

МИНИСТЕРСТВО СЕЛЬСКОГО ХОЗЯЙСТВА
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ
Федеральное государственное бюджетное образовательное
учреждение высшего образования
Казанский государственный аграрный университет

Кафедра лесоводства и лесных культур

Ботаника (часть I)

Учебное пособие

Казань 2020 г.

УДК 581.412 Печатается по решению методического совета
ББК 28.56 Казанского ГАУ от 16.01.20 протокол №3

Мухаметшина А.Р., Шайхразиев Ш.Ш., Петрова Г.А.,
Гафиятов Р.Х. Учебное пособие. / Казань: Казанский ГАУ,
2020.- 96 с.

Рецензенты:

Кандидат биологических наук, доцент кафедры
таксации и экономики лесной отрасли Казанского
государственного аграрного университета Р.З. Гибадуллин

Пособие предназначено для бакалавров по
направлениям подготовки 35.03.01-Лесное дело и 35.03.10 -
Ландшафтная архитектура. Может быть использовано при
освоении базовой дисциплины «Ботаника (часть I)».

УДК 581.412
ББК 28.56

ISBN 978-5-6040633-1-6

© Мухаметшина А.Р., Шайхразиев Ш.Ш., Петрова Г.А.,
Гафиятов Р.Х.

© Казанский государственный аграрный университет.
2020 г.

Оглавление	стр.
Введение	4
Глава 1. Растительная клетка	5
1.1. Отличия клеток растений и животных	5
1.2. Система цитоплазмы	16
1.3. Система ядра	32
1.4. Производные протопласта	44
Глава 2. Ткани растений	66
2.1 Образовательные ткани, или меристемы	67
2.2 Покровные ткани	68
2.3 Основные ткани	75
2.4 Механические ткани	77
2.5 Проводящие ткани	83
2.6. Выделительные ткани	90
Литература	94

Введение

С каждым годом в нашей стране растет потребность в древесине. В связи с этим перед работниками лесного хозяйства стоит задача не только рационально использовать, но и приумножать, а также преобразовывать лесные богатства. Решение этой задачи возможно на основе всестороннего изучения и в первую очередь закономерностей и особенностей строения и развития растений.

Ботаника наука о растениях. Задача ее всестороннее изучение растений: их строения, жизненных функций, распространения, происхождения, эволюции.

Бакалавры лесного дела должны знать особенности систематики, анатомии, морфологии, лесных растений; закономерности онтогенеза и экологии представителей основных таксонов лесных и декоративных растений. Уметь в полевых условиях использовать методы наблюдения, описания, идентификации, классификации объектов лесных и урбоэкосистем различного иерархического уровня.

Данное учебное пособие содержит два раздела ботаники: цитология (растительная клетка) и ткани растений.

ГЛАВА I. РАСТИТЕЛЬНАЯ КЛЕТКА

1.1. Отличия клеток растений и животных

Особенности строения растительной клетки определяют отличие растений от животных. Во-первых, эти особенности связаны со способом питания растительной клетки. Животным для жизнедеятельности нужны готовые органические вещества, которые расщепляются клетками животных, превращаясь затем в их собственные органические вещества. Такой способ питания называется гетеротрофным. В зависимости от того, что является источником органических веществ, гетеротрофы подразделяются на паразитов и сапрофитов, первые используют органические вещества животных организмов, вторые-мертвых животных и растений.

Растения не нуждаются для питания в готовых органических веществах, они создают органические вещества своего тела из неорганических веществ, используя при этом солнечную энергию благодаря своей зеленой окраске. Такой способ питания называется автотрофным, а растения - фотосинтезирующими автотрофами, поскольку существует группа живых организмов (бактерии), которые являясь автотрофами, используют для синтеза органических веществ не свет, а энергию, получаемую при расщеплении

неорганических веществ окружающей среды, поэтому называются соответственно хемосинтезирующими автотрофами, естественно, они не имеют зеленой окраски.

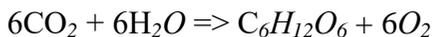
В растениях фотосинтез органических веществ происходит благодаря наличию в клетках, конкретно, в их особых органоидах - хлоропластах, зеленого вещества-пигмента хлорофилла. Дело в том, что солнечная энергия, приходящая из Космоса, падает на все тела, находящиеся на Земле, но если неживые объекты (реки, моря, горы и т.д.), а также живые существа нашей планеты, лишённые зеленой окраски, включая человека, отражают солнечный свет, лишь частично используя его на нагревание, то хлорофилл, являясь оптически активным веществом поглощает солнечную энергию, превращая ее в энергию особого химического соединения АТФ (аденозинтрифосфат) т.е. переводит квант солнечной энергией в ее новую форму - химическую. В дальнейшем АТФ отдает свою энергию на синтез органического вещества из диоксида углерода, поглощаемого растениями из воздуха, и воды с ионами минеральных веществ, поглощаемых из почвы. Таким образом, солнечная энергия переходит в энергию синтезируемых органических веществ и в виде этих веществ окончательно остается на Земле, не возвращаясь в Космос. Поэтому зеленое растение

можно назвать похитителями солнечной энергией, своего рода Прометеями.

Синтезированные за счет солнечной энергией органические вещества не только обеспечивают жизнедеятельность зеленых растений, но будут также использоваться для питания другими живыми существами нашей планеты - гетеротрофами.

Условиями этого исключительного процесса, названного фотосинтезом, кроме солнечного света, хлорофилла, углекислого газа и воды, являются минеральные вещества, поглощаемые из почвы растениями в ионном виде вместе с водой. Они нужны, прежде всего, для синтеза хлорофилла и АТФ, непосредственно участвующих в фотосинтезе.

Дело в том, что при фотосинтезе в основном синтезируются углевод глюкоза, что отражено в уравнении реакции фотосинтеза



Тело растений включает не только этот углевод, но огромное разнообразие органических веществ. Это аминокислоты, белки, в том числе сложные белки-ферменты, являющиеся катализаторами всех химических процессов в растениях, нуклеиновые кислоты - носители наследственной информации, жиры, входящие в состав мембран клеток и т.д.

Эти вещества кроме химических элементов углерода, водорода, кислорода, включенных в органические вещества при фотосинтезе, содержат азот, фосфор, а также магний, цинк, медь и т.д. Также растительной клетке нужны натрий и калий для поддержания жизнедеятельности, как многие другие элементы таблицы Менделеева.

Глюкоза, созданная при фотосинтезе, является лишь исходным материалом для синтеза остальных органических веществ при условии успешного минерального питания растения.

Исключительная роль зеленых растений на нашей планете благодаря фотосинтезу заключается не только в том, что они обеспечивают пищей остальные живые существа, но также в том, что кислород, выделяемый при фотосинтезе, обусловил сам факт его появления в атмосфере Земли, а, следовательно, обуславливает существование организмов, использующих при дыхании кислород, включая человека.

Отличительной чертой растительной клетки по сравнению с животной после способа питания, является наличие клеточной стенки. Клеточная стенка состоит из полимерного сахара клетчатки (целлюлозы), включающей остатки глюкозы, соединенные в длинную цепочку, т.е. это вещество имеет нитчатое (волоконистое) строение. Волокна клетчатки, переплетаясь между собой, образуют подобие

упругой сетки, что обеспечивает упругость клеточной стенки. Через ячейки этой сетки в клетку может проникнуть любое вещество, молекула которого меньше диаметра ячейки. Таким образом, клеточная стенка не является тем барьером клетки, который ограждает ее от проникновения из окружающей среды вредных для жизнедеятельности веществ. Клеточная стенка является гибким каркасом, защищающим клетку, прежде всего от механических воздействий, что важно при неподвижном образе жизни растений по сравнению с животными. Клеточная стенка также принимает участие в процессе регулирования поступления воды в клетку, оказывая благодаря своей упругости давление на содержимое клетки и при насыщении ее водой и уменьшая тем самым потенциал клетки в этом процессе.

Под клеточной стенкой в клетке растений находится ее живое тело, верхний слой которого - это полупроницаемая пленка - мембрана.

Животная клетка не окружена клеточной стенкой, она фактически начинается с мембраны. Мембраны присущи как растительным так животным клеткам, в этом различия между ними нет. В отличие от клеточной стенки мембрана у растений является тем обязательным компонентом всех клеток, который при постоянном воздействии окружающей среды на живой организм оберегает его от разрушающего

влияния последней, как это происходит в природе с неживыми физическими телами. Напротив, контакт с окружающей средой не разрушает живой организм, является главным условием его существования. Мембраны - это тот барьер, который регулирует взаимоотношения организма с окружающей средой, как источник жизни, позволяя, с одной стороны, избирательно проникать в клетку нужным для жизнедеятельности веществам, с другой стороны, не пропуская ненужные и вредные. Гибель мембран означает гибель клетки и всего живого организма.

Особенностью растительной клетки является также наличие в ней *вакуоли*, заполненной жидкостью - клеточным соком. В клеточном соке накапливаются отбросы жизнедеятельности клетки, которые называют конечными продуктами метаболизма, или обмена веществ. Животные клетки не накапливают их в себе, выводя наружу, в окружающую среду.

Роль вакуоли в жизни растительной клетки, однако, не ограничивается накоплениями отбросов, так как она одновременно является накопительным резервуаром запасных питательных веществ в *растворенном виде*. Вакуоль также благодаря концентрации веществ в клеточном соке определяет потенциал клетки в поглощении воды из почвы.

Протопласт. Все части растительной клетки (рис. 1) можно условно разделить на две группы: живые и не живые.

Как живые, так и неживые части создаются самой клеткой в результате ее жизнедеятельности, но живые части продолжают активно участвовать в обменных процессах в то время как неживые части, окончательно сформированные, в них не участвуют. Однако, в случае, например, голодания клетки их вещества включаются в обмен веществ, поэтому деление на живые и не живые части клетки в некоторой степени является условным. Живые части клетки объединяются в общее понятие протопласт - живое тело клетки.

Отдельные части протопласта, выполняющие различные функции принято называть органоидами (органеллами).

Большинство органоидов окружено мембранами и представляют собой отдельные, обособленные благодаря мембранам, участки некогда однородного живого тела клетки, выполнявшего все функции. Возникновение органоидов обеспечивает, как всякая специализация, более четкое распределение функций в живом теле клетки и более надежное обеспечение всех сторон обменных процессов.

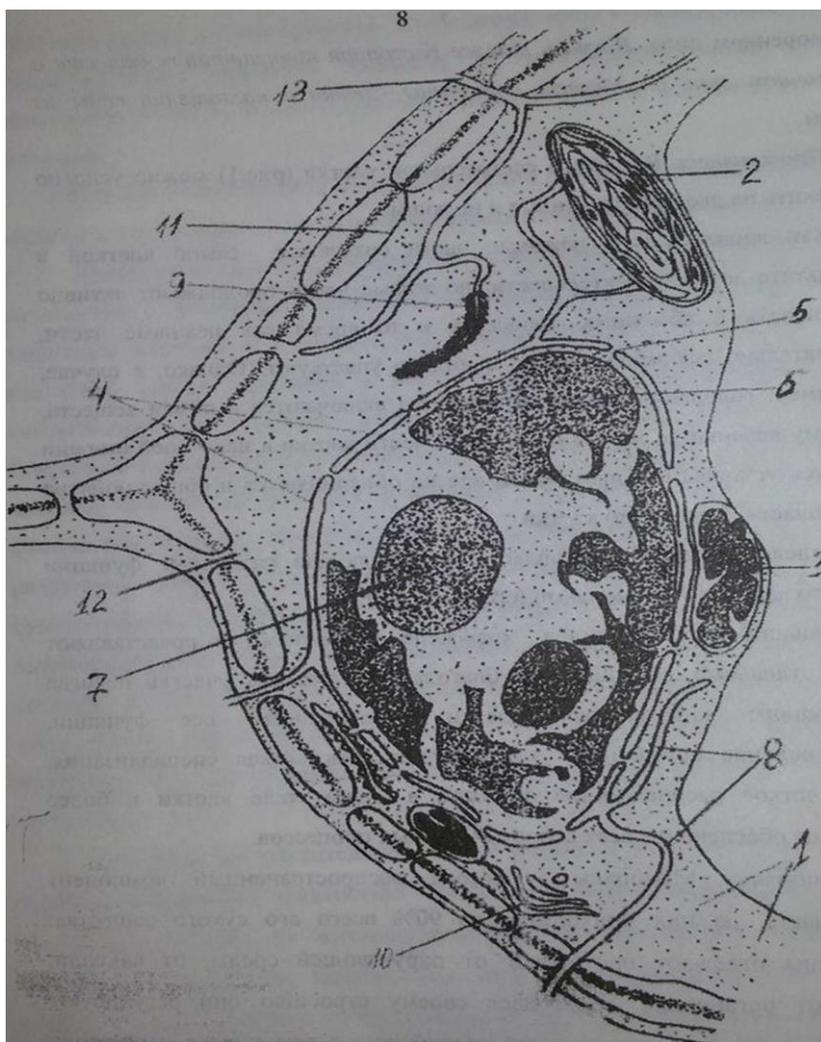


Рис. 1. Растительная клетка. 1- гиалоплазма, 2- хлоропласт, 3- митохондрия, 4- ядерная оболочка, 5- пора в ядерной оболочке, 6- хромагин, 7- ядрышко, 8- гладкая ЭПС, 9- шероховатая ЭГПС с рибосомами. 10- аппарат Гольджи, 11 - стенка клетки, 12 - пора в стенке клетки, 13 - плазмодесма.

Мембраны. Мембраны - самый распространенный компонент протопласта, на них приходится до 90% всего его сухого вещества.

Мембраны отделяют протопласт от окружающей среды, от вакуоли, окружают органоиды. Благодаря своему строению они регулируют отношения клетки с окружающей средой, также регулируют отношения между органоидами в протопласте, обеспечивают относительную обособленность биохимических процессов в органоидах.

Строение мембран видно только в электронном микроскопе. *Мембрана* состоит из четырех молекулярных слоев, двух внутренних липидных (жировых) и двух наружных (белковых), расположенных выше и ниже жировых слоев. Мембрана обладает полупроницаемостью, т.е. свободно пропускает через себя только одну «половину», составную часть раствора растворитель, в данном случае - это вода, как в почвенном растворе, так и - в клетке. Поступление воды в клетку, высокое содержание ее в протопласте является необходимым условием жизни, т.к. все обменные процессы протекают только в водной среде, что эволюционно связано с возникновением жизни в воде. Мембрана не препятствует поступлению воды в клетку, оно зависит от концентрации растворов в клетке и среде, т.к. происходит по закону диффузии, свободному перемещению в сторону меньшей

концентрации. Взаимодействуют два раствора, а именно - окружающей среды и внутри клетки, вода будет перемещаться в сторону своей меньшей концентрации. Молекулярное строение мембраны обеспечивает свободное прохождение через нее воды благодаря наружным белковым слоям, имеющим сродство с водой. Через жировые слои мембран вода проходит благодаря внедрению в них отдельных белковых молекул, это так называемое гидрофильные поры мембран.

