольных цветковых.** Во время дифференциации прокамбия он не весь расходуется на проводящие пучки, а дает начало веретеновидным клеткам камбия.

- *Aristolochia*-тип. Стебель имеет вторичное пучковое строение. Проводящие пучки открытые коллатеральные. Вторичная ксилема и флоэма разделены камбиальной зоной. Камбий интенсивнее работает в сторону ксилемы (обеспечивает транспирацию). До конца жизни стебель будет сохранять пучковое строение.
- *Helianthus*-тип. Заложение по 1 типу, закладывается пучковый и непучковый камбий. Непучковый камбий закладывает вторичную ксилему и флоэму, закладываются нерегулярно.
- *Ricinus*-тип. Деятельность пучкового и непучкового камбия никак не отличается. Первичное строение стебля пучковое, вторичное – непучковое.
- *Saponaria*-тип. Стебель исходно получает первичное непучковое строение, при вторичном строении стебель также сохраняет первичное непучковое строение.

Камбий обычно функционирует не очень долго, побег отмирает полностью при наступлении холодов (травянистые)

- *Tilia*-тип. Камбий откладывает большой массив древесины.

Молодой стебель липы состоит из первичной ксилемы и флоэмы, центральной части, и т.д. все как обычно. Когда стебель древесного растения переходит от первичного строения к вторичному помимо активизации действия камбия, в периферических слоях происходит дифференциация феллогена, под эпидермой формируется пробка. Колленхима, крахмалоносные влагиалища, срединные слои кортекса сохраняются. Лубяные волокна первичной флоэмы остаются, а ситовидные трубки сминаются и функционирует только вторичная флоэма. Паренхима здесь тяжевая. Есть и веретеновидные и лучевые (межпучковый) инициали камбия, т.е. есть первичные лубодревесинные лучи, а затем со временем появятся вторичные лубо-древесинные лучи.

В составе вторичной флоэмы: лучевая и тяжевая паренхима, лубяные волокна, ситовидные трубки. В древесинной части: сосуды, волокна либриформа, волокнистые трахеиды, тяжевая паренхима, лучевая паренхима.

Весной из камбия дифференцируются крупнопросветные сосуды и мало механической ткани, летом – мелкопросветные сосудов и много механических тканей. Проводящие элементы ксилемы функционируют несколько лет, в отличие от флоэмы.

**Годичные кольца могут нам сказать:** сколько лет дереву, в каких условиях существовало, насколько равномерны были условия, какие были погодные условия.

**Спелая древесина** - древесина, вышедшая из строя, т.е. когда элементы ксилемы закупорены торусами.

**Затилывание сосуда** может происходить при помощи смол.

#### **Аномальное утолщение стебля**

- Камбий откладывает элементы флоэмы и внутрь и наружу и получается слоеный пирог из ксилемы и камбия
- Камбий осуществляет тангенциальные деления только в сторону флоэму и возникают флоэмные лучи среди ксилемы

**Утолщение стебля однодольных** происходит за счет меристематической зоны (апикальной) по периферии стебля. Она закладывает новые тяжи прокамбия из которого закладываются проводящие пучки и паренхима между ними, а наружу – пробкоподобную ткань.

#### **Нодальная анатомия** (анатомия стебля на уровне узла)

---

Проводящая ткань стебля ушла, а там где произошло ответвление выросла паренхима – *листовая лакуна* (листовой прорыв).

## Лекция 11

### Эволюционные преобразования в строении стебля

Типы **протостел** (нет сердцевины):

- **Гапlostела** – нет сердцевины, центральное положение занимает ксилема, окруженная цилиндром флоэмы. Риниофиты, высшие споровые на ранних этапах онтогенеза.

Далее происходит **скульптурирование и витализация**.

- **Актиностела** - стержень ксилемы из цилиндрического становится ребристым и приобретает форму звезды, окруженной цилиндром флоэмы. Плауновидные, псилофиты, ископаемые растения девонского периода.

Далее происходит **дезинтеграция** (разбиение на части) ксилемы

- **Плектостела** – ксилема разделяется на продольные тяжи, каждый тяж вокруг контактирует с флоэмой.

Для большинства растений характерны типы стел, которые связаны с процессом **медуляции**, т.е. появлении в центральном цилиндре сердцевины.

- **Эктофлойная сифонстела** – флоэма снаружи ксилемы, внутри ксилемы тяж паренхимы
- **Амфифлойная сифонстела** – внутри от ксилемы лежит внутренняя флоэма, а потом уже паренхима, т.е. ксилема окружена флоэмой с двух сторон.

Сифонстела характерны для папоротников имеющих удлиненные побеги. Для папоротников с укороченными побега будет характерна диктиостела.

- **Диктиостела** – сплошные листовые прорывы, по сути укороченная сифонстела. Центроксилемные проводящие пучки.
- **Полициклическая стела** – вложенные одна в другую сифонстелы (для утолщения стебля папоротника).
- **Артростела** - членистая сифонстела. Стела представлена совокупностью закрытых коллатеральных пучков. Через каждый узел проводящие пучки сдвигаются на 1 шаг, то вправо, то влево. Хвоши.

У семенных происходит дальнейшая дезинтеграция сифонстелы:

- **Эвстела** – обособленные проводящие пучки

- **Атактостела** – множество проводящих пучков, которые происходят от листовых пучков (однодольные).

## Лист

2 эволюционные линии возникновения побега из теломной организации:

- **Микрофилльная линия** - на осях теломов возникали поверхностные выросты (эмергенцы), которые стали листьями. Нет листовых лакун. Характерны для растений, имеющих протостелическое строение. **Энационные листья (микрофиллы)**. Плауновидные.
- **Синтеломная линия** - перевершинивание теломы, боковые оси либо срастались с друг другами, либо с основной осью – образовывались **синтеломные структуры**. Возникают листовые лакуны. **Синтеломные листья (макрофиллы)**.

Далее весь разговор будет идти о синтеломных листьях.