Поступление в клетку через мембрану второй составляющей части раствора - неорганических веществ, находящихся в воде в диссоциированном ионном состоянии, осуществляется через мембрану под контролем протопласта и определяется потребностями клетки в том или ином элементе питания. Здесь не действует закон диффузии, свободного перемещения в сторону меньшей концентрации. Часто движение ионов в клетку происходит в сторону большей концентрации, т.е. против градиента концентрации. Прохождение растворенных в воде веществ через мембрану происходит при тесном взаимодействии, с одной стороны, наружной мембраны протопласта и окружающей среды, с другой стороны, между наружной мембраной и протопластом. Например, чтобы извне поступил ион калия в клетку, из протопласта на мембрану поступает, такой же

одновалентный, как и калий, ион натрия (адсорбция иона на мембрану), затем происходит обмен иона натрия мембраны на ионы калия в почвенном растворе с последующем выбросом иона калия с мембраны в протопласт (десорбция иона с мембраны). Таким образом, прохождение ионов минеральных веществ через мембрану носит избирательный характер, т. е. управляется клеткой через наружную мембрану в зависимости от потребности в том или ином веществе.

В протопласте имеются органоиды с мембранами, поскольку мембрана хорошо организованная структура, их называют структурными, или мембранными органоидами. Они подразделяются на одно- и двумембранные в зависимости от того, сколькими мембранами отделены от протопласта. Однако, наряду с этими органоидами в протопласте имеется также органоиды, которые лишены мембран, их называют соответственно бесструктурными, или безмембранными. Они, безусловно, существуют под защитой мембран протопласта.

Протопласт со всеми входящими в него органоидами, как структурными, так и бесструктурными, подразделяют на две части: система цитоплазмы и система ядра.

Вопросы для самопроверки:

1. Какой способ питания у растений? Чем отличается

данный способ питания от животных?

2. Дайте определение процессу фотосинтеза?
3. Перечислите основные отличительные черты растительной клетки от животной?
4. На какие части можно разделить все части протопласта?
5. Мембраны. Опишите строение и функции мембраны.
6. Как поступает вода в растительную клетку?
7. Как поступают минеральные вещества в растительную клетку?
8. Перечислите основные компоненты растительной клетки?

1.2. Система цитоплазмы

Система цитоплазмы состоит из бесструктурных (безмембранных) органоидов: гиалоплазма, рибосомы, микротрубочки.

Структурных одномембранных органоидов: плазмалемма, тонопласт, эндоплазматическая сеть (ЭПС), аппарат Гольджи, сферосомы, лизосомы, микротела.

Структурных двумембранных органоидов: пластиды, митохондрии.

В составе всех органоидов клетки, как системы

цитоплазмы, так и ядра, обязательным веществом являются белки. Они составляют их основу, фактически управляют обменными процессами, т.е. определяют законы, по которым живет клетка, поэтому называются конституционными.

Конституционные белки относятся к сложным белкам — протеидам. Это белки ядра мембран, гиалоплазмы, стромы органоидов.

Молекула сложного белка состоит из аминокислот и какой либо небелковой группы, это может быть ДНК и РНК, липид, углевод, витамин и т.д.

Бесструктурные (безмембранные органоиды).

Гиалоплазма - это самый большой органоид клетки и среда обитания всех остальных органоидов системы цитоплазмы, а так же - ядра.

Гиалоплазма состоит на 75-85% из воды, 10-20% белка, 2-3% липидов (жиров), 1% неорганических веществ.

Гиалоплазма - это особая среда клетки, представляющая собой коллоидную систему с большой степенью обводненности, т.е. гидрозоль, который может переходить при снижении количества воды в загустившее состояние - гель, например в семенах.

Коллоидная система цитоплазмы состоит из дисперсионной среды (вода) и дисперсной фазы коллоидных частиц, представляющих собой крупные, т.е. макромолекулы

белка с большим молекулярным весом. Эти частицы имеют электрический заряд одного знака, поэтому отталкиваются друг от друга. Однако коллоидная система отличается от истинных растворов, состоящих из веществ, диссоциированных в воде на ионы, неустойчивостью под воздействием внешних факторов. В природе под влиянием высоких температур (42-60° С), особенно в сочетании с дефицитом влаги, или низких температур происходит гибель денатурация белка, коллоидные частицы теряют свой заряд склеиваются и выпадают в осадок. Данный процесс называется свертыванием белка - коагуляция.

Функции гиалоплазмы: среда обитания, как самый большой органоид, для других органоидов; осуществление передвижения органических веществ, что обеспечивает согласованную работу всех органоидов протопласта; участие в организации межклеточных связей, так как в состав плазмодесм - тяжей, проходящих через поры стенок клеток.

Рибосомы также бесструктурный органоид, состоящий из равного количества белка и рибосомной РНК. Рибосомы находятся в гиалоплазме, также на поверхности ядра и эндоплазматической сети, внутри митохондрий и хлоропластов. Формируются новые рибосомы с участием ядра, точнее - его ядрышка (нуклеиновая кислота рибосомы) и гиалоплазмы (белковая часть рибосомы). Они могут

располагаться в гиалоплазме поодиночке (моносомы) или образуют цепочки (полисомы).

Функция рибосом - синтез белка, т.е. сборка белковой молекулы из аминокислот, находящихся в гиалоплазме. Поскольку белок основа жизнедеятельности клетки, рибосомы обязательно присутствуют в каждой живой клетке.

Микротрубочки - бесструктурный органоид, располагающийся в гиалоплазме вблизи наружной мембраны-плазмалеммы в связи с тем, что принимает участие в построении структуры целлюлозы клеточной стенки.

Как гиалоплазма, рибосомы, так и микротрубочки обязательный органоид любой растительной клетки

Одномембранные органоиды.

Плазмалемма, находящаяся под клеточной стенкой, т.е. пограничная мембрана, регулирует обмен веществ клетки с окружающей средой. Это самая толстая мембрана, которая также участвует в формировании мембран эндоплазматической сети и синтезе целлюлозы клеточной стенки.

Тонoplast более тонкая мембрана, окружающая вакуоль и регулирующая связь протопласта с этой неживой частью клетки. Тонoplast не пропускает ядовитые для протопласта конечные продукты обменных процессов. Однако, в зависимости от потребностей клетки, под

действием биологических катализаторов - ферментов через тонопласт запасные питательные вещества из вакуоли поступают в протопласт и наоборот.

Эндоплазматическая сеть (ЭПС) находится в гиалоплазме, пронизывая всю ее толщину между плазмалеммой и тонопластом, которую принято называть мезоплазмой (рис.2.).

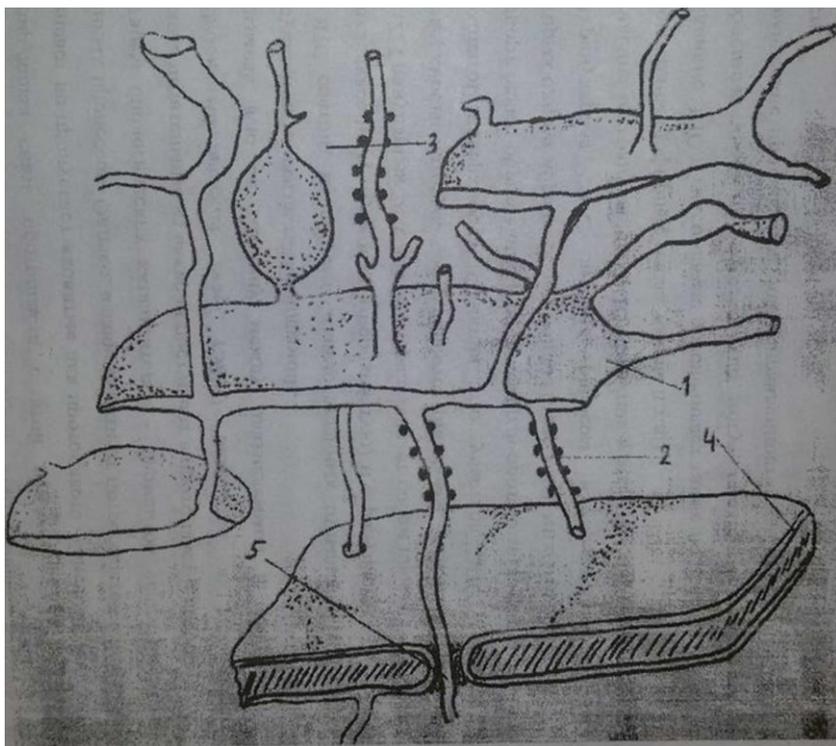


Рис 2. Эндоплазматическая сеть. 1 - Цистерна гладкой ЭПС, 2 - канал шероховатой ЭПС, 3 -гиалоплазма, 4 - стенка клетки, 5 - плазмодесма, проходящая через стенку клетки.

ЭПС состоит из системы взаимосвязанных пузырьков и цистерн, подразделяясь на гранулярную (шероховатую) и агранулярную (гладкую)

Гранулярная ЭПС обычно представляет собой плоские цистерны, на поверхности которых прикрепляются рибосомы, отсюда впечатление шероховатой поверхности. Функция этих участков ЭПС - синтез и транспорт белка, образование и рост мембран протопласта, формирование некоторых одномембранных органоидов (лизосомы, микротела).

Агранулярная ЭПС лишена рибосом и представляет собой ответвление от гранулярной ЭПС. Функция этих участков синтез жиров, их производных (эфирные масла, смолы и т.д.).

Наличие ЭПС в гиалоплазме обеспечивает также подразделение ее на обособленные участки - отсеки, где могут проходить одновременно биохимические процессы разной направленности, как синтез или распад веществ.

Все остальные органоиды имеют одинаковый принцип строения. Белково - липидное тело - строма (матрикс) окружено одной или двумя мембранами.

Отличаются органоиды в связи с различными функциями содержанием разных ферментов, катализирующих процессы обмена веществ (метаболизма),

т.е. синтеза (ассимиляции) или распада (диссимиляции).

Сферосомы формируются гранулярной ЭПС. Содержат ферменты синтеза жира, потому вскоре превращаются в капли запасного жира, что сопровождается разрушением ограничивающей их мембраны. Естественно капли жира, как и сформировавшие их сферосомы, находятся в гиалоплазме.

Лизосомы формируются либо гранулярной ЭПС, либо аппаратом Гольджи. Содержат ферменты расщепления нежелательных веществ, в случае их проникновения в клетку, так и содержащихся в клетке веществ и органоидов. Именно лизосомы уничтожают органоиды в случае формирования тканей из мертвых клеток, которым не нужен протопласт для выполнения их функции (некоторые механические, покровные и проводящие ткани). Сам процесс расщепления веществ в лизосомах, протекающий под действием гидролитических ферментов (гидролиз) с участием воды, называется лизисом, отсюда название этих органоидов

Аппарат Гольджи (диктиосомы) у низших растений (водорослей) формируется ЭПС, у высших растений, в том числе у цветковых, формируется путем самовоспроизведения. Состоит аппарат Гольджи из блюдцевидных цистерн, расположенных параллельно друг другу, и пузырьков Гольджи. На одном конце цистерн происходит образование пузырьков, на другом конце цистерн

образуются новые цистерны.

В аппарате Гольджи содержатся ферменты синтеза пектина, коллоидного полисахарида в состоянии геля, т.е. достаточно густого, кроме того в этом органоиде содержится много других ферментов и образуются такие вещества, как липопротеиды, комплексы полисахаридов и белков и т.д.

Пузырьки Гольджи, отделяясь от цистерн, поднимаются к наружной мембране - плазмалемме, при контакте с которой их мембрана встраивается в мембрану плазмолеммы, а содержимое в виде пектина изливается за плазмалемму, чтобы принять участие в построении клеточной стенки, а также межклеточных пластинок, соединяющих клетки в единый многоклеточный организм.

Аппарат Гольджи формирует также лизосомы и участвует в формировании вакуолей.

Микротела формируются гранулярной ЭПС и содержат ферменты окислительно-восстановительных процессов, осуществляя запасные, второстепенные дыхательные пути помимо митохондрий.

Двумембранные органоиды. В отличие от безмембранных и одномембранных органоидов, видимых только в электронный микроскоп, двумембранные митохондрии и пластиды видны в обычный световой микроскоп.

Пластиды имеют белково - липидную строму, окруженную двумя мембранами. В зависимости от присутствия в них разных естественно окрашенных веществ - пигментов они подразделяются на хлоропласты, хромопласты и лейкопласты.

Хлоропласты - пластиды зеленого цвета из-за содержащегося в них зеленого пигмента хлорофилла, органического вещества, включающего атомы азота, водорода, кислорода – $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg$ (хлорофилл «А»), $C_{55}H_{70}O_6N_4Mg$ (хлорофилл «Б»). У высших растений хлорофилл образуется только на свету, при его отсутствии они теряют зеленую окраску (этиолированные растения), но этот процесс обратимый, т.е. на свету они вновь зеленеют. Иногда, даже на свету, растения не образуют хлорофилл, особенно на щелочных, известковых почвах, вследствие возникновения в минеральном питании растений недостатка железа, как катализатора синтеза хлорофилла. Это явление получило название хлороза. Кроме хлорофилла в хлоропластах содержится пигменты оранжевого и желтого цвета – каротиноиды, высокомолекулярные углеводороды. Каротин – $C_{40}H_{56}$ - оранжевого цвета и лимонно-желтый ксантофилл - $C_{40}H_{56}O_2$.

В строме хлоропластов также содержится ДНК, АТФ и рибосомы (Рис 3). Это обеспечивает им относительную

независимость от ядра в производстве белка собственного тела, что в свою очередь дает возможность образования новых хлоропластов путем деления, независимо от деления самой клетки. Хлоропласты образуются первоначально из бесцветных пропластид, связанных ядром, далее размножаются делением или возникают из лейкопластов по мере накопления в них пигментов. У высших растений хлоропласты имеют форму двояковыпуклой линзы.