Листорасположение (**филлотаксис**) – определяется особенностями деятельности апикальной меристемы в момент заложения листовых бугорков. Время между заложениями бугорков – **пластохрон**. Измеряется в количестве поделившихся клеток.

Есть принципиально разные типы филлотаксиса:

- Супротивный филлотаксис – на 1 узле 2 листа
- Мутовчатый филлотаксис – на 1 узле заложена группа листовых зачатков (2 и более)

Угол дивергенции (расхождения) – по медианам через основания листьев одного узла. Если количество листьев в узле постоянно, то в пределах побега угол дивергенции будет одинаковым.

**Правило чередования кругов** - листья следующего узла закладываются между листьями предыдущего узла.

**При мутовчатом филлотаксисе** четко выражена радиальная симметрия побега. Если на узле всего 2 листа, то побег также будет сохранять радиальную симметрию, но будет называться **декуссатным**. Если симметрия сместилась, побег стал двусторонне симметричным, то его называют **биюгатным** (рис.26). Листья смещаются чтобы максимально эффективно использовать свет.

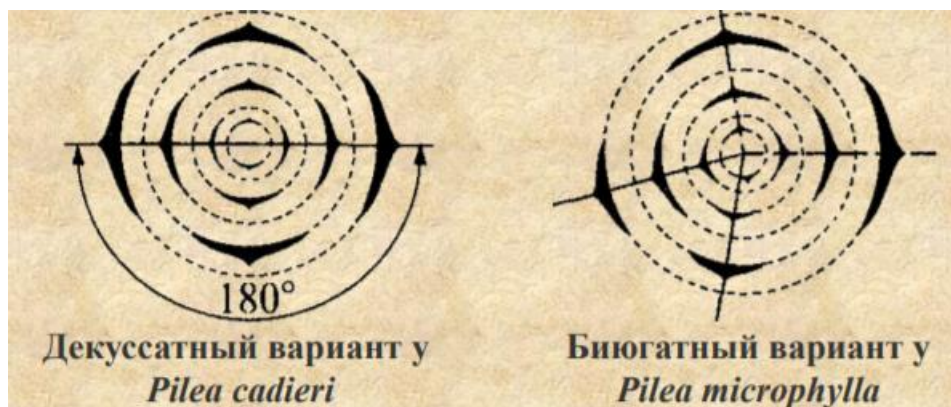


Рис. 26. Варианты супротивного филлотаксиса.

При **очередном филлотаксисе** имеет место **винтовая** (радиально-поступательная) симметрия побега. Очередно расположенные листья образуют основную генетическую спираль – **спиростиха**.

**Правило эквидистантности** - угол дивергенции между медианами листьев одинаковы.

**Ортостихи** – вертикальные ряды друг на другом. Расстояние между листьями в ортостихе зависит от угла дивергенции. Углы дивергенции образует ряды Фибоначчи.

При двурядном филлотаксисе имеет место **зеркально-поступательная** симметрия побега.

Идеальный угол дивергенции  $137^{\circ}30'28-29''$  – не будет ни одной ортостихи, в природе не встречается. К идеальному углу близка формула  $21/55$  (*Cnicus benedictus*).

**Формации листьев** ( по расположению и внешнему виду):

- **Катафиллы** (листья низовой формации) – чешуи, располагается в нижней части элементарного побега
- **Номофиллы** (листья срединной формации) – развитая листовая пластинка, располагаются по все длине элементарного побега
- **Гипсофиллы** (листья верховой формации) – развиваются в области генеративных побегов, чешуи, нет развитой листовой пластинки. Часто участвуют в привлечении опылителей.

Типичный лист срединный должен иметь **основание листа** и **листовую пластинку**. Подробнее рис. 27.



Рис. 27. Строение номофилла

У листа верховой и низовой формации есть только основание листа (часто разросшийся).

На ранних этапах онтогенеза лист растет апикально, затем переходит к маргинальному (краями) и интеркалярному. Интеркалярный рост листа обусловлен деятельностью пластинчатой меристемы, клетки которой делятся антиклинально. Её активность может приводить к стократному увеличению площади листа. Митотическая активность начинает ослабевать с апикальной области. Пластинка опережает в росте основную часть листа.

### Основание листа

Может разрастаться в трубчатую структуру – **влагалище**. Защищает интеркалярную меристему, характерно для злаков и зонтичных. У некоторых растений помогает плавать в воде (вздутые влагалища околосеменных злаков).

Основание листа может формировать толстую структуру – **ложный ствол** (банан).

У основания листа могут быть парные выросты – **прилистники**. Их наличие используется в систематике. Кроме того, прилистники могут прирастать к листу или выполнять защиту почки, срастаться вокруг стебля в трубку – **раструб** (гречишные).

### Черешок листа

- Сидячий лист – нет черешка

- Короткочерешковый – очень короткий черешок
- Длинночерешковый – длинный черешок

Низбегающий лист – нет черешка, пластинка листа прирастает к стеблю (чертополохи)

Пронзенный лист – два сидячих листа срастаются между собой.

### **Листовая пластинка**

**Простой лист** - 1 листовая пластинка и между ней и основанием нет особого сочленения. Опадение листа происходит образованием отдельного слоя между стеблем и основанием листа.

Форма верхушки листовой пластинки:

- Острая (быстро расширяется)
- Заостренная (медленно расширяется)
- Оттянутая (есть вытянутый хвостик, часто встречаются у растений нижних ярусов тропического леса)
- Округленная
- Тупая

Форма основания листовой пластинки:

- Срезанное
- Округлое
- Неравнобокое
- Ширококлиновидное
- Вырезанное
- Сердцевидное

Форма края листовой пластинки:

- Двойкопильчатый
- Пильчатый
- Городчатый
- Целый
- Реснитчатый

Жилкование листа:

- Открытое – 1-2 жилки делятся пополам, т.е. дихотомически ветвятся, ветви слепо заканчиваются в листе. **Дихотомическое ветвление**. Папоротники, примитивные голосеменные.
- Закрытое – между основными жилками есть *анастомозы* (перемычки), т.е. формируется сеть. Но все равно есть слепо заканчивающиеся жилки.
  - Пальчатое – нет 1 лидирующей жилки, есть несколько жилок 1 порядка
  - Перистое – есть главная жилка, от нее отходят жилки 2-го порядка, далее 3-его и т.д., а между ними анастомозы
  - Параллельное – есть жилки располагаются параллельно друг другу
  - Дуговое – похоже на параллельное, но лист широкий, жилки изогнутый

Пальчатое и перистое жилкование характерно для двудольных, а параллельное и дуговое для однодольных, но есть исключения.

## Лекция 12

Существует несколько шаблонных форм, при помощи которых можно описать форму листовой пластинки.

**Сложный лист** - 1 или несколько листовых пластинок и имеют особое сочленение с основанием, где и образуется отдельительный слой. *Листочек* – составная часть сложного листа.

Листочек имеет *черешочек*, затем особое сочленение и черешок. *Рахис* – общий черешок. Отделительная пластинка будет образовываться у основания листа и у основания листочка. Сочленения могут быть подвижными, у кислицы это защита от прямого солнечного света, у мимозы – от фитофагов.

Если листочков больше чем 3 и они располагаются веером – *пальчатосложный лист*. Если листочки располагаются рядами вдоль рахиса, то это *перистосложный лист*. Непарно перистосложный – есть терминальный листочек, парно перистосложный – нет терминального листочка.

Если есть рахисы 2-го и более порядка, то отдельительная пластинка будет образовываться у каждого рахиса и опадать они будут по очереди.

*Анизофиллия* – неравные (разные) листья срединной формации, различаются по размеру. Благодаря анизофиллии листья максимально эффективно используют свет - *листовая мозаика*.

*Гетерофиллия* – листья разные по строению. Например, листья могут развиваться в разных экологических условиях, как у стрелолиста (плавающие листья, подводные и надводные стреловидные). Также листья могут различаться на удлиненной и укороченной части побега.

### Анатомическое строение листа

Лист структура *бифациальная*, т.е. есть верхняя (*абоксиальная*) и нижняя (*адоксиальная*) сторона. Верхнюю сторону листа надежно можно определить только по строению проводящего пучка.

Эпидерма верхней и нижней стороны листа различаются. Эпидерма верхней стороны имеет более мощно развитую кутикулу, более толстая наружная тангентальная стенка, клетки более крупные. Под верхней эпидермой располагается столбчатый мезофилл(фотосинтез), под ним – губчатый мезофилл (газообмен, передача ассимилятов).

По типу передачи ассимилятов выделяют типы строения листа:

- **Апопластный** – симпластные домены мезофилла и флоэмы разобщены, транзит сахаров происходит через апопласт.
- **Симпластный** – между мезофиллом и флоэмой нет апопластного разобщения, поэтому осуществляется прямой транзит сахаров от мезофилла во флоэму.

Снаружи листа эпидерма, которая состоит из плотно сомкнутых клеток, а под ней – клетки с тонкими первичными стенками, выполняют роль «наполнителя». **Сендвичевая структура** – жесткие края конструкции и мягкий наполнитель. Благодаря этому лист выдерживает статические и динамические нагрузки. Однако кроме эпидермы, механическую функцию в пределах листа выполняют еще несколько элементов: ксилема и обкладка пучка, колленхима, армирующая проводящий пучок.

Анастомоза сеть мелких жилок делит лист на множество более или менее автономных **ареолей** – элементарных единиц мезофилла. В одной ареоле может происходить газообмен, в другой устьица могут быть закрыты, т.е. в плане транспирации и газообмена ареолы – автономные структуры. Благодаря этому повреждение одной части листа не ведет к отмиранию всей листовой пластинки.

**Бифациальный лист** – разное с двух сторон расположение хлорофилла и проводящих пучков.

**Эквифациальный лист** – верхняя и нижняя сторона листа не отличаются по расположению фотосинтезирующей ткани, но все еще отличаются по расположению проводящих пучков.

**Унифициальный лист** – исчезает верхняя сторона листовой пластинки, остается только нижняя, определяем по строению проводящих пучков: ксилема везде будет обращена во внутрь листа, флоэма везде наружу. Закладываются такие листья как бифациальные, но развитие получает только нижняя сторона листа.

Для растений засушливых местообитания может быть особое строение мезофилла, а также САМ-метаболизм. При таком типе метаболизма ночью открываются устьица, фиксируется  $\text{CO}_2$  и запасается в виде  $\text{C}_4$  кислот, а днем эти кислоты поступают на синтез сахаров, т.е. происходит разобщение процессов фотосинтеза во времени.

### **Формирование побеговых систем**

Происходит в результате ветвления. Существует 2 типа ветвления:

- **Верхушечное** – образование новых осей на конусе нарастания, до начала заложения листовых зачатков. Реализуется в форме **дихотомии**, 1 исходная ось дает начало 2-ум дочерним осям.

- **Изотомное ветвление** – каждые 2 оси более менее равны
- **Анизотомное ветвление** – 1 ось занимает лидирующее положение, а другая занимает подчиненное положение, становится как будто боковой (*Selaginella plana*)
- **Боковое** – образование новых осей происходит в пазушных почках, участвует латеральная меристема. Сохранение оси 1-го порядка, на которой закладываются оси следующих порядков. **Нарастание** – процесс увеличения длины осей.

**Дихоподий** – результат постоянных дихотомических ветвлений. Единственный способ нарастания у растений с верхушечным ветвлением (**дихоподидальное нарастание**).

При боковом ветвлении реализуются другие варианты нарастания осей:

- **Моноподидальное** – каждая из осей представляет собой 1 порядок ветвления. Продолжение роста за счет верхушечной почки соответствующей оси.
- **Симподидальное** – верхушка исчезает (абортируется), ближайшая к верхушке пазушная почка становится **псевдотерминальной**. Ось растет за счет оси следующего порядка, т.е. происходит многократное перевершинивание. Если листорасположение очередное, то перевершинивание будет происходить на 1 почку, если супротивное – то на 2 почки (сирень).