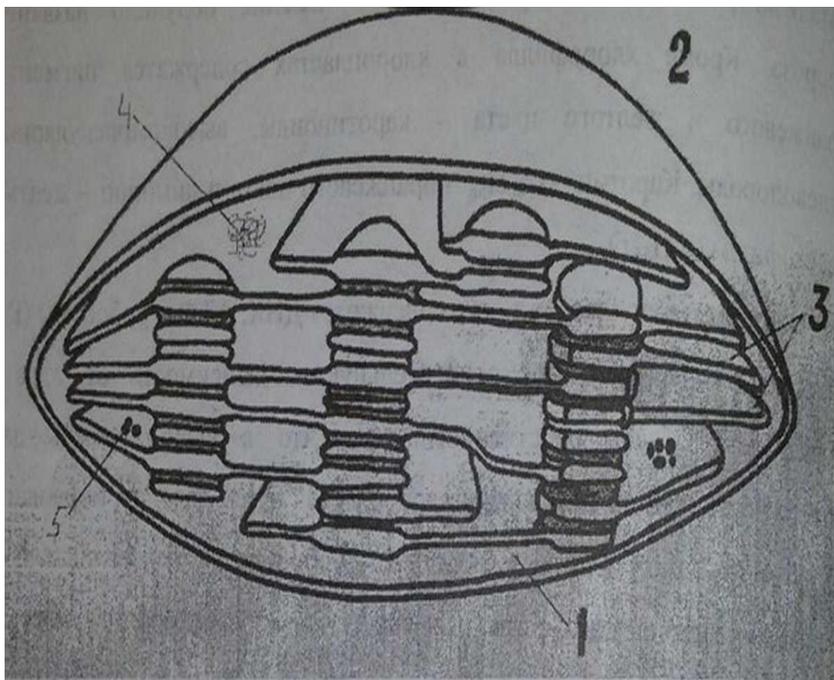


Рис 3. Универсальная субмикроскопическая структура хлоропласта. 1- строма, 2 - ламеллы гран, 3 - ламеллы стромы, 4 - ДНК, 5 - рибосомы.

Находятся хлоропласты в клетках листьев и зеленых стеблей растений. Клетки корня, а также внутренних тканей стебля их лишены. Функция хлоропластов - фотосинтез. Солнечная энергия с помощью хлорофилла превращается в химическую форму энергии в молекуле АТФ. Этот процесс получил название фотосинтетического фосфорилирования. Затем энергия АТФ используется на синтез органического вещества - глюкозы, которая здесь же в хлоропластах полимеризуется, теряя воду, в молекулы первичного (ассимиляционного) крахмала - $(C_6 H_{10} O_5)_n$. Это необходимо для уменьшения концентрации глюкозы в хлоропластах в период ее интенсивного образования, тем самым обеспечивается непрерывность фотосинтеза, что было бы невозможно при перенасыщении хлоропластов глюкозой. Затем в хлоропластах происходит осахаривание крахмала, образуемая при этом глюкоза выходит из хлоропластов, чтобы затем транспортироваться во все органы растений.

Для увеличения активной поверхности фотосинтеза путем эволюции была выработана складчатость внутренней мембраны. Складки – выросты мембраны называются ламеллами (тилакоидами) и представляют собой двумембранные пластинки. Они бывают двоякого рода: длинные, идущие через всю строму (матрикс) хлоропласта – ламелла стромы, на них образуются дополнительные

короткие выросты, расположенные плотной стопкой (гармошкой) друг над другом - ламеллы гран (рис. 3). Именно в ламеллах гран концентрируется пигмент. Естественно в большем количестве, чем это было бы возможно на гладкой мембране без выростов. При этом в жировом слое каждой из двух мембран ламеллы находятся каротиноиды, а хлорофилл располагается между наружным слоем белка и жировым слоем с каротиноидами. Ламеллы гран, насыщенные хлорофиллом, видны внутри хлоропласта в виде хлорофилловых зерен

Лейкопласты бесцветные пластиды. Отличаются от хлоропластов, как и пропластиды, слаборазвитой системой внутренних мембран.

Находятся лейкопласты преимущественно в клетках внутренних тканей, выполняющих запасную функцию, в стеблях, корнях, корневищах, семенах, плодах и т.д.

В зависимости от того, какие запасные вещества лейкопласты накапливают, они подразделяются на аминопласты, образующие зерна вторичного (запасного) крахмала; протеинопласты, образующие белковые (протеиновые) зерна запасного белка; элайопласты, накапливающие липиды и образующие жировые капли. Белковые, крахмальные зерна и жировые капли находятся, как и лейкопласты в гиалоплазме, образуя неживые

(запасные) включения.

Хромопласты - пластиды красного, оранжевого, лимонно-желтого цвета, что зависит от соотношения содержания в них каротиноидов каротина и ксантофилла. Если преобладает каротин – оранжево-красные, если содержится преимущественно ксантофилл – желтые. Хромопласты не способны к фотосинтезу и в отличие от хлоропластов не имеют развитой системы внутренних мембран. Накопление каротиноидов в хромопластах не связано с мембранами, т.к. будучи жирорастворимыми пигментами, они накапливаются в строме этих пластид чаще всего в виде окрашенных жировых капель (глобул) или в виде кристаллов и нитей – трубочек (фибрилл).

Содержатся хромопласты, прежде всего в клетках плодов, яркая окраска которых способствует привлечению птиц и животных, что способствует распространению семян растений. Кроме этой опосредственной роли в жизни растений, хромопласты участвуют непосредственно в синтезе витаминов, что характерно только для клеток растений, а также – в синтезе различных пигментов.

Хлоропласты в отсутствии света превращаются в лейкопласты, уменьшается система мембран, разрушается старый и не синтезируется новый хлорофилл. Осенью в хлоропластах клеток листьев происходит не уменьшение, а

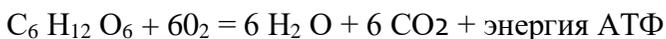
разрушение всей системы внутренних мембран, разрушается хлорофилл, но количество каротиноидов не уменьшается, т.к. они накапливаются в жировых каплях, не связанных с мембранами. Происходит необратимое превращение хлоропластов в хромопласты, что объясняет осеннюю окраску листьев. Лейкопласты, увеличивая систему внутренних мембран и накапливая хлорофилл, превращаются в хлоропласты. Это происходит в клубнях картофеля на свету, в головке корнеплода моркови, при формировании проростка и зародыша семени, когда он выходит на поверхность почвы и т.д. Лейкопласты также могут превращаться в хромопласты при накоплении в стромах каротиноидов, например, в корне моркови.

Только хромопласты, очевидно из-за крайней степени разрушения внутренних мембран, не способны превращаться в другие пластиды. Поэтому их считают конечным этапом превращения пластид или их деградацией.

Митохондрии - двумембранные органоиды, как и хлоропласты, с которыми имеют много общего (Рис 4). Прежде всего - это образование выростов внутренней мембраны, но в виде небольших извилистых трубочек. Кроме того в стромах митохондрии, как и хлоропластов, находятся ДНК, АТФ и рибосомы, поэтому они также обладают определенной степенью независимости от ядра в синтезе

собственного белка. Поэтому формируются новые митохондрии от прежних митохондрий путем перетяжек или почкования, т.е. самовоспроизведением. Митохондрии - органоиды дыхания клетки, где с участием кислорода воздуха происходит окисление органических веществ до диоксида углерода и воды с выделением энергии, аккумулирующейся в молекулах АТФ, состоящей из рибозы, аденина и трех молекул фосфорной кислоты. Поэтому процесс образования АТФ, характерный для хлоропластов и митохондрий, получает в митохондриях название окислительного фосфорилирования в отличие от фотосинтетического фосфорилирования в хлоропластах. Окислительное фосфорилирование происходит на выростах внутренней мембраны, т.е. на многократно увеличенной активной поверхности.

При дыхании разрушаются органические вещества, созданные при фотосинтезе, это прямо противоположные процессы. Уравнение реакции дыхания (слева - направо) и фотосинтез (справа налево)



Дыхание было бы бессмысленным разрушением органических веществ, созданных при фотосинтезе, если бы освобождающаяся при этом энергия в виде АТФ, не

использовалась в дальнейшем клеткой для синтеза всего огромного разнообразия веществ, из которых состоит клетка, включая белки, жиры, ДНК и т.д., т.к. при фотосинтезе образуются преимущественно углеводы в виде моносахарида глюкозы. Молекулы АТФ не являются единственными накопителями энергии. К макроэнергетическим соединениям, богатым энергией, относятся АДФ (аденозиндифосфат) и АМФ (аденозинмонофосфат), но с уменьшением количества остатков фосфорной кислоты уменьшается количество содержащейся в них энергии.

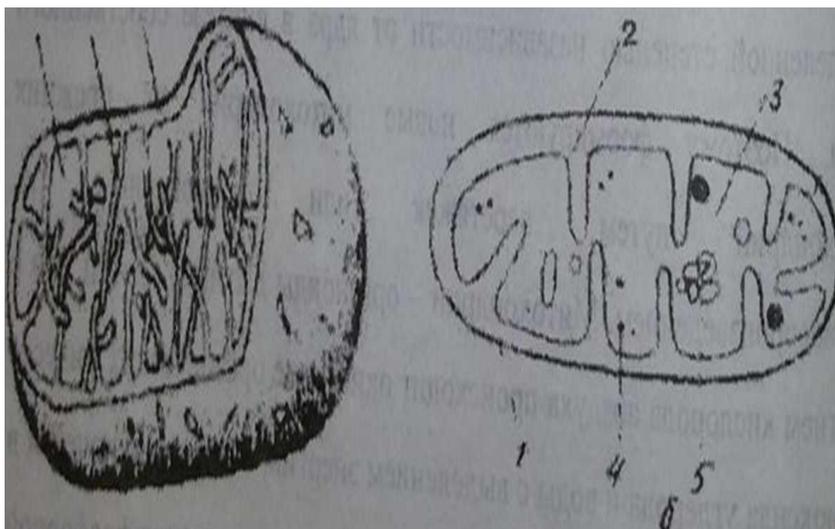


Рис. 4. Схема строения митохондрий: а – в объемном изображении; б – на срезе; 1 – наружная мембрана; 2 – внутренняя мембрана с кристами в виде трубочек; 3 – матрикс; 4 – рибосома; 5 – ДНК.

Вопросы для самоконтроля:

1. Перечислите одномембранные органоиды растительной клетки?
2. Назовите бесструктурные органоиды растительной клетки?
3. Какие органоиды растительной клетки относятся к двумембранным?
4. Охарактеризуйте структуру и функции митохондрий?
5. Охарактеризуйте структуру и функции рибосом?
6. Какие виды пластид вы знаете?
7. В чем заключается роль хлоропластов?
8. Как образуются пластиды?
9. В чем заключается роль лейкопластов?
10. Как образуется Аппарат Гольджи?

1.3 Система ядра

Ядро находится в гиалоплазме, как и остальные органоиды, но в связи с его особенной значимостью в протопласте выделяется в отдельную систему. Ядро является местонахождением наследственной информации в виде ДНК благодаря чему управляет не только синтезом белка через информационную РНК, но также обменом веществ в клетке контролирует остальные органоиды протопласта. Ядро поэтому присутствует в каждой живой клетке, определяя

особенности её строения, как и всего многоклеточного организма в целом.

Ядра образуются только путем деления ядер, что происходит при формировании новых клеток.

Ядро имеет двумембранную оболочку, как пластиды и митохондрии. Ядро тесно связано с ЭПС, т.к. её мембраны могут превращаться в мембраны оболочки ядра и наоборот. Ядро также участвует в образовании рибосом и пластид через образование им пропластид.

Система ядра в протопласте - это просто ядро со всеми его структурными элементами, т.о. понятия «система ядра» и «структура ядра» являются равнозначными.

Структура ядра — состоит из двумембранной оболочки, бесструктурной кариолимфы, в которой находится хроматин и одно- несколько ядрышек. Как митохондрии и пластиды ядра видны в световой микроскоп.

Кариолимфа - самая большая часть ядра, которая, как и гиалоплазма в цитоплазме, представляет собой коллоидную систему, но более вязкую из-за высокого содержания белков как простых, так и сложных.

Хроматин ядра - это сложный белок - нуклеопротеид, состоящий из ДНК и простого белка (протеина), содержащего только аминокислоты.

Кроме ядерной ДНК в составе хроматина, ДНК есть

также в митохондриях и хлоропластах, но в ядре сосредоточено основное количество этого вещества (90 %), что и определяет его роль в жизни клетки.

В покоящемся ядре хроматин представляет собой тончайшие нити ДНК, скрученные в сильно растянутую спираль, что видно только в электронный микроскоп. В световой микроскоп покоящихся ядер хроматин виден в виде мелких зернышек.

В делящемся ядре происходит уплотнение - укорачивание спирали ДНК в хроматине (спирализация) и он становится отчетливо виден в световой микроскоп в виде хромосом. После завершения деления ядра спираль ДНК в хроматине удлиняется (деспирализация) и он вновь становится не виден в световой микроскоп. Таким образом, хромосомы - одно из состояний хроматина ядра, видимое при делении ядра в обычный микроскоп. Понятие «хроматин» и «хромосомы» идентичные.

Распределение белка и ДНК в хроматине особенно хорошо видно при делении ядра. ДНК находится внутри белкового матрикса.

Носителем наследственной информации в хроматине является ДНК- полинуклеотид, строение молекулы которого позволяет закодировать все огромное разнообразие признаков организма. Те же внешние признаки, информации о которых

нет в ДНК, не являются наследственными, т.е. передающимися из поколения в поколение.

В состав молекулы ДНК входит три компонента: моносахарид дезоксирибоза, т.е. рибоза, лишенная кислорода, остаток фосфорной кислоты и азотистые основания (аденин, тимин, гуанин, цитозин). Название моно вещества - дезоксирибонуклиновая кислота (ДНК). Из этих компонентов образуется четыре нуклеотида в спирали ДНК, различающиеся только азотистыми основаниями. Нуклеотиды соединены в длинную цепочку, многократно повторяясь, тем самым образуют полимерную спираль ДНК. Две спирали ДНК соединены в одну молекулу азотистыми основаниями, при этом нуклеотид с аденином в одной спирали соединен с нуклеотидом, содержащим тимин, в другой спирали; нуклеотид с гуанином с нуклеотидом, содержащим цитозин. Последовательность нуклеотидов в молекуле ДНК специфична для каждого вида организмов, именно это позволяет кодировать синтез белка, а через нее все признаки организма. Однако, каждая из аминокислот, входящих в состав белка, закодирована не одним нуклеотидом, а тремя нуклеотидами — триплетом, или - несколькими триплетами. Это и есть генетический код, определяющий последовательность соединения аминокислот в молекуле

белка, т.е. специфичность белка.

Для каждого вида характерно строго определенное число хромосом, которые отличаются друг от друга по форме и величине. Эти особенности хромосом остаются постоянными, как и число хромосом, в хромосомном наборе вида, т.е. в кариотипе.

Молекула ДНК распадается на две одинарные спирали, каждая спираль строит вторую спираль, присоединяя свободные нуклеотиды по принципу химического сродства (аденин - к тимину, цитозин - к гуанину). Так из одной молекулы формируются две молекулы, состоящая каждая вновь из двух спиралей, т.е. ДНК способна к самоудвоению редупликации. По этому же принципу хромосомная ДНК синтезирует РНК, представляющую собой одинарную цепочку, в состав которой вместо дезоксирибозы входит рибоза и азотистое основание урацил вместо тимина. Поэтому название этого полинуклеотида рибонуклеиновая кислота (РНК).