**Силлептический побег** – побег, развивающийся из пазушной почки без периода покоя и одновременно с продолжающимся ростом побега предыдущего порядка. Характерно для растений тропического климата.

**Пролептический (интерактивный) побег** - побег, развивающийся из пазушной почки с периодом покоя и после остановки или перерыва в росте побега предыдущего порядка. Характерно для растений сезонного климата.

## Соцветия

**Соцветие** – определенный способ цветения или закономерность цветорасположения (*C. Linnaeus, Philosophia botanica, 1751*).

**Соцветие** – часть побеговой системы растения, служащая для образования цветков и в связи с этим многообразно измененная (наше современное определение).

Классификация соцветий по положению в общей побеговой системе:

- **Терминальные** – верхушечное положение в побеговой системе

- **Латеральное** – верхушка всегда остается вегетативной, а соцветие занимает боковое положение в побеговой системе
- **Интеракалярное** – ежегодно встраиваются в общую побеговую систему после формирования цветков и отмирания плодов. Т.е. высохшие побеги остаются, а не опадают. Очень редкий вариант.

По характеру кроющих листьев в соцветии и их характер (формации):

- **Фрондозные** – соцветия в которых кроющие листья срединной формации
- **Брактеозные** – кроющие листья представлены гипсофиллами
- **Фрондулезные** – нижие кроющие листья – номофиллы, а верхние – гипсофиллы.
- **Эбрактеозные (голые)** – нет кроющих листьев. Встречается такой вариант редко, есть у некоторых зонтичных и крестоцветных

По характеру ветвления осей:

- **Простые** – оси соцветия по отношению к главной оси являются осями 2-го порядка и не выше.
- **Сложные** – оси соцветия являются осями более чем 2-го порядка.

По типу нарастания осей:

- **Цемозные** – соцветия нарастают симподиально.
- **Рацемозные (батрихические)** – соцветия нарастают моноподиально.

## Морфологические типы соцветий

Все простые соцветия всегда **кистевидные** и рацемозные. Из **кисти** (удлиненная главная ось, равновеликие цветоножки) можно вывести все другие типы соцветия.

### Простые соцветия:

- **Щиток** – удлинение цветоножек нижних цветов, цветки располагаются в одной плоскости
- **Зонтик** – редукция главной оси, цветки сохранили равновеликие цветоножки
- **Колос** – ось осталась удлиненная, цветоножки редуцировались или стали сидячими
- **Головка** – редуцировались не только цветоножки, но и длина самой оси
- **Корзинка** – ось расширилась в радиальном направлении и стала укороченной

**Сложные соцветия** бывают и моноподиально нарастающими и симподиально и симподиально-моноподиально нарастающие.

## Лекция 13

У сложных рацемозных соцветий базовым элементом будет кисть: **двойная кисть, двойной (сложный) зонтик, сложный колос, сложный початок метелка.**

У сложных цемозных соцветий ось будет выглядеть изломанной:

- **Монохазии** – перевершиниваются на 1 ось следующего порядка, по-другому ось называет **извилиной**. Другой вариант монохазия – **завиток** (улиткообразно закрученное соцветие).
- **Дихазий** – перевершинивание происходит на 2 оси следующего порядка.
- **Полихазий (плейохазий)** – перевершинивание происходит на мутовку осей (несколько осей) следующего порядка. Возникает при мутовчатом и псевдомутовчатом листорасположении.

Цемозно-рацемозные соцветия – **тирсы**, в них главная ось соцветия нарастает моноподиально, а боковые – симподиально. Чаще всего парциальные соцветия представлены монохазии, реже дихазии, совсем уж редко – полихазии.

**Антодии** – соцветие функционирует как 1 цветок.

### Метаморфозы побега

#### Связанные с запасующей функцией

**Столон** – однолетний побег с гипертрофическими междоузлиями, может развиваться как в почве (картофель, несут листья низинной формации), так и над почвой: **плеть** (несут листья срединной формации), **ус/флагелла** (несут листья низовой формации). Функции столонов: расселение, вегетативное размножение.

**Корневище** – многолетний подземный побег, по длине бывают удлинённые и укороченные. Функции: накопление питательных веществ, возобновление побега, расселение, вегетативное размножение. Корневище может нарастать симподиально (из верхушки формируется надземный побег) и моноподиально (из верхушечной почки формируется ось корневища). По происхождению: эпигеогенные и гипогеогенные, т.е. изначально закладываются надземно или подземно соответственно. Иногда гипогеогенное корневище формируется на поверхности почвы, например если тростник растет в плотной глинистой почве – задохнувшись корневище в почву просто не получилось.

**Каудекс (стеблекорень)** – вертикальное укороченное корневище, переходящее в базальной части в главный корень. От корневища отличается только наличием главного корня. Выполняет те же функции, что и корневище (кроме расселения). Многолетняя

структура. **Многоглавый каудекс** – если в базальной части произошло разветвление, **одноглавый** – нет ветвления.

**Луковица** – подземный побег (заглубляется контрактильными корнями или столонами). Луковица представляет собой укороченный сильно расширенный в радиальном направлении стебель - **донце**, на нем располагаются **чешуи** (видоизмененные листья, которые накапливают питательные вещества). Луковицы по длительности жизни: **многолетняя** (лилия), **двулетняя** (репчатый лук, чеснок), **однолетняя** (тюльпан).

По происхождению чешуй: **из листьев низовой формации** (лилия), **из листьев срединной формации**, т.е. влагалищ (репчатый лук), **смешанная**, т.е. есть листья и низовой и срединной формации (рябчик).

По способу нарастания: **моноподиальные**, **симподиальное** (нарастание луковицы за счет пазушной почки).

По степени развития пазушных типов: **простая** (пазушные почки плохо развиты, не заметны, репчатый лук), **сложная** (пазушные почки сильно развиты, чеснок).

По характеру кроющих чешуй: **туникатные** (каждая чешуя обхватывает луковицу более чем на половину окружности, часто срастаясь полностью), **полутуникатные** (каждая чешуя обхватывает луковицу более чем на 1/3, но менее чем на 1/2), **имбрикатные** (каждая чешуя обхватывает луковицу менее чем на 1/3, черепитчатая).

**Клубень** - накопление питательных веществ происходит в стебле, возникают разные типы утолщения клубня: за счет сердцевинной паренхимы, за счет кортикальной паренхимы, за счет паренхимы центрального цилиндра (ксилемы или флоэмы). Клубень по месту происхождения: **подземные** и **надземные**. По происхождению из частей побега: **гипокотильные** (у каждого индивидуума может быть только 1 клубень, который сохраняется в течение всей жизни растения, у такого клубня нет узлов и междоузлий; цикламен, молочай), **корневищные** (колоказия, лотос), **столоновые** (верхушка столона формирует клубень; картофель, стрелолист, седьмичник европейский), **из надземных побегов** (всегда несут листья срединной формации; капуста кольраби).

**Клубнелуковица** – клубень, который несет на поверхности сухие чешуи (остатки листьев). Крокус.

**Побеги суккулентных растений** – обильно развита запасаящая паренхима, которая еще и фотосинтезирует. Крупные вакуоли. В качестве органов накопления воды могут выступать: стебель (кактус) и листья (агава).

## **Метаморфозы выполняющие функцию прикрепления к опоре**

**Усики (цирусы)** – обеспечивает прикрепление к опоре. Могут возникать из листа: парно из прилистников (*Smilax*), из верхушки листа (*Flagillaria*), в усик превратился весь лист (*Vicia*). Усик также могут возникать из стебля (верхушки побега) ; виноград, тыква. Такой побег растет симподиально.

## **Защита от крупных фитофагов**

**Колючка** – может формироваться из целой листовой пластинки (барбарис), из прилистника (*Robinia*), из рахисов сложных листьев (*Astragalus microcephalus*), из края листовой пластинки (бодяг, чертополох), из почек (*Bambusa blumeana*), из пазушного побега.

## **Передача функции фотосинтеза от листовой пластинки другой части побега**

**Кладодий** – передача от листа стеблю. Уплощенный стебель с апикальной меристемой и неограниченным ростом.

**Филлокладий** – передача тоже стеблю, но этот побег имеет листовидную уплощенный форму и ограничен в росте; на нем есть листья и пазушные почки (*Phyllocladus*).

**Филлодий** - фотосинтезирующей частью становится черешок (*Acacia*).

**Обеспечение растению дополнительного минерального питания** в частности N, P, K.

**Мирмекотрофные метаморфозы (растения-муравейники)** – приманивают муравьев сахарами, а те приносят органику, которая разлагаясь удобряет почву. *Myrmecodia tuberosa* поселила муравьев в своем стебле, *Lecanopteris* селит в корневищах, *Dischidia* – в ЛИСТЬЯХ.

**Побеги насекомоядных растений:** ловчий капкан с чувствительными щетинками (венерина мухоловка), ловчий пузырек (пузырчатка), липкие листья (жирянки, росянки), кувшиночники (охотятся на муравьёв, мух, термитов), непентесы на Барнео питаются фекалиями тупай, а некоторые решили переваривать опад

## Лекция 14

### Вегетативное размножение растений

Классификация по причине:

- Естественное – в природе
- Искусственное – осуществляется человеком

Типы естественного вегетативного размножения: сегментация, партикуляция, вивипария (вегетативная гемморизогенная, вегетативная эмбриоидогенная).

**Сегментация** – образование отпрысков из почек на столонах, корневищах, корнях, после укоренения отделяются от материнской особи и переходит к самостоятельному существованию. **Сарментация** - сегментация при помощи столонов (молодило) или придаточных почек на корнях.

**Партикуляция** – продольное расчленение растения, преимущественно его надземных органов (каудекса, вертикального корневища, главного корня, стеблекорневых клубней) на **партикулы** (структурные модули или их системы, перешедшие к автономному существованию). Выделяют 3 типа партикуляции:

- **Нормальная партикуляция** – происходит в результате специфического расположения механических тканей в теле растения, происходит в тех местах, где их нет и является обязательным событием в онтогенезе.
- **Травматическая партикуляция** – происходит при внешних воздействиях биотической и абиотической (оползни в горах) природы.
- **Синильная партикуляция** (старческий распад) – финальная стадия онтогенеза, когда растения разваливается на части, которые еще какое-то время могут существовать отдельно.

В первых двух типах происходит омоложение популяции, в третьем – нет.

**Вивипария** – живорождение, подразумевает возникновение почек, которые отделяются от растения и начинают развиваться. Единицей размножения (диаспорой) является почка. Кроме покрытосеменных вивипария описана для печеночников, который образуют выводковые тельца. 2 типа вивипарии:

- **Вегетативная гемморизогенная** – формируется почка, на которой затем формируется придаточный корень. Возможно несколько вариантов формирования почек: *неметаморфизированная пазушная почка, выводковая луковичка, клубенок стеблевого происхождения, клубенок корневого происхождения*.

- **Вегетативная эмбриоидогенная** – процесс формирования соматических зародышей, в теле растения формируются структуры, сходные с зародышем. Может происходить как внутри семян, так и на вегетативном теле (каланхоэ).

Выводковые почки могут формироваться на соцветиях, различных частях листа и стебля.

Искусственное вегетативное размножение:

- **Деление «куста»** - человек проводит травматическую партикуляцию (травянистые многолетники, редко небольшие кусты).
- **Черенкование** – от растения отделяется часть побеговой системы без корней (часть побега или лист). Так размножают только растения, у которых хорошо развита регенерация. Кустарники часто размножают черенкованием методом отводков: сначала стимулируют формирование придаточных корней на побеги, а затем отделяют от материнского растения.
- **Прививка** – часть побега приживляют к таксономически близкому растению и он приживается за счет деятельно травматической меристемы (образовывает **каллусную ткань**) и объединении проводящих пучков **подвоя** (растения на которое прививают) и **привоя** (растения которое прививают).
- **Микроклональное размножение** - из куска недифференцированной меристемы (чаще всего наращивают из зародыша семени) получают каллусную ткань и при помощи фитогормонов происходит дифференциация меристема и формируется молодое растение. Самое рентабельное и популярное для размножения редких растений.