Ядрышки - не имеют мембраны, погружены в кариолимфу. Ядрышек в ядре может быть от одного до нескольких. Белка в них мало, основным веществом является РНК. В делящемся ядре ядрышки исчезают, чтобы сформироваться во вновь образованных ядрах после завершения деления. В их формировании принимают участие

особые хромосомы со спутниками. Сами ядрышки принимают участие в формировании РНК рибосом.

Ядерная оболочка - состоит из двух мембран, наружная мембрана связана с каналами ЭПС, поверхность ее покрыта рибосомами. Особенностью ядерной оболочки является наличие в ней пор, которые обеспечивают тесную связь гиалоплазмы и ядра.

Деление ядра - кариокинез.

На Земле существует различные формы жизни. Есть организмы, не имеющие клеточного строения (вирусы), есть организмы, состоящие из клеток, но не имеющие ядра (бактерии), но большинство организмов клеточного строения имеют в клетках ядра, хотя уровень их организации может быть разным: одноклеточным, колониальным и многоклеточным. Независимо от количества клеток все организмы должны воспроизводить свои клетки. Это осуществляется путем деления клеток, которое протекает в два этапа. Первый этап - деление ядра (кариокинез), второй этап деление исходной материнской клетки на две дочерние (цитокинез), т.е. сначала происходит деление ядра, а затем - остального протопласта и образование клеточной стенки.

Различают следующие типы кариокинеза: амитоз, митоз и мейоз.

Амитоз происходит обычно в старых клетках. В этом случае ядро делится перетяжками или почкованием. За делением ядра, как правило, не следует цитокнез, поэтому в результате амитоза образуются многоядерные клетки. Главное - амитоз происходит без структурных преобразований ядра и не обеспечивает равномерного распределения ДНК между дочерними ядрами.

Митоз - соматическое деление ядра так, как с помощью этого деления происходит рост растения, увеличение биомассы его тела – сомы.

Любой организм при половом размножении начинает свое развитие с одной клетки зиготы, которая возникает в результате полового процесса, т.е. слияния мужских и женских половых клеток (гамет). Основное свойство зиготы высших растений - способность к делению, в результате которого формируется зародыш, затем проросток и взрослое растение, продолжающее увеличивать свою биомассу.

Митоз происходит со структурными изменениями ядра в четыре фазы: профазы, метафазы, анафазы, телофазы (Рис 5).

Профаза характеризуется исчезновением ядерной оболочки, поэтому кариолимфа напрямую контактирует с гиалоплазмой. Исчезают ядрышки, нити ДНК начинают спирализоваться, укорачиваться и становятся заметны в световой микроскоп как клубок нитей, хромосомы ещё

неотличимы друг от друга. Начинается формирование нитей ахроматинового веретена, состоящих из сократительного белка.

Метафаза характеризуется максимальным укорачиванием спирали ДНК и становится видна в световой микроскоп в виде хромосом, расположенных в экваториальной плоскости клетки в виде пластинки. Именно в метафазе определяется кариотип растения, зарисовывается их число, величина и форма. Хромосомы в метафазе подразделены на две половинки — хроматиды, параллельные друг другу. В метафазе окончательно формируется ахроматиновое веретено, нити которого тянутся от одного полюса клетки до другого. Нити веретена прикрепляются к хромосомам в районе первичной перетяжки (центромера), делящей хромосомы на два плеча. Расположение перетяжки в разных хромосомах разное, поэтому каждой хромосоме характерно индивидуальное соотношение плеч, определяющее форму хромосом. У некоторых хромосом имеется вторичная перетяжка, отделяющая от хромосомы небольшой фрагмент - спутник.

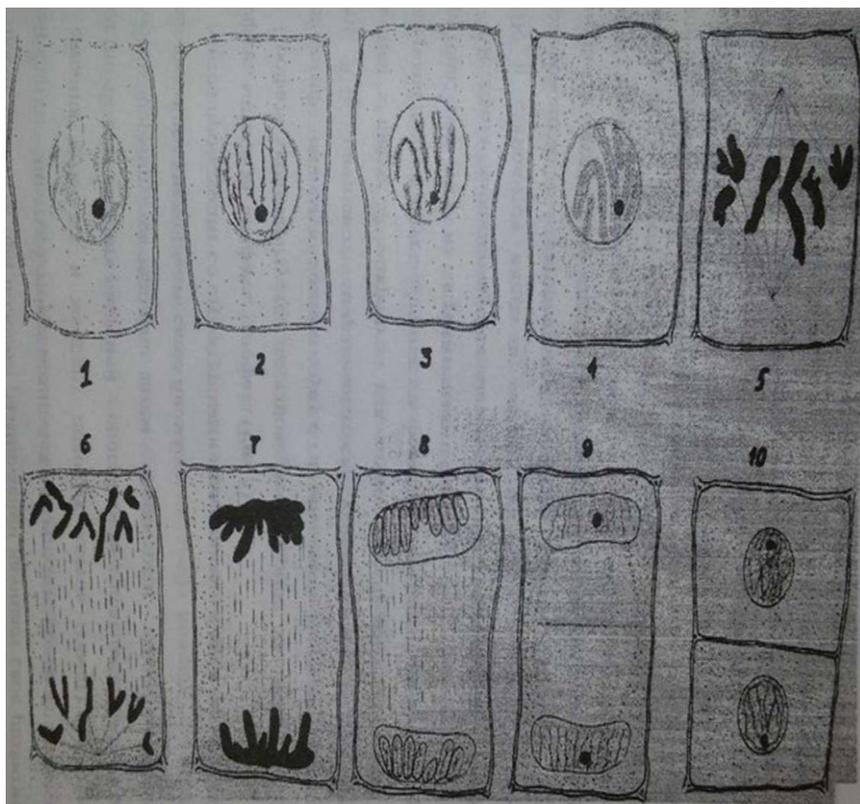


Рис 5. Схема соматического деления клетки. 1,2,3,4-подготовительный этап - профаза; 5- метафаза; 6,7-телофаза; 8,9 – анафаза; 10- цитокинез.

Анафаза характеризуется сокращением белка нитей ахроматинового веретена, которые оттягивают хроматиды одной хромосомы к разным полюсам, что происходит со всеми хромосомами. Но этому предшествует отхождение хроматид хромосом друг от друга, они остаются соединенными только в районе перетяжки - центромеры,

которая вскоре делится тоже на две половинки и происходит окончательное разделение хромосомы на хроматиды, после этого нити ахроматинового веретена имеют возможность оттянуть к разным полюсам.

Телофаза представляет полную противоположность профазе: появляется ядерная оболочка и ядрышко, исчезает ахроматиновое веретено, происходит деспирализация ДНК и хромосомы становятся не видными в световой микроскоп. На каждом полюсе клетки формируется ядро.

Затем происходит цитокинез. В начале органоиды материнской клетки распределяются между двумя дочерними клетками или формируются новые, например, путем деления митохондрии и пластиды. Вслед за формированием протопласта дочерних клеток происходит образование между ними клеточной стенки.

После завершения деления клетки ядро переходит в стадию интерфазы, когда в каждом дочернем ядре, получившем только половинки хромосом, происходит наращивание второй хроматиды.

Таким образом, механизм митоза обеспечивает возникновение из одной материнской клетки двух дочерних с сохранением в их ядрах числа хромосом как в материнской клетке.

Мейоз - редукционное деление, которое, как и митоз

происходит с глубокими структурными преобразованиями ядра, но не с сохранением, а уменьшением в два раза числа хромосом. При этом формируются не две, а четыре дочерних клеток.

В жизни растений, как и животных, при половом процессе в результате слияния гамет во вновь образованной клетке - зиготе возникает диплоидный двойной набор хромосом ($2n$), т.к. каждая гамета содержит гаплоидный набор хромосом (n). В диплоидном наборе внешне одинаковые хромосомы образуют пары, в которых одна хромосома из мужской гаметы, вторая - из женской гаметы. Они называются гомологичными хромосомами.

Итак, в жизни растений существует диплоидное и гаплоидное число хромосом, или диплоидная и гаплоидная ядерная фаза. Если образование диплоидной ядерной фазы происходит при половом процессе, то в противоположность ему существует процесс уменьшения числа хромосом вдвое с образованием гаплоидной ядерной фазы. Этот процесс происходит за счет мейоза.

В случае отсутствия мейоза в жизни растений диплоидный организм ($2n$), возникший из зиготы, имел бы гаметы с тем же диплоидным числом хромосом ($2n$), и вновь образованная из них зигота имела бы $4n$, в следующем поколении $8n$ и т.д. Бесконечное увеличение ДНК, в конце -

концов, привело бы к вырождению растений.

Мейоз в отличие от митоза представляет совокупность двух последовательных делений. Первое деление собственно редукционное, при котором происходит уменьшение числа хромосом вдвое, т.к. к полюсам клетки отходят целые гомологичные хромосомы, одна - к одному полюсу, вторая - к другому. Второе деление эквационное, как и митоз происходит без уменьшения числа хромосом, образованного при первом делении, т.к. к полюсам клетки отходят хроматиды.

В мейозе те же самые фазы, что и в митозе, но с поправками на особенности этого деления. Так в первом делении очень большая продолжительность профазы в связи со сложными преобразованиями ядра и укороченная телофаза. Во втором делении отсутствует профазы, деление начинается с метафазы.

При первом делении мейоза перед редукцией происходит предварительное сближение гомологичных хромосом с образованием бивалентов, которые состоят из 4 хроматид. Биваленты в метафазе максимально укорочены в экваториальной плоскости клетки.

В бивалентах хромосомы не только сближаются (конъюгация хромосом), но как бы срастаются в некоторых точках (хиазмах), что вызывает перекрест гомологичных

хромосом (кроссинговер) в бивалентах.

В анафазе первого деления происходит редукция числа хромосом, т.к. нити ахроматинового веретена оттягивает к полюсам клетки не хроматиды, но целые гомологичные хромосомы, состоящие из двух гомологичных хромосом. Они могут обмениваться участками, т.е. это будут теперь не чисто женские и мужские хромосомы, а хромосомы со смешанной наследственностью, что приводит к генетическому разнообразию в потомстве.

Вопросы для самоконтроля:

1. Какие органоиды входят в систему ядра?
2. Перечислите основные фазы деления клетки в митозе?
3. Дайте характеристику фазам деления в мейозе?
4. Какие компоненты входят в молекулу ДНК?
5. Для каких клеток характерен амитоз?
6. Как называется деление клетки, при котором происходит с глубокие структурные преобразования ядра с уменьшением в два раза числа хромосом?

1.4. Производные протопласта

Производные протопласта - это, прежде всего сам постоянно обновляющийся протопласт в результате идущих в нем обменных процессов. Обновляется все: органоиды

протопласта и все его органические вещества. Протопласт также формирует вещества, входящие в состав клеточной стенки и вакуоли. Фактически все, что имеется в клетке это производные протопласта, формирующиеся им на основе воды, диоксида углерода и элементов минерального питания, т.к. органические вещества в растения не поступают.

К производным протопласта относятся:

1. Все органоиды и их органические вещества, продолжающие участвовать в обменных процессах.
2. Неживые части клетки - клеточная стенка и вакуоль.
3. Неживые включения протопласта.
4. Физиологически активные вещества.

Органоиды, их строение, функции, а также органические вещества, входящие в их состав, уже описаны при характеристике протопласта. Остальные органические вещества будут описаны при характеристике клеточной стенки и вакуоли, неживых включений протопласта, физиологически активных веществ. Физиологически активные вещества выделяются в особую группу, так как в очень малых количествах активно участвуют в жизни клеток и всего растения в целом, не являясь при этом материалом для биосинтеза.

Клеточная стенка

Клеточная стенка формируется протопластом при цитокинезе. Подготовительная стадия начинается с заложения в середине делящейся клетке фрагмопласта. В его образовании принимают участие сократительные белки ахроматинового веретена, придающие ему волокнистый характер, мембраны плазмалеммы и ЭПС, а также пузырьки Гольджи. Затем в середине фрагмопласта начинается заложение межклеточной пластинки, при этом фрагмопласт вследствие своей эластичности из-за волокнистой структуры, сокращаясь, отходит от центра к бокам клетки. Межклеточная пластинка образуется пузырьками Гольджи, поэтому состоит из пектина - коллоидного полисахарида в состоянии геля. Межклеточная пластинка будет оклеивать стенки соседних клеток многоклеточного организма, тем самым, обеспечивая его целостность. Это как бы «раствор», склеивающий «кирпичики» - клетки в единое здание – организм растения. Иногда межклеточную пластинку называют срединной.

На следующей стадии, наконец, начинается формирование самой клеточной стенки из целлюлозы (клетчатки). Этот процесс также носит спонтанный характер. Вначале образуется первичная клеточная стенка. Откладываются первичные клеточные стенки на межклеточную пластинку с обеих сторон делящегося на две

части протопласта. Иногда именно этот комплекс из межклеточной пластинки и первичных стенок двух дочерних клеток чаще называют срединной пластинкой.

Первичная клеточная стенка относительно тонкая и состоит преимущественно из пектина, целлюлозы в ней немного -10-12 %, в её состав также входит гемицеллюлоза и вода.

В физиологически активных клетках с фотосинтетической, поглощающей или образовательной функцией процесс формирования клеточной стенки на этом этапе заканчивается.

У клеток, функция которых связана с повышенной ролью клеточной стенки, например, у механических и проводящих тканей, происходит значительное её утолщение за счёт образования наиболее толстой вторичной, а затем - третичной клеточной стенки, под которой располагается наружная мембрана-плазмалемма, если протопласт клетки не погибает к моменту завершения формирования клеточной стенки.

В образовании собственно клеточной стенки принимает участие аппарат Гольджи, плазмалемма и микротрубочки.

Основным веществом клеточной стенки является целлюлоза, имеющая волокнистую структуру, в основе которой лежит полимерная цепь, состоящая из остатков

глюкозы. Целлюлоза, гемицеллюлоза, пектин и крахмал - это полисахариды с одинаковой формулой $(C_6 H_{10}O_5)_n$ однако число остатков глюкозы самое высокое в целлюлозе и она единственная имеет волокнистую структуру.

Гемицеллюлоза и пектин, аморфные коллоидные полисахариды, крахмал тоже аморфный полисахарид, но формирующийся в виде зерен.

Формирование волокнистой структуры целлюлозы начинается с образования элементарных мицелл, в которых десятки полимерных цепей молекул целлюлозы расположены параллельно друг другу.

Близкорасположенные элементарные мицеллы объединяются в микрофибриллы, которые объединяются в фибриллы, видимые в световой микроскоп.

Волокнистые структуры целлюлозы переплетаются между собой, образуя сетку. Ячейки этой сетки заполнены пектином и гемицеллюлозой, через которые осуществляется прохождение в клетку воды и элементов минерального питания.

Таким образом, строение клеточной стенки обеспечивает свободное прохождение внутрь клетки воды и элементов питания, но в это же время не препятствует прохождению веществ, нежелательных для клетки.

Волокнистая структура клеточной стенки обеспечивает

её главное физическое свойство - упругость, которая защищает от внешних механических воздействий и позволяет клетке наполняться достаточным количеством воды, не разрываясь, и участвовать в регуляции процесса поступления воды в клетку.

При формировании клеточной стенки соблюдается, с одной стороны, условие внешнего ограничения и защиты протопласта этой неживой частью клетки в виде эластичного каркаса, но с другой стороны, ее строение обеспечивает надежную связь между клетками, это достигается путём образования в клеточной стенке пор, при этом поры в соседних клетках расположены друг против друга (пара пор), что облегчает эту связь.

Поры формируются в результате неравномерного отложения клеточной стенки. Вначале в первичной клеточной стенке возникают особенно тонкие места норовые поля. Затем при формировании вторичной клеточной стенки не происходит её отложение над норовыми полями. Так возникает поровой канал в клеточной стенке. Пору не является сквозным отверстием в клеточной стенке, так как у ее основания находится замыкающая плёнка пор - первичное норовое поле и межклеточная пластинка. Если формируется третичная клеточная стенка, она также участвует в формировании норового канала, не откладываясь над

норовым полем.

Канал поры может быть цилиндрическим, а также конусовидным, расширенным к замыкающей плёнке, при этом вторичная стенка как бы нависает над ней. В первом случае поры считаются простыми, во втором - окаймленными. В окаймленных порах дополнительно возникает торус небольшое утолщение первичной стенки в виде пуговки на замыкающей плёнке. Окаймленными поры называются потому, что в микроскоп видны две окружности: одна - узкий вход в пору, вторая - широкое основание конусовидного канала. Между ними просматривается третья окружность - торус. Окаймленные поры характерны преимущественно для хвойных пород деревьев (сосна, пихта, ель, и т.д.)

Перфорации - сквозные отверстия в клеточной стенке, возникающие на месте пор в результате разрушения замыкающей плёнки. Перфорации имеют больший диаметр отверстия, чем канал норы. Возникают перфорации при формировании проводящих тканей, по ним проходят довольно толстые тяжи цитоплазмы.

Плазмодесмы тонкие нити цитоплазмы, проходящие через поры создающие единую цитоплазматическую сеть, обеспечивая тем самым согласованную работу всех клеток многоклеточного организма. Строение плазмодесмы видно в электронный микроскоп. Это два цилиндра, образованных

мембранами и как бы вставленных друг в друга: наружный

Одревеснение связано с пропитыванием клеточной стенки лигнином, при этом клеточная стенка становится очень жесткой и хрупкой. Лигнин заполняет ячейки между волокнами клетчатки, заменяя пектин и гемицеллюлозу. При этом формируется как бы железобетонная конструкция: лигнин-бетон, волокна клетчатки -арматура.

Одревеснение клеточной стенки может происходить в большей или меньшей степени (древесные и лубяные волокна), чаще всего оно заканчивается гибелью протопласта. Это видоизменение характерно для клеток механических тканей, что позволяет им поддерживать вертикально в пространстве огромную биомассу деревьев. Оно характерно также для проводящих воду тканей, которые при этом можно совмещать проводящую функцию с механической (у хвойных пород деревьев).

Опробковение возникает в результате отложения в клеточной стенке жироподобного гидрофобного вещества суберина. Обычно он накапливается во вторичной клеточной стенке в виде пластинок - ламелл, препятствуя проникновению в клетку воды и воздуха. Полное опробковение, как и одревеснение клеточной стенки, заканчивается гибелью протопласта. Мертвые клетки становятся терморегулятором для внутренних тканей,

защищая от резких колебаний температуры окружающей среды. Естественно, что это видоизменение клеточной стенки происходят в клетках покровной ткани (пробки), защищающей многолетние органы растений в особенно неблагоприятное в наших широтах зимнее время.

Кутинизация как и опробковение имеет целью защиту внутренних тканей растений в результате преобразования клеточной стенки клеток покровной ткани. Это видоизменение связано с жироподобным веществом кутином, которое откладывается не внутри, а поверх клеточной стенки в виде бесструктурной плёнки - кутикулы. Протопласт в клетках при кутинизации функционирует, не погибает. Происходит кутинизация в клетках первичной покровной ткани - эпидермиса, покрывающей листья и зелёные стебли. Конечно, кутинизация клеточной стенки не является столь надёжной защитой от факторов окружающей среды как опробковение, поэтому и присуща клеткам ткани, защищающей однолетние органы растений в период вегетации от излишней потери воды, ультрафиолетовых лучей и механических повреждений.

Минерализация связана с накоплением в клеточных стенках углекислого кальция и кремнезема. Происходит минерализация, как и кутинизация, в клетках первичной покровной ткани - эпидермиса. Кристаллы солей

откладываются внутри и поверх клеточной стенки, делая её очень прочной. Побеги и листья растений при этом делаются жесткими, с режущими краями.

Ослизнение клеточной стенки возникает в результате химического видоизменения её веществ. При этом образуются слизи и камеди. Но, они могут возникать также в результате подобного видоизменения веществ протопласта, в этом случае слизь накапливается внутри клетки и только затем выходит наружу. Слизь и камеди способны к сильному набуханию и созданию вокруг прорастающих семян влажную среду или то же самое - вокруг корневых волосков и корневого чехлика корня. Иногда это видоизменение является ответом на поражение клеток вредителями и болезнями, (вишня, слива), образование застывших наплывов камеди называется гуммозом.

Мацерация - разрушение межклеточной пластинки, приводящее к разъединению клеток. В природе наблюдается при созревании плодов, что способствует освобождению семян. Мацерацию можно вызвать искусственно, химическим воздействием, например, при мочке льна, так как пектин, вводящий в состав межклеточной пластинки, вещество не очень стойкое, в том числе и к бактериальному разрушению.

Вакуоль

Вакуоль, принимаемая ранее за вакуум внутри клетки, заполнена жидкостью - клеточным соком, представляющим собой водный раствор минеральных и органических веществ или коллоиды.

Содержимое клеточного сока очень разнообразно и зависит не только от вида растений, но и от возраста клетки. В молодых клетках, заполненных цитоплазмой и с большим ядром, вакуоли очень мелкие. По мере жизнедеятельности и старения клетки вакуоли растут и сливаются в несколько крупных вакуолей или - в одну большую.

В состав клеточного сока входят органические и неорганические вещества.

Неорганические вещества клеточного сока это фосфаты, нитраты, хлориды, карбонаты. Состав клеточного сока зависит от вида растений и почвы, на котором он произрастает. У растений засоленных почв в клеточном соке повышенное содержание хлорида натрия (сахарная свёкла и т.д.), у растений с карбонатных почв повышенное содержание углекислого и сернокислого кальция.

Неорганические вещества могут быть в растворённом виде или в виде кристаллов. Они могут накапливаться в вакуоли как резервные с дальнейшим включением в обменные процессы протопласта, либо это окончательное

удаление нежелательного излишка некоторых веществ из протопласта в виде кристаллов (карбонаты, оксалаты).

Неорганические вещества входят в суммарную концентрацию клеточного сока, тем самым участвуя, прежде всего, в регуляции поступления воды в клетку.

Органические вещества клеточного сока это результат деятельности протопласта, они изолированы от него внутренней мембраной - тонопластом. Однако, в зависимости от потребностей протопласта они включаются в его обменные процессы.

Органические вещества клеточного сока можно условно подразделить на две группы:

1. конечные продукты метаболизма
2. запасные питательные вещества.

Конечные продукты метаболизма это побочные продукты обменных процессов. Считалось, что они не используются более в этих процессах, то есть постоянно изолированы от протопласта, имея лишь защитные значения в жизни растения. Однако, согласно современным представлениям, они могут быть своеобразными стимуляторами и регуляторами обменных процессов. К ним относятся алкалоиды, гликоалкалоиды, гликозиды, таниды и кристаллы солей некоторых органических кислот.

Алкалоиды азотистые органические вещества основного

характера. Многие из них токсичны для человека, но многие обладают фармакологическим действием и являются медицинскими препаратами или входят в состав пищевых продуктов, некоторые используются как инсектициды для борьбы с насекомыми и даже используются как мутагены (колхицин).

Алкалоиды накапливаются в вакуолях клеток плодов, семян, листьев, коры, подземных органов. Есть данные об их участии в окислительно-восстановительных процессах. Основное их назначение защитное, предохраняя растения от поедания животными и вредителями.

К алкалоидам относятся морфин, палаверан, кодеин (в маке) хинин (в хинином дереве), атропин (дурман), кокаин (в коке), берберин (в барбарисе), бетанидин (в свекле), теин (в чае), кофеин (в кофе), теобромин (в какао), никотин (в табаке), колхицин (в безвременнике), хелеритрин (в чистотеле) и др.

Алкалоид соланин, содержащийся у представителей семейства пасленовых (картофель, баклажан, томат и т.д.), образует комплексные молекулы с глюкозой, поэтому имеет сладковатый вкус и относится к гликоалкалоидам.

Гликозиды — производные сахаров, чаще всего - глюкозы, соединенные со спиртами неуглеводной природы. Они могут быть ядовитыми также как алкалоиды или обладают фармакологическими свойствами, часто имеют

аромат и горький вкус. Как и алкалоиды имеют защитное значение в жизни растений. Имеется также мнение, что гликозиды представляют собой особую форму накопления сахаров и таким образом должны быть отнесены к запасным питательным веществам. Гликолизирование повышает также растворимость и проницаемость веществ. Содержатся в вакуолях клеток вегетативных органов, семян и плодов.

К гликозидам относятся: синигрин (в горчице, хрене), кумарин (в доннике), амигдамин, образующий при гидролизе синильную кислоту (в семенах миндаля, вишни), ванилин (в плодах ванили), франгулин (в крушине), солонин (в мыльнянке) и др.

К гликозидам относятся также пигменты клеточного сока — флаваноиды. Таким образом, в растительной клетке пигменты могут находиться в двух местах: в пластидах и вакуоли. Но пигменты клеточного сока - вещества, растворимые в воде, пигменты пластид в воде не растворимы.

Пигменты клеточного сока содержатся в клетках лепестков цветков и плодов, тем самым, привлекая насекомых опылителей и животных для распространения семян. Но нередко встречаются в вегетативных органах, окрашивая корень свеклы или кочан капусты, луковицу лука в синеватый цвет, могут быть они также в клетках эпидермиса листьев и стебле (традесканция).

Антоциан - пигмент, меняющий окраску в зависимости от Ph среды: в щелочной среде - синий, в кислой красный, в нейтральной лиловый. Этим объясняется окраска плодов вишни, сливы, смородины, клюквы, цветков тюльпана, лилии, василька, розы, корней свеклы и. др. Окраска зависит так же от соединения антоциана с различными веществами, например, ион калия придаёт ему пурпурную окраску, ион калия и магния - синюю.

Антохлор - жёлтый пигмент содержится в вакуолях клеток лепестков одуванчика, первоцвета, дикой редьки и т.д., а также в плодах лимона, мандарина.

Антофеин — пигмент темно-бурого цвета. Встречается редко (в вакуолях клеток пятен на лепестках цветов русских бобов).

Танниды (дубильные вещества) имеют вяжущий вкус. Накапливаются в вакуолях клеток коры дуба, ивы, листьев чая, в плодах грецкого ореха, хурмы, граната, терна. Имеют, как алкалоиды и гликозиды, защитное значение. Считают также, что они защищают клетки от обезвоживания и участвуют в превращении разных форм сахаров при транспортировке по растению.

Кристаллы щавелевой кислоты (оксалаты) тоже следует отнести к конечным продуктам метаболизма, как и кристаллы карбоната кальция. Всякая кристаллизация нейтрализует

избыток вещества в растворе.

Образование в вакуолях клеток листьев кристаллов оксалата кальция сосредотачивает его в большом количестве в этой части клеток и освобождает растение при опадании листьев от кальция как элемента старения мембран, а следовательно всего организма в целом.

Запасные питательные вещества клеточного сока имеют совсем иное предназначение, чем конечный продукт метаболизма. Они временно изолированы тонопластом от протопласта, т.е. это неприкасаемый запас органических веществ лишь до тех пор пока не возникает острая потребность в них и они активно включаются в обменные процессы. Это происходит, прежде всего, при ростовых процессах, когда растение ещё не фотосинтезирует: при распускании листьев и формировании весной новых побегов, а также при прорастании семян до выхода их на поверхность почвы. Поэтому запасные питательные вещества накапливаются, прежде всего, в органах размножения как вегетативного, так и генеративного. В клубнях, корневищах, луковицах, корнях, а также в стеблях, особенно многолетних растений. По этой причине лист, как сезонный опадающий орган, не являетсяместилищем запасных питательных веществ. Плоды и семена обязательно содержат запасные питательные вещества. Запасные питательные вещества

вакуолей растительных клеток успешно используются человеком в своих целях.

Аминокислоты и белки могут входить в состав клеточного сока, но это обычно мелкие вакуоли, которые высыхают и превращаются либо в кристаллы, либо в зёрна простого белка (протеиново-алеириновые), плавающие в гиалоплазме.

Сахариды являются основной формой запасных веществ в вакуоли.

Общим свойством запасных питательных веществ в клеточном соке является их растворимость в воде, или, в крайнем случае, образование коллоидов полисахаридами (пектин, инулин).

Моносахарид глюкоза в плодах арбуза, винограда, моносахарид фруктоза в плодах груши, винограда.

Полисахарид инулин в клубнях георгина, топинамбура, полисахарид пектин в плодах яблони, груши, тыквы.

Органические кислоты мы относим к особой форме запасных веществ, так как в клетках плодов по мере созревания они превращаются в сахара, поэтому в зрелых плодах кислый вкус сменяется сладким.

Органические кислоты в клеточном соке находятся либо в свободном состоянии, либо в состоянии солей.

К органическим кислотам относятся лимонная,

яблочная, щавелевая, винная, салициловая кислота, бензойная кислота.

Роль вакуоли в жизни клетки:

1. место накопления «отбросов» жизнедеятельности
2. место накопления запасных питательных веществ
3. участие в поглощении клеткой воды из почвы, поддержании тургора и регуляции солевого обмена.

Первые два пункта описаны.

Суть третьего заключается в решающей роли концентрации клеточного сока при взаимодействии с почвенным раствором.

Наличие мембран в клетке определяет уравнение концентрации растворов только за счет свободной диффузии воды через мембрану - *осмос*. Концентрация клеточного сока определяет то максимальное количество воды, которое может поглотить клетка, если её раствор более высокой концентрации, чем почвенный. Давление, сформированное за счет осмоса, получило название - осмотическое. Но, поступившая в вакуоль вода увеличивает её объём, а тем самым её давление на клеточную стенку. Клеточная стенка придет в напряженное – тургорное состояние. Поскольку клеточная стенка упругая в силу своей волокнистой структуры, то она будет сопротивляться этому натяжению под влиянием вакуоли и оказывать на содержимое клетки

встречное давление – тургорное, в результате сосущая сила клетки будет определяться не только концентрацией клеточного сока, но разницей между осмотическим и тургорным давлением.