### Понятие о жизненных формах и экологических группах растений

Первым жизненные формы начал изучать Гумбольдт (1769-1856).

Классификация Гумбольдта (сейчас имеет скорее историческое значение, нежели научное):

- Форма пальм – одноствольное дерево с розеткой листьев наверху
- Форма бананов – крупная тропическая трава с цельными листьями
- Форма древовидных папоротников – 10-15 метров, огромные листья 3-5 м длиной
- Форма алое – однодольные, со своеобразным типом периферического утолщения за счет апикальной меристемы
- Форма ароидных – крупные травы
- Форма иглолистных – имеют хвоинки или игольчатые листья
- Форма орхидей – эпифитные орхидеи на деревьях

- Форма мимозовых – бобовые с зонтиковидной формой кроны (растения саванн)
- Форма мальвовых – толстоствольные деревья
- Форма виноградной лозы – древесные лианы с мощным вторичным утолщением
- Форма лилий – однодольные с линейными мечевидными листьями и крупными пахучими цветами
- Форма кактусов
- Форма казуарин – и деревья казуарины и хвощи
- Форма злаков и осок – растения с травянистыми стеблями и линейными мелкими листьями
- Форма мхов – и мхи и печеночники
- Форма листовидных лишайников
- Форма шляпочных грибов

В конце 19 века немецкие ботаники пришли к выводу, что в процессе онтогенеза могут меняться жизненные формы растения, а растения на одной стадии онтогенеза, растения, растущие в разных условиях могут иметь также разную жизненную форму. Появилось понятие об экологии как о таковой.

**Жизненная форма растения** – облик растения, которые возникает в онтогенезе и выражается в совокупности основных приспособлений к условиям среды. Меняется и в онтогенезе и в зависимости от условий среды.

Биологическая классификация жизненных форм растений К. Раункиера (по положению почек возобновления:

- **Фанерофиты** – почки располагаются высоко над поверхностью почвы и зимой не защищены снежным покровом (деревья, кустарники).
- **Хамефиты** – почки возобновления расположены не высоко (15-30 см) и закрываются снегом.
- **Гемикриптофиты** – располагают почки на почве, иногда в верхних горизонтах почвы, часто защищены опадом.
- **Криптофиты** – почки скрыты или в глубине почвы (**геофиты**), или в торфе и грунте водоемов (**гелофиты**), или в толще воды (**гидрофиты**).
- **Терофиты** – однолетники, целиком отмирающие к концу вегетационного сезона, все неблагоприятные условия переносят в состоянии семян.

Эколого-морфологическая классификация жизненных форм растений И.Г. Серебрякова:

**Отдел А - Древесные растения** – жизненные формы, у которых есть многолетние надземные зимующие оси. Типы:

- I тип **Деревья** – имеют хорошо выраженный главный ствол (реже несколько стволов), который сохраняется в течение всей жизни растения.
- II тип **Кустарники** – имеют множество сменяющих друг друга стволиков высотой от 1 м, срок жизни которых ограничен и варьирует от 2 до 40-60 лет.
- III тип **Кустарнички** - низкорослые, высотой до 20-50 см, древесные растения, наземные побеги которых формируют многочисленные сравнительно недолговечные (живут до 5-10 лет) кустики, связанные под землей длинными корневищами.

## Отдел В - Полудревесные растения

- IV тип **Полукустарники и Полукустарнички** – надземная ось сохраняется целиком, нижняя часть многолетняя, верхняя отрастает каждый год заново. Полукустарник имеет длину одревесневающей оси не менее 20 см, полукустарничек – одревеснение происходит на высоту до 10 см.

## Отдел С - Наземные травы – сухопутные растения, нет надземных многолетних осей:

- V тип **Поликарпические травы** – многолетники, плодоносят многократно и в течении жизни (банан)
- VI тип **Монокарпические травы** - однолетники, двулетники, мало- или многолетники, которые плодоносят однажды в жизни, затем оно погибает, смерть запрограммирована.

## Отдел D – Водные травы – травы по берегам водоемов и частично погруженные в воду.

- VII тип **Плавающие и подводные травы** – плавают на поверхности воды или ведут погруженный в воду образ жизни (ряски).

**Архитектурная модель** – видимое выражение генетической программы развития, проявляющееся во взаимном расположении модулей в пределах общей конструкции взрослого растения. Данная концепция используется только для тропических деревьев.

## Экологические группы растений

Реакции растений на аутэкологические факторы среды: освещенность, водный режим, температура, эдафический и т.д.

## По отношению к температуре:

1. **Мегатермные** – обитают в диапазоне 20-30°C. Предельно низкая температура выживания - +5°C. Растения экваториальный тропиков (какао, папайя, бегонии).

2. **Мезотермные** – в начале вегетационного периода выдерживают многократные переходы через 0°C. В середине вегетационного периода морозостойкость снижается. Умеренный климатический пояс.
3. **Микротермы** – существуют при температуре, близкой к 0°C. Арктические тундры.