Если раствор клеточного сока имеет более низкую концентрацию, чем почвенный раствор, то вода по закону осмоса будет выходить из клетки. Вакуоль сожмется, цитоплазма отойдет от клеточной стенки. Потеря воды приведёт к плазмолизу, состоянию обратному тургору. Тургор восстановится, если клетку быстро поместить в воду. Длительный и сильный плазмолиз ведёт к гибели клетки.

Концентрация ионов клеточного сока также влияет на их поступление в клетку через мембрану, но избирательно в отличие от воды.

Неживые включения протопласта.

В клетке растений запасные питательные вещества находятся не только в вакуоле, но и в протопласте. В вакуоле они находятся в растворённом или коллоидном состоянии, так как они окружены полупроницаемой мембраной, не выпускающей их в протопласт, поэтому они не «съедаются», а остаются запасными до востребованности их протопластом. В протопласте, где все процессы протекают с участием воды, единственная возможность отложения запасных веществ это

потеря ими связи с водой, образование обезвоженных кристаллов и зерен органических веществ.

Неживые включения протопласта - крахмальные зёрна, т.к. это аморфный полисахарид, нерастворимый в воде, а также белковые или протеиновые зерна, образующиеся либо путем высыхания мелких вакуолей, либо протеинопластами. Запасные белки в отличие от конституционных относятся к простым белкам, состоящим из аминокислот, - протеины, что определяет название зерен запасного белка.

Чистый жир липид также не имеет родства с водой, он приобретет только через белок при образовании комплексных молекул липопротеидов. Капли чистого жира в протопласте также являются запасными, образуются элайопластами и сферосомами.

Запасные питательные вещества протопласта, как и вакуоли, находятся в тех же органах растений и служат, той же цели, обеспечивая рост растений при размножении.

В клетках клубня картофеля накапливаются крахмальные зерна, в клетках семян бобовых - крахмальные и белковые зерна, в семенах подсолнечника, грецкого ореха, накапливаются жировые капли.

Физиологически активные вещества.

Ферменты очень активные вещества даже в малых количествах они ускоряют процессы синтеза и распада в

протопласте клетки, т.е. являются биологическими катализаторами. Это сложные белки, небелковая часть молекулы (кофермент) может быть представлена атомом металла или витамином. Они присутствуют во всех органоидах клетки, ускоряя процесс всех реакций, начиная с фотосинтеза и заканчивая дыханием.

Фитогормоны — это особые ферменты, регулирующие физиологические процессы (деления клетки, рост и развитие растения). Они влияют на эти процессы не прямо, а опосредованно через влияние на ход обменных биохимических реакций. Фитогормоны образуются в клетках активно делящихся тканей и могут свободно перемещаться по растению, направленно влияя на рост корней, стеблей, листьев, на формирование цветков, плодов и семян.

Фитогормон ауксин синтезируется в клетках образовательных тканей высших растений, регулирует рост вегетативных органов, ускоряет корнеобразование у черенков, предотвращает опадение плодов.

Фитогормон гиббереллин синтезируется грибом гибберелла, снимает покой у семян, клубней, стимулирует цветение, повышает урожайность овощных структур.

Вопросы для самоконтроля:

1. Дайте определение производным протопласта?

2. При каких условиях формируется клеточная стенка?
3. Охарактеризуйте первичную клеточную стенку?
4. Как происходит формирование пор?
5. При каких условиях формируются перфорации?
6. Какие видоизменения клеточной стенки вы знаете?
Дайте определение?
7. Как называется процесс отложения в клеточной стенке жироподобного гидрофобного вещества суберина?
8. Какую функцию несет процесс кутинизации?
9. К чему приводит накопление в клеточных стенках углекислого кальция и кремнезема?
10. Как называется разрушение межклеточной пластинки?
11. Какие вещества входят в состав клеточного сока?
12. На какие две группы подразделяются органические вещества клеточного сока?
13. Какие вещества входят в состав конечных продуктов метаболизма?
14. Дайте характеристику алкалоидам?
15. Какие вещества относятся к гликозидам?
16. Дайте характеристику запасным питательным веществам клеточного сока?
17. Перечислите неживые включения протопласта?
18. Какие вещества относятся к физиологически активным?

19. Какие витамины вы знаете?
20. Дайте характеристику фитонцидам и антибиотикам?
21. Какие запасные питательные вещества в клетках растений вы знаете?
22. В каком виде наиболее часто встречаются запасные белки в растениях?
23. Какой крахмал называется первичным или вторичным?
24. Чем различаются простые, сложные и полусложные крахмальные зерна между собой?

ГЛАВА 2. ТКАНИ РАСТЕНИЙ

Ткани - группы клеток, сходных по строению, происхождению и приспособленных к выполнению одной или нескольких определенных функций. Различают следующие виды тканей:

- а) образовательные (меристемы);
- б) постоянные:
 - покровные;
 - основные;
 - механические;
 - проводящие;
 - выделительные.

2.1 Образовательные ткани, или меристемы

В зависимости от происхождения различают первичные и вторичные меристемы.

Первичные меристемы у взрослых растений сохраняются лишь на самой верхушке стебля и вблизи кончика корня. Остальные клетки перестают делиться и превращаются в клетки постоянных тканей. Первичные меристемы образуются из меристемы зародыша зиготы и обладают способностью к делению изначально. Вторичные меристемы образуются первичными меристемами, утратившими способность к делению, либо постоянными тканями.

По положению в растении меристемы подразделяются на: верхушечные (апикальные), боковые (латеральные), и вставочные (интеркалярные) меристемы.

Апикальные меристемы образуются на полюсах зародыша (кончике корешка и почечке). Они обеспечивают рост корня и побега в длину. При ветвлении боковые побеги и корни обязательно имеют свои верхушечные меристемы.

Латеральные меристемы располагаются по окружности осевых органов, образуя цилиндры, которые на поперечных срезах имеют вид колец. Первичные боковые меристемы - прокамбий, перицикл - возникают непосредственно под апексами. Вторичные - камбий и феллоген (пробковый

камбий) - формируются позднее из промеристем или постоянных тканей. Боковые меристемы обеспечивают утолщение корня и стебля. Из прокамбия и камбия образуются проводящие ткани, из феллогена - пробка.

Интеркалярные меристемы располагаются в основаниях междоузлий, черешков листьев. Это остаточные первичные меристемы. Они происходят от верхушечных меристем, но их превращение в постоянные ткани задержано по сравнению с остальными тканями стебля.

Раневые меристемы образуются при повреждении тканей и органов. Живые клетки, окружающие пораженные участки, дедифференцируются и начинают делиться. Раневые меристемы образуют *каллюс*, которая представляет собой плотную ткань беловатого и желтоватого цвета, состоящую из паренхимных клеток разнообразных размеров, расположенных беспорядочно. Из каллюса может возникнуть любая ткань или орган растения.

2.2 Покровные ткани

Покровные ткани расположены снаружи всех органов растений на границе с внешней средой. Возникновение покровных тканей связано с выходом растений на сушу. Клетки покровных тканей плотно сомкнутые и выполняют

барьерную роль, которые сохраняют органы растений от неблагоприятных воздействий.

Эпиблема представляет собой первичную однослойную поверхностную ткань корня. Функция: всасывание, избирательное поглощение из почвы воды с растворенными в ней элементами минерального питания. Эпиблема формируется из наружного слоя клеток апикальной меристемы корня. Строение эпіблемы связано с ее функциями. Для нее характерны тонкостенные клетки, лишенные кутикулы, с вязкой цитоплазмой, с большим числом митохондрий.

Эпидерма (кожица) - первичная покровная ткань, образующаяся из протодермы конуса нарастания побега на всех листьях, стеблях, а также на цветках, плодах и семенах. Эпидерма защищает внутренние ткани от высыхания и повреждений, препятствует прониканию микроорганизмов. Эпидерма - сложная ткань, в ее состав входят: основные клетки эпидермы; замыкающие и побочные клетки устьиц; трихомы, волоски.

Устьица - специализированные образования эпидермы, регулирующие газообмен, необходимый для дыхания и фотосинтеза, транспирации. Устьице состоит из двух замыкающих клеток, между которыми находится устьичная щель (рис. 6).

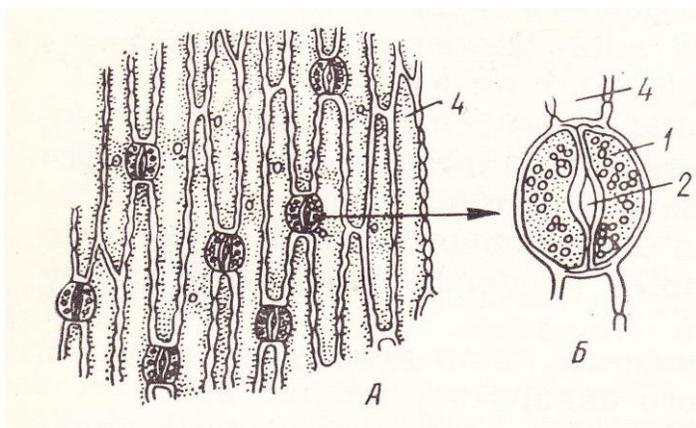


Рис. 6. Эпидерма листа герани (*Geranium*):

А – вид с поверхности, Б – устьичный аппарат, 1 – замыкающие клетки, 2 – устьичная щель, 4- клетки эпидермы.

Под ней расположена дыхательная подустьичная полость. Она способствует лучшему газообмену между внутренними частями органа и внешней средой. Часто к замыкающим клеткам примыкают две или более побочные клетки, отличные от основных клеток эпидермы. Замыкающие и побочные клетки представляют собой устьичный аппарат.

Трихомы - различные по форме, строению и функции выросты клеток эпидермы. Они имеют форму волосков, чешуек и др.

Волоски – долго остаются живыми, однако при отмирании заполняются воздухом. Функция: защищают растение от сильной солнечной инсоляции, излишнего

испарения и колебаний температуры. Помимо волосков на эпидерме образуются *эмергенцы*, в формировании которых принимают участие более глубоко расположенные ткани. К ним относят жгучие волоски крапивы, шипы розы, ежевики (рис. 7).

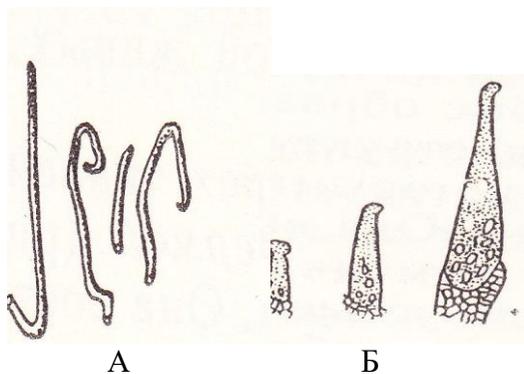


Рис.7. Волоски:
А- яблони, Б- крапивы.

Эпидерма функционирует, как правило, один год, обычно к осени ее заменяет пробка. Пробка (феллема) представляет собой вторичную покровную ткань, которая развивается из клеток пробкового камбия, феллогена. Феллоген - вторичная меристема, он возникает из основной паренхимы, лежащей под эпидермой или более глубоко (смородина, малина). У большинства деревьев и кустарников феллоген закладывается в однолетних побегах уже в середине лета. Клетки феллогена делятся параллельно поверхности органа (тангентально), откладывая наружу клетки феллемы,

внутри – феллодермы (рис.). Клеток феллемы образуется всегда больше, чем феллодермы. Феллема, феллоген и феллодерма - это единый покровный комплекс – перидерма (рис. 8).

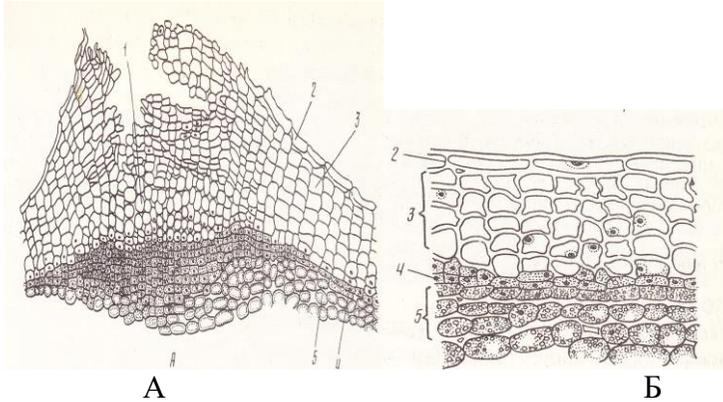


Рис.8. Перидерма стебля бузины (*Sambucus racemosa*):

А- чечевичка, Б- участок перидермы, 1- выполняющая ткань, 2- остатки эпидермы, 3 – пробка, 4 – пробковый камбий, 5- феллодерма.

Клетки пробки соединены очень плотно, без межклетников, их клеточные стенки вначале очень тонкие, затем утолщаются. Вторичные клеточные стенки состоят из слоев суберина и воска, не пропускающих воду и воздух. Опробковение стенок ведет к отмиранию протопласта. Пробка защищает органы растений от потери воды, проникновения болезнетворных организмов, резких колебаний температуры, так как обладает малой теплопроводностью.

Газообмен и транспирация в органах, покрытых перидермой, происходят через чечевички (рис. 8 А). Чечевичка - участок перидермы с рыхло расположенными клетками пробки. Чечевичка с поверхности выглядит как бугорок. По межклетникам этой выполняющей ткани циркулируют газы и водяные пары.

Лишь у некоторых древесных (осины, бука, лещины) перидерма защищает стволы в течение всей жизни, а у большинства - через 10...30 лет заменяется коркой (рис. 9).

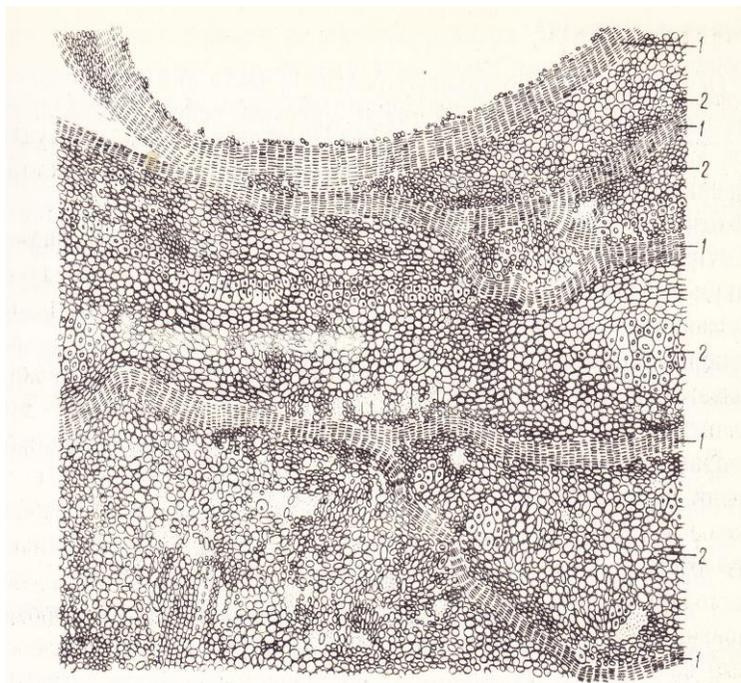


Рис. 9. Участок корки дуба (*Quercus robur*): 1- слои пробки, 2- отмершие ткани.

На стволах развивается несколько перидерм, каждая последующая закладывается глубже предыдущей. Живые ткани, заключенные между слоями пробки, отмирают, и формируется покровный комплекс - корка (ритидом). Корка состоит из нескольких слоев пробки и заключенных между ними отмерших тканей.

Вопросы для самоконтроля:

1. В чем заключается роль первичной покровной ткани?
2. Из каких клеток состоит устьичный аппарат?
3. Какие органы растений покрыты эпидермой?
4. Как функционирует устьичный аппарат?
5. За счет каких образований усиливается защитная роль эпидермы?
6. Какие придатки эпидермы вы знаете?
7. Из каких зон состоит корень?
8. Какова роль и строение каждой зоны корня?
9. Какие ткани входят в первичное строение корня?
10. Какова роль пропускной клетки?
11. Какую роль играют паренхима и эпиблема?
12. Комплекс каких тканей представляет собой перидерма?
13. Какую роль выполняет в жизни растения пробка?
14. У всех ли деревьев и кустарников образуется корка?

15. Как происходит транспирация и газообмен через пробку?
16. Как образуется корка?
17. Какие органы растений покрыты эпидермой?
18. За счет каких образований усиливается защитная роль эпидермы?
19. У всех ли деревьев и кустарников образуется корка?
20. Как происходит транспирация и газообмен через пробку?

2.3 Основные ткани

Основные ткани составляют большую часть тела растения, которые формируются из апикальных меристем. Они состоят из живых паренхимных клеток, с простыми порами. В зависимости от выполняемой функции различают основную (типичную), ассимиляционную, запасающую и воздухоносную основные ткани.

Основная паренхима не имеет специфических, строго определенных функций. Она располагается внутри тела растения достаточно крупными массивами. Типичная основная паренхима заполняет сердцевину стебля, внутренние слои коры стебля и корня. Ее клетки образуют вертикальные и горизонтальные тяжи (лучи), по которым

осуществляется радиальный транспорт веществ. Из основной паренхимы могут возникать вторичные меристемы.

Ассимиляционная паренхима (хлоренхима) – расположена в надземных органах, обычно под эпидермой. Главная ее функция - фотосинтез. Особенно хорошо развита в листьях, меньше чем в молодых стеблях. Характерно наличие межклетников, облегчающих газообмен. Клетки тонкостенные, в постенном слое цитоплазмы много хлоропластов.

Запасающая паренхима служит местом отложения избыточных в данный период питательных веществ. Запасающие ткани состоят из живых тонкостенных клеток. Они могут содержать много лейкопластов (крахмал), крупные вакуоли (сахара, инулин), много мелких вакуолей, образующих алейроновые зерна (белок), толстые клеточные стенки, жировые клетки. В этих тканях накапливаются многие растительные продукты, используемые человеком. Их можно обнаружить в клубнях картофеля, корнеплодах свеклы, моркови, луковицах лука, зерновках злаков, в семенах подсолнечника, клещевины, а также в стеблях сахарного тростника, корневищах, корнях.

Воздухоносная паренхима (аэренхима) состоит из клеток различной формы и крупных межклетников. Функция: вентиляционная, дыхательная, хорошо развита в органах

растений, погруженных в воду (в цветоножках кувшинки, в стеблях пушицы, белокрыльника, рдеста, в корнях камыша).

Вопросы для самоконтроля:

1. Как образуются основные ткани?
2. На какие виды подразделяются основные ткани в зависимости от выполняемой функции?
3. Дайте характеристику основной паренхимы?
4. Охарактеризуйте ассимиляционную паренхиму?
5. Какую роль выполняют в жизни растения запасаящая паренхима?
6. В чем заключается функция воздухоносной паренхимы?

2.4 Механические ткани

Механические (опорные) ткани обеспечивают прочность растения, способность противостоять действию тяжести собственных органов, порывам ветра, дождю, снегу, вытаптыванию животными. Механические ткани играют в растении роль скелета.

Клетки механических тканей имеют сильно утолщенные клеточные стенки, которые даже после отмирания протопласта продолжают выполнять опорную функцию.

Колленхима развивается в стеблях и черешках листьев двудольных растений под эпидермой или несколько глубже. Колленхима образует сплошной цилиндр по периферии или тяжи по ребрам стеблей. В корнях ее обычно нет.

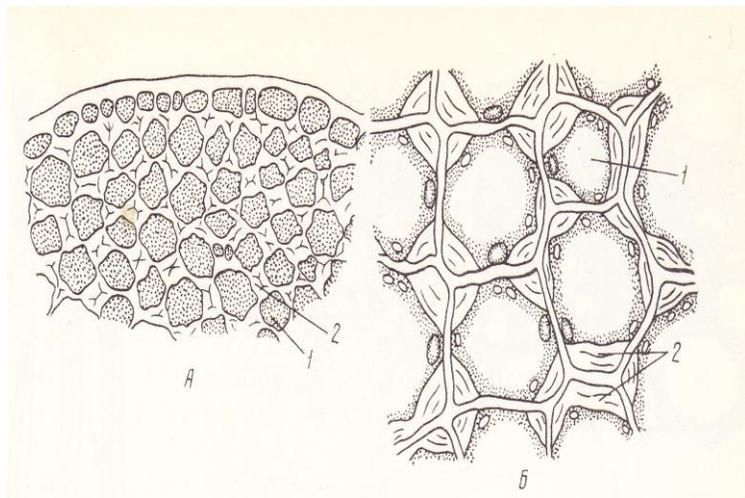


Рис.10. Колленхима черешка листа свеклы (*Beta vulgaris*): А- при малом увеличении, Б- при большом увеличении: 1- полость клетки, 2- утолщенная стенка.

Колленхима редко встречается у однодольных растений. Формируется из первичной меристемы, но может дифференцироваться и из основной паренхимы. Клетки колленхимы вытянуты в длину, живые, часто содержат хлоропласт. Клеточные стенки неравномерно утолщенные. В утолщениях чередуются слои целлюлозы и сильно обводненные слои, богатые пектином и гемицеллюлозой. Живые клетки с недревесневшими стенками способны долго расти и не задерживают роста органа. Функции опорной

ткани колленхима может выполнять только в состоянии тургора.

В зависимости от характера утолщения стенок и их соединения различают уголковую, пластинчатую и рыхлую колленхиму.

Уголковая колленхима имеет стенки, утолщенные в углах клеток. Утолщения стенок соседних клеток смыкаются, образуя трех- и пятиугольники. Ее часто можно обнаружить под эпидермой над главной жилкой листьев, по ребрам травянистых стеблей (рис. 10).

Пластинчатая колленхима имеет утолщенные тангентальные стенки клеток. Радиальные стенки у нее остаются тонкими. Часто пластинчатая колленхима образует в стебле сплошное кольцо.

Рыхлая колленхима в отличие от первых двух имеет хорошо выраженные межклетники. Утолщению подвергаются лишь те части оболочек, которые прилегают к межклетным пространствам.

Склеренхима (рис. 11) встречается наиболее часто, самая важная механическая ткань наземных растений. Первичная склеренхима характерна для всех вегетативных органов как однодольных так и двудольных растений. Вторичная склеренхима встречается у большинства двудольных растений. Клетки склеренхимы прочные как сталь, имеют

равномерно утолщенные одревесневшие стенки. Полость клетки мала, поры простые, щелевидные, немногочисленные. Протопласт отмирает рано, и опорную функцию выполняют мертвые клетки. Различают два основных типа склеренхимы - волокна и склереиды.

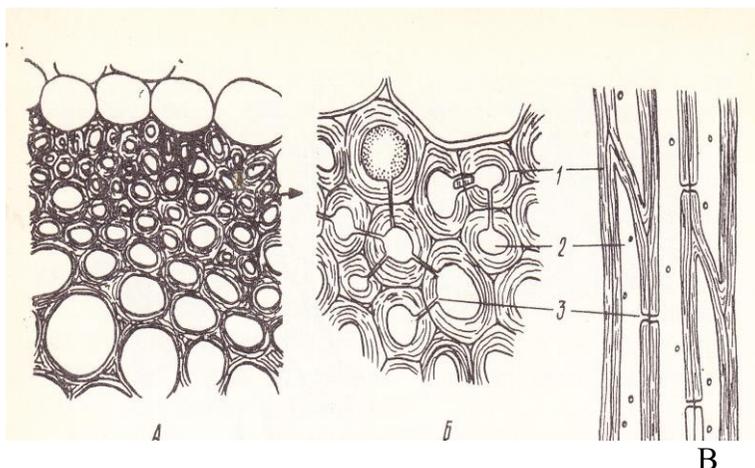


Рис 11. Склеренхима стебля герани(Geranium): А, Б – поперечный срез, В – продольный срез: 1- стенка клетки, 2 – полость клетки, 3- простая пора.

Волокна (рис. 12) представляют собой сильно вытянутые прозенхимные клетки длиной от нескольких десятых долей миллиметра до 1 (крапива) и даже 4 см. Они обеспечивают прочность органов растений на растяжение, сжатие и изгибы. Склеренхимные волокна могут встречаться в растении в виде

отдельных клеток или, соединяясь друг с другом по длине, образуют пучок.

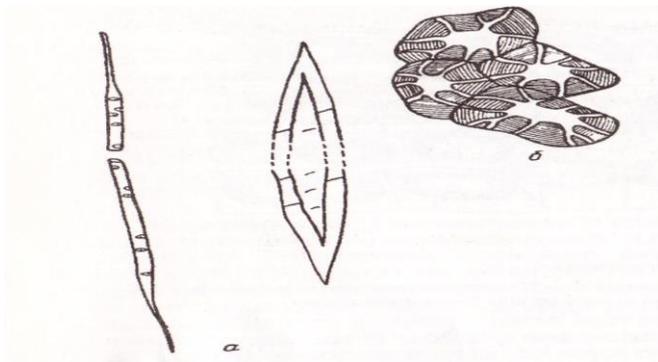


Рис. 12 Склеренхима: а – волокна; б – каменные клетки из плода груши.

Склерейды располагаются в растении как группами, так и в виде одиночных клеток, имеют паренхимную форму. Окончательно сформировавшиеся склерейды представляют собой мертвые клетки с толстыми одревесневшими стенками, пронизанными поровыми каналами, нередко ветвистыми. По происхождению склерейды первичные, с простыми порами. К ним относят каменные (брахисклерейды) и ветвистые (астеросклерейды) клетки.

Каменные клетки - округлые, обычно встречаются группами. Из них состоят косточки вишни, сливы, персика и скорлупа ореха. Они встречаются в сочных плодах груши, айвы, рябины, в корнях хрена среди тонкостенных клеток. В

некоторых сортах груш наблюдается раздревеснение каменных клеток при созревании плода.

Ветвистые клетки имеют причудливую форму, играют роль опорных в листьях чая, камелии, маслины, в стеблях водных растений.

Вопросы для самоконтроля:

1. В чем заключается функция механических тканей?
2. Охарактеризуйте клетки механических тканей?
3. Для каких растений характерна механическая ткань колленхима?
4. Какие виды колленхимы в зависимости от характера утолщения вы знаете?
5. У каких растений наиболее часто встречается уголковая колленхима?
6. Для каких органов растений характерна первичная склеренхима?
7. У каких растений встречается вторичная склеренхима?
8. Охарактеризуйте клетки волокон?
9. Как располагаются в растении склереиды?
10. В каких частях растений встречаются каменные клетки?
11. Какие ткани относятся к механическим?
12. Каким органам растений свойственна колленхима?

2.5 Проводящие ткани

Проводящие ткани представляют собой результат приспособления растений к условиям суши, для поглощения воды и минеральных веществ с почвы. В процессе эволюции возникла необходимость транспортировки веществ в двух направлениях: от корней к листьям поднимается восходящий ток водных растворов минеральных солей, от листьев к корням идет нисходящий ток органических веществ. Каждый ток растворов обслуживает свой вид проводящих тканей: восходящий - трахеальные, нисходящий - ситовидные.

Трахеальные элементы. К ним относят трахеиды и сосуды. *Трахеида* представляет собой удлинённую клетку с острыми или округлыми концами и одревесневшими стенками. Поры - только окаймленные. Длина трахеид обычно 1...4 мм. Живое содержимое трахеид постепенно отмирает. Процесс передвижения растворов идет медленно, т.к. фильтрация идет через окаймленные поры. Большая часть окаймленных пор находится у окончаний клеток, где раствор переходит из одной трахеиды в другую.

Трахеиды встречаются у всех высших растений, а у большинства хвощей, плаунов, папоротников и голосеменных являются единственной проводящей тканью.

В отличие от трахеид сосуды представляют собой более совершенную ткань, которые достигли большего развития у

покрытосеменных. *Сосуд* в отличие от трахеиды состоит из многих клеток - члеников сосуда. Членики расположены друг над другом, образуют трубы. Их длина около 10 см, однако некоторые сосуды могут достигать 2 м. Поперечные стенки соприкасающихся клеток местами и растворяются. Возникают отверстия (перфорации), по которым и происходит водоток из одного членика сосуда в другой. Наиболее совершенные сосуды имеют на поперечных стенках одно большое отверстие. По сосудам растворы передвигаются значительно легче, чем по трахеидам.

Кроме трахеид и сосудов восходящий ток обеспечивает комплекс разных тканей - *ксилема* (древесина). В ксилеме находятся живые клетки древесной паренхимы и древесные волокна (либриформ). По паренхиме, окружающей трахеальные элементы и контактирующей с ними, происходит ближний радиальный транспорт. В этих клетках накапливаются запасные вещества.

К ситовидным элементам относятся ситовидные клетки и ситовидные трубки. Они сохраняют живой протопласт, по которому и происходит движение ассимилятов. Протопласты соседних клеток сообщаются через мелкие перфорации, собранные группами (ситовидное поле).

Ситовидная клетка сильно вытянута в длину, концы клеток заостренные, ситовидные поля рассеяны по боковым

стенкам. В зрелых клетках сохраняется ядро. Ситовидные клетки присущи высшим споровым и голосеменным растениям.