#### По отношению к воде:

1. **Ксерофиты** – растения аридных местообитаний, т.е. испарение преобладает над осадками. Единственная доступная вода – грунтовые воды. Среди ксерофитов выделяют группы:
  - **Склерофиты** - редукция транспирирующей поверхности, лигнификация всех клеток, в побегах обильно развиты механические ткани, фотосинтезирует тонкий слой паренхимы под эпидермой.
  - **Суккуленты** – густой клеточный сок, крупная вакуоль, САМ-метаболизм.
  - **Деревья-цистерны** – похожи на деревья, запасают воду в паренхиме и лубо-древесинных лучах (баобаб).
2. **Мезофиты** – растения гумидных местообитаний, т.е. умеренное влагообеспечение.
3. **Гигрофиты** – растения повышенной влажности воздуха. Тропические леса, в умеренной зоне – кислица
4. **Гидрофиты**- жизнь растения связана с водой
  - **Аэрогидатофиты** – растения погружены в воду, но имеют плавающие на поверхности воды органы.
  - **Гидатофиты** – растения которые полностью погружены в воду (*Ceratophyllum demersum*), мощное развитие аэренхимы и редукция эпидермы и ксилемы.
  - **Реофиты** – растения в быстротекущих водоемах, стараются сократить сопротивление потоку воды. *Aponogeton* - листья перфорированные.
5. **Гелофиты** – растения, обитающие по берегам в переувлажненных условиях, корневая система оказывается под водой (*Thalia*)

#### Наличие доступных элементов минерального питания (ЭМП)

1. **Эвтрофы (эутрофы)** – растения на богатых ЭМП субстратах. Часто могут быть использованы в качестве индикаторов богатства почвы.
2. **Мезотрофы** – растения средних по богатству ЭМП почв.
3. **Олиготрофы** – на бедных ЭМП субстратах, всегда имеют дополнительные адаптации: микориза, симбиотические пузырьки, кластерные корни, хищничество, паразитизм.

## Лекция 15

### По гранулометрическому составу:

1. **Галофиты** – обитают на субстратах, насыщенными водорастворимыми солями (NaCl, KCl). Такие растения способны отнимать воду у насыщенных растворов солей. Растения избавляются от избытка солей разными способами:
  - **Криптогалофиты (солевывделяющие)** – выделяют соль через соляные железки.
  - **Эвгалофиты (соленакпливающие)** – излишки солей переносят в старые части побега и растения их сбрасывают.
2. **Гипсофиты** – на субстратах, насыщенных сульфатом кальция (гипс). Такие субстраты называют **сульфатным солончаком**.
3. **Петрофиты (литофиты)** – каменистые субстраты (осыпи, обнажения породы).
4. **Кальцефиты** – на субстратах насыщенных карбонатом кальция. Растения имеют специальные железки, которые выделяют карбонаты на поверхность растения.
5. **Псаммофиты** – растения песчаных субстратов. Песчаные чехлы вокруг корня – адаптация пустынных растений к подвижности пустынного субстрата.
6. **Оксилофиты** – на кислых почвах (3,5-4,5 pH), обитатели верховых болот. Кислая вода очень плохо поглощается корнями, поэтому у растений появляются признаки ксерофильности.
7. **Эпифиты** – используют в качестве субстрата другие растения. **Эпифиллы** – поселяются на листьях растения (часто это мхи и печеночники).

### По отношению к свету:

1. **Гелиофиты** – светолюбивые. Луга, степи, пустыни
2. **Умброфиты (сциофиты, скиофиты)** – не выдерживают высокой освещенности. При избыточном освещении проявляют признаки угнетения и не вступают в генеративную фазу. Некоторые тропические сциофиты могут складывать свои листья, чтобы уменьшить освещенность.

### Тип питания:

1. **Автотрофы** – синтезируют органику сами при помощи энергии солнечного света, из внешней среды получают только ЭМП.
2. **Миксотрофы** – смешанный тип питания
  - **Хищники** – от животных получают не сколько органику, сколько ЭМП, обитают на олиготрофных субстратах.
  - **Полупаразиты** – фотосинтез осуществляют сами, но все продукты ксилемного транспорта и фитогормоны получают от растения-хозяина.
3. **Гетеротрофы** – все необходимые вещества получают из других организмов
  - **Паразиты** – одно растения получают все необходимые вещества от другого растения (рафлезия)
  - **Микосимбиотрофы** – растения получают всю органику и ЭМП от грибов.

## Растительный покров

**Растительный покров** – территориальная совокупность особей растений. Растительный покров можно рассматривать с двух позиций:

1. Разнообразие сообществ, т.е. как растения взаимодействуют между собой
2. Разнообразие таксонов

**Растительность** - территориальная совокупность растительных сообществ (ельники, боры, луга и т.д.).

*Взгляд на растительное сообщество как на дискретную единицу* – между сообществами есть четкая граница, можно построить иерархию сообществ в зависимости от широтного фактора. Группа сообществ – **синтаксоны**.

*Взгляд на растительность как на постоянное изменение группировок растений*, т.е. границы между сообществами нет, классифицировать их нельзя.

Есть вариант, что у растительных сообществ есть постоянное **ядро**, а между ними переходная зона – **эктон**. Граница растительности будет тем резче, чем сильнее различают по жизненной форме **растения-эдификаторы** и экологические факторы на территории.

**Растительное сообщество** – встречающееся в природе более или менее постоянное сочетание видов растений, находящихся в экологическом равновесии между собой и окружающей средой.

**Экологическое равновесие обуславливается:**

1. Межвидовой конкуренцией, причем конкурентоспособность отдельных видов зависит от их морфолого-физиологических особенностей и условий среды.
2. Экологическая зависимость одних видов от других. **Эдификаторы** (средообразователи) и **ассектаторы** (подчиняющиеся виды).
3. Присутствием комплементарных видов, дополняющих друг друга во времени (разные растения имеют разную фенологию) и пространстве (ярусность и мозаичность).

Сообщества и растительность зависят от абиотических условий среды и от положения над уровнем моря.

**Растительная зона** – объединение **плакорных** сообществ, обладающих эдификаторами, относящимися к одной жизненной форме.

**Плакор** – наименее измененный деятельностью человека равнинный участок умеренной приподнятости и дренированности, с суглинистыми почвами. Объединение плакорных сообществ будет считаться **зональными**. Но сейчас такие сообщества

сложно найти, т.к. все зональные сообщества были сведены человеком (пример с дубравами).

Видно, что климатические зоны не всегда совпадают с зонами растительности. Климат южного полушария более мягкий (из-за большей площади океана), там нет такой зоны как тайги, тундра. На территории Евразии главные горные цепи вытянуты в широтном направлении, на территории США – в радиальном, что вносит различия в перенос воздушных масс. Из-за протяженности Евразии на востоке континента возрастает континентальность климата.

### Типы зональности:

- Широтная зональность
- Высотная зональность – проявляется в горах. Представлена высотными поясами, которые зависят от положения гор в широтной системе и от высоты гор. 6000 м – верхняя граница существования активной жизни, зона постоянно отрицательных температур, 5500 м – предел существования фотосинтеза. Чем дальше от экватора, тем меньше эта граница.

**Экстразональная растительность** – растительность, которая встречается за пределами своей зоны в подходящих ей местообитаниях.

**Азональная растительность** – не образует своей зоны, встречается в других растительных зонах в качестве вкраплений.

**Интразональная растительность** – встречаются в нескольких соседних растительных зонах. Например, сообщества галофитов на солончаках, а солончаки встречаются и в степных зонах и в пустынях.

**Синантропная растительность** – вторичные типы растительности или созданные человеком сообщества. Самый распространенный тип растительности на данный момент. Типы:

1. **Пасквальная** – формируется в результате пастбищной деградации растительных сообществ (выпас, сенокосы).
2. **Рудеральная** – формируется в результате техногенных нарушений (вырубки, трубы, теплотрассы).
3. **Сегетальная** – возникает на пашнях, сообщества сорняков.

### Классификация растительности

Базовой единицей таксономии – **ассоциация**.

**Ассоциация** – растительное сообщество определенного видового состава с единообразными условиями местообитания и единообразной физиономией.

## Иерархические единицы:

Тип растительности



Класс формаций



Группа формаций



Формация



Группа ассоциаций



Ассоциация

## Типы растительности:

1. **Lignosa** – древесный тип растительности. Эдификаторы – деревья, кустарники, кустарнички
2. **Herbosa** – травяной тип растительности
3. **Deserta** – пустынный тип растительности, сильно разреженное сообщество
4. **Errantia** – блуждающий тип растительности, которые ведут неприкрепленный образ жизни (манниковые лишайники, фитопланктон).

Позже были добавлены:

5. **Eubryosa** – преобладают зеленые мхи
6. **Lychenosa** – преобладают лишайники

Возможна или классификация по доминантам или флористическая классификация.

**Флора** – территориальная совокупность видов растений. Одна из ее главных характеристик – **богатство**, т.е. количество видов. Зависит от нескольких параметров:

1. Размер территории – чем больше, тем видов больше, но зависимость нелинейная.
2. Разнообразие условий среды – чем разнообразнее, тем больше богатство
3. Геологическая история местности – если не было катастрофических геологических событий, то флора будет богаче. Например, флора регионов, где не было ледников богаче флоры тех мест, где он был.

Таксономический подход: объединять виды в рода и семейства.

**Элемент флоры** – группа видов, выделенная по какому-либо признаку.

**Таксономическая структура флоры** – была досконально изучена еще 60 лет назад. В тропических регионах много семейств, но в них мало видов, в умеренных регионах семейств мало, но содержат много видов.

**Биоморфологическая структура флоры** – распределение видов по жизненным формам. В пустынных флорах преобладают террофиты, в тропиках – фанерофиты.

**Географическая структура флоры** - основана на том, что каждый вид имеет свой ареал. *Ареал вида* – часть географического пространства, в которой этот вид присутствует и взаимодействует с окружающей средой продолжительное время. *Географический элемент флоры* - группы видов со сходными в общих чертах ареалами.

Классически выделяют 8 релятивных географических элементов: восточный, северный, западный, южный, северо-восточный, северо-западную, юго-западную и юго-восточную. Но ничего сравнить в этом случае нельзя, т.к. один вид может оказаться для разных флор разным географическими элементами.

**Система Вальтера** для средней Европы

*Центральный географический элемент* – виды, обитающие в центре ареала. В Европе – Живучка, Бук скальный, Плющ обыкновенный.

*Бореальный географический элемент* – Плаун годичный, Линнея северная, Осина.

*Арктический географический элемент* – центр приходит на арктическую зону, но они заходят в центр Европы (высокогорья, низинные болота).

*Средиземноморский географический элемент* – проникает с юга. Кизил, Самшит вечнозеленый.

*Атлантический географический элемент* – оптимум на теплом атлантическом побережье. Восковник, падуб обыкновенный.

*Южно-сибирский географический элемент* – проникают с востока на запад. Земляника зеленая, Лилия саранка, Любка двулистная.

**Эндемы** – таксоны (виды, роды, семейства), встречающиеся только в некоторой определенной области и не произрастающие нигде более. Т.е. их ареал распространения не выходит за пределы зоны.

**Палеоэндемы** - современные ареалы это результат их вымирания на прежнем ареале.

**Неоэндемы** – недавно возникшие виды, которые скорее всего еще просто не успели расселиться.

**Адвентики** – занесенные человеком сознательно или несознательно виды растений. Самая опасная категория – **инвазивные виды** (борщевик).

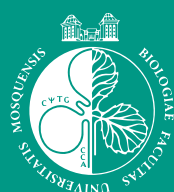
По времени заноса эндемики делят на: **археофиты** (виды заноса до 16 века) и **кенофиты** (занос после 16 века).

По способу иммиграции: **эргазиофиты** (то что убежало от человека) и **кенофиты** (то что человек и не думал привезти, т.е. случайно).

По степени натурализации:

1. **Эфимерофиты** - появляются в местах заноса, но не закрепляются и исчезают
2. **Коллонофиты** - закрепляются в местах заноса и далее никуда не расселяются
3. **Эпекофиты** - расселяются, но не проникают в естественные местообитания, а живут по нарушенным местообитаниям (например, обочинам дорог)
4. **Агриофиты** – внедрились в естественные сообщества, вытесняя аборигенные виды. Многие островные сообщества оказались сильно трансформированными в результате внедрения агриофитов.

**Флорогенетический элемент** – группа видов, имеющих общее (в географическом смысле) происхождение.



БИОЛОГИЧЕСКИЙ  
ФАКУЛЬТЕТ  
МГУ ИМЕНИ  
М.В. ЛОМОНОСОВА



*teach-in*  
ЛЕКЦИИ УЧЕНЫХ МГУ