Ситовидная трубка состоит из многих клеток, соединенных своими концами, на которых расположены ситовидные пластинки с многими ситовидными полями. Ситовидные пластинки обеспечивают более тесный контакт между члениками ситовидных трубок, чем ситовидные поля на боковых стенках ситовидных клеток. Это облегчает передвижение растворов. Клетка-спутница находится рядом с каждым члеником ситовидной трубки. Вместе они обеспечивают транспорт органических веществ. Ситовидные трубки с клетками-спутницами характерны для покрытосеменных, это более совершенный тип ткани, которые обеспечивают нисходящий ток. Длина ситовидных трубок 150...300 мкм, диаметр 20...30 мкм.

Клетки-спутницы играют важную роль при проведении нисходящего тока (рис. 12). Для них характерны крупные ядра с ядрышками, множество митохондрий и рибосом. Их митохондрии способны ветвиться, образуя сети. Клетки-спутницы обеспечивают проведение ассимилятов по ситовидным трубкам. Гибель клетки-спутницы означает гибель членика ситовидной трубки.

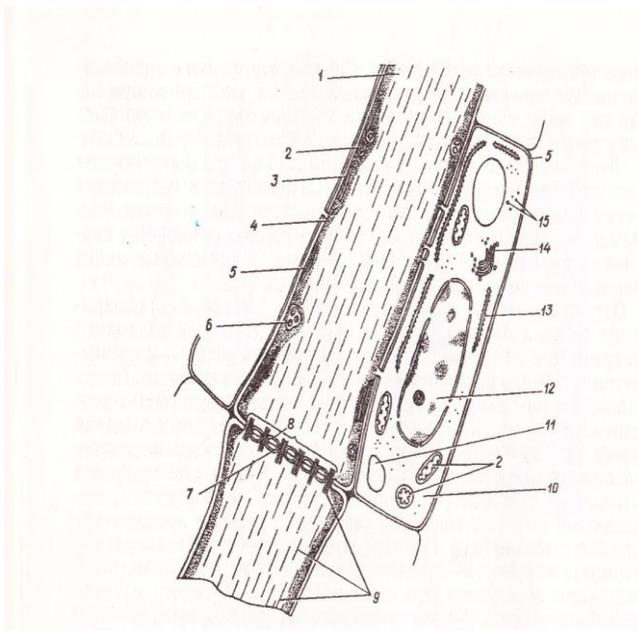


Рис. 12 Схема строения ситовидной трубки и клетки-спутницы:
 1- членик ситовидной трубки; 2 – митохондрия; 3- гладкий ЭР;
 4- периферический слой цитоплазмы; 5- клеточная стенка; 6- лейкопласт с крохмальными зёрнами; 7- каллеза; 8- ситовидная пластинка; 9- флоэмный белок (Ф-белок); 10 – клетка спутница; 11- вакуоль; 12 – ядро; 13- гранулярный ЭР; 14 – диктиосома АГ; 15 – свободные рибосомы

Ситовидные элементы - основные компоненты проводящего комплекса, который получил название *флоэма (луб)*. Живые тонкостенные клетки лубяной паренхимы участвуют в ближнем транспорте ассимилятов, в них откладываются запасные вещества. Лубяные волокна играют опорную роль.

Образование ксилемы и флоэмы связано с работой специальных меристем - прокамбия и камбия. Ксилема и флоэма, возникшие из прокамбия, называются первичными, из камбия - вторичными.

Ксилема и флоэма, совместно располагаясь, образуют проводящие пучки. Развитие проводящих пучков начинается под конусом нарастания из клеток прокамбия. Элементы первичной флоэмы и ксилемы образуются из клеток обращенных к периферии органа. Между ними не остается меристематических клеток, которые могли бы дать новые проводящие элементы. В этом случае пучки считаются закрытыми, которые уже закончили свой рост. Они характерны для всех однодольных и папоротникообразных растений, встречаются у двудольных. В большинстве случаев в стеблях двудольных и голосеменных растений после образования первичной флоэмы и первичной ксилемы между ними остаются меристематические клетки. Они начинают делиться в основном тангентально. Возникшая ткань называется камбием. Благодаря тангентальному делению клеток камбия образовавшиеся из них элементы откладываются правильными радиальными рядами. К периферии продолжают нарастать элементы флоэмы, но уже вторичной, а к центру — элементы вторичной ксилемы. Такой

пучок открыт для дальнейшего роста, поэтому его называют *открытым пучком* (рис.13).

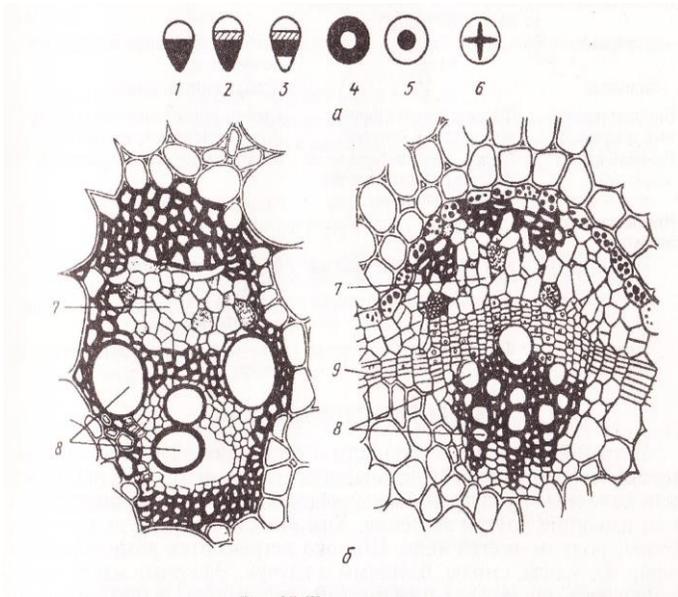


Рис. 13. Проводящие пучки: а – схема разных типов проводящих пучков: 1 – коллатеральный закрытый; 2 – то же открытый; 3- биколлатеральный открытый; 4, 5 – концентрические закрытые (4 амфивазальный, 5 – амфикрибральный); 6 – радиальный тетраархный пучок. Флоэма светлая, ксилема черная, камбий заштрихован; б- коллатеральные пучки на поперечном срезе (слева закрытый, справа открытый): 7- флоэма; 8- ксилема; 9- камбий.

По взаиморасположению ксилемы и флоэмы различают пучки *коллатеральные* (флоэма лежит кнаружи от ксилемы) пучки могут быть открытыми и закрытыми, они встречаются наиболее часто.

Биколлатеральные пучки – флоэма расположена с обеих сторон ксилемы, пучки открытые. Наружная флоэма здесь первичная и вторичная отделена от ксилемы камбием, внутренняя флоэма является первичной.

Концентрические пучки, в которых или ксилема окружает флоэму, или флоэма – ксилему, всегда закрытые.

В молодых корнях у всех растений развиваются *радиальные закрытые пучки*. В них ксилема и флоэма расположены по радиусам. По числу участков ксилемы и флоэмы различают радиальные пучки: диархные (в пучке два участка ксилемы и два флоэмы), триархные (три участка ксилемы и флоэмы), тетрархные (четыре участка), пентархные (пять участков) и полиархные (больше пяти участков ксилемы и флоэмы).

Вопросы для самоконтроля:

1. Какие ткани относят к проводящим?
2. Какую роль играют проводящие ткани в жизни растений?
3. Какие ткани обеспечивают нисходящий ток?
4. Какие ткани обеспечивают восходящий ток?
5. Где находятся клетки- спутницы?
6. Какие сосуды имеют наибольший диаметр и какие наименьший?

2.6. Выделительные ткани

Выделительные ткани классифицируют на наружные и внутренние в зависимости от того, выделяют ли они секретируемые вещества наружу или изолируют внутри.

К наружным выделительным структурам *железистые волоски и желёзки*. Они представляют собой трихомы эпидермы. Они состоят из живых клеток, обычно имеют удлиненную ножку из одной или нескольких клеток и одно- или многоклеточную головку. Клетки головки выделяют секрет под кутикулу. При разрыве кутикулы вещество изливается наружу, после чего может образоваться новая кутикула и накопиться новая капля секрета.

Железистые волоски цветков герани, листьев и цветков душистого табака и др. выделяют эфирные масла; сидячие головчатые волоски, образующие мучнистый налет на листьях мари и лебеды, - воду и соли (рис.14).

Желёзки отличаются от волосков короткой ножкой из несекретирующих клеток и многоклеточной головкой. Они характерны у мяты, лаванды, полыни, черной смородины.

Нектарники обычно образуются на частях цветка, но могут встречаться и на других надземных органах растения. Они встречаются в виде отдельных поверхностных железистых клеток или находиться в ямках (лютик), желобках, возвышаться в виде бугорков, подушечек. Нектар

представляет собой водный раствор сахаров с небольшой примесью белков, спиртов и ароматических веществ. Он выделяется периодически небольшими порциями.

Следующий вид выделительных тканей – осмофоры, которые представляют собой или специализированные клетки эпидермы, или особые желёзки, где секретируются ароматические вещества. Аромат цветка создается секретцией сложной смеси органических соединений, главным образом эфирных масел.

Гидатоды выделяют капельно-жидкую воду и растворенные в ней соли. При избытке воды и ослаблении транспирации через гидатоды происходит *гуттация* - выделение капель воды из внутренних частей листа на его поверхность. Вода подается непосредственно трахеидами окончаний проводящих пучков.

Переваривающие желёзки на листьях насекомоядных растений, например росянки, венеериной мухоловки и др., выделяют жидкость, содержащую пищеварительные ферменты и кислоты.

Секреторные вместилища разнообразны по форме и происхождению. К ним относятся *схизогенные* и *лизигенные вместилища*. *Схизогенные вещества* образуются вследствие расхождения клеток и формирования межклетника, выстланного живыми эпителиальными клетками и

заполненного выделенными веществами. К ним относятся смоляные ходы хвойных растений. *Лизигенные* вместилища возникают в результате растворения группы клеток с продуктами секреции. Такие вместилища видны в коже плодов цитрусовых (апельсина, лимона, мандарина).

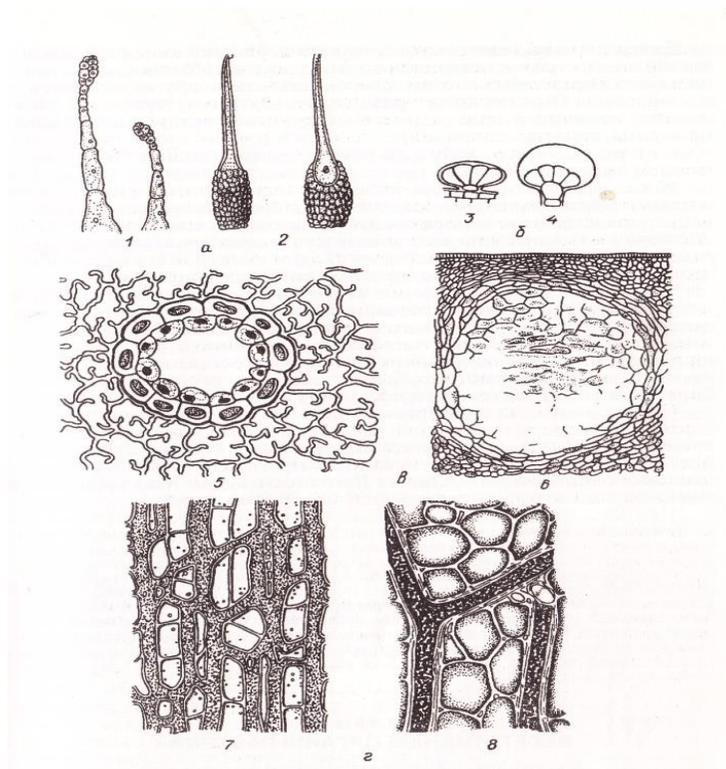


Рис. 14. Выделительные ткани: а – железистые волоски: 1 – табака; 2- крапивы; б- железки мяты: 3- с нерастянутой кутикулой; 4 – с растянутой кутикулой; в – вместилища выделений на поперечных срезах: 5- схизогенный смоляной ход; 6 – лизигенное вместилище в околоплодник мандарина; г – млечники: 7 – членистый у латука; 8- нечленистый у молочая.

Млечники - особый тип выделительной ткани. Они представляют собой живые клетки или ряды слившихся клеток, пронизывающие все растение. В зрелом млечнике протопласт занимает постенное положение, полость млечника занята млечным соком - латексом, клеточные стенки неодревесневающие, эластичные. *Латекс* представляет собой эмульсию белого, реже оранжевого или красного цвета. Жидкая основа латекса — клеточный сок, в котором растворены или взвешены углеводы (крахмальные зерна у молочайных, сахара у астровых), белки (у фикуса), жиры, танины, слизи, эфирные масла, каучук.

Вопросы для самоконтроля:

1. Какие функции выполняют выделительные ткани?
2. Какие ткани относятся к внутренним выделительным структурам?
3. Какие структуры относятся к внешним выделительным тканям?
4. В каких частях растений располагаются осмофоры?
5. Как функционируют железистые волоски?
6. Как функционируют млечники?
7. Приведите примеры растений у которых образуются лизигенные вместилища?
8. В каких случаях происходит гуттация, приведите примеры?
9. Как долго сохраняется аромат цветка и от каких факторов зависит?

Литература:

1. Абаимов В.Ф. Дендрология: учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений/ В.Ф. Абаимов. – 3-е изд., перераб. – М.: Издательский центр «Академия», 2009. – 368 с.

2. Дегтярева С.И. Дендрология. Эколого-биологическая характеристика покрытосеменных древесных растений: лабораторный практикум [Электронный ресурс]: – Воронеж: ВГЛТА (Воронежская государственная лесотехническая академия), 2013. – 79 с. - <http://e.lanbook.com/books/element>.

3. Дорофеева В.Д. декоративная дендрология. Покрытосеменные: лабораторный практикум [Электронный ресурс]: - Воронеж: ВГЛТА (Воронежская государственная лесотехническая академия), 2013.–107с.- <http://e.lanbook.com/books/element>.

4. Коровин В.В., Брынцев В.А., Романовский М.Г. Введение в общую биологию. Теоритические вопросы и проблемы: Учеб. Пособие.- 2-е изд., стер. – СПб.: Извадельство «Лань», 2018.-536с.: ил.- (Учебники для вузов. Специальная литература).

5. Мухаметшина А.Р., Сабиров А.М. Методические указания для проведения лабораторных работ по «ботанике» для студентов направления подготовки 35.03.01 Лесное дело.- Казань: Изд-во казанский ГАУ, 2015. – 43 с.

6. Мухаметшина А.Р. Ботаника. Методические указания к выполнению практических работ для бакалавров по направлениям подготовки 35.03.01 – Лесное дело и 35.03.10 – Ландшафтная архитектура - Казань: Изд-во Казанский ГАУ, 2019. – 38 с.

7. Учебная полевая практика по ботанике: Учебное пособие. / Сост. Т.М. Хромова.- СПб.: Издательство «Лань», 2019.-164 с.: ил. - (Учебники для вузов. Специальная литература).

8. Попова О.С., Попов В.П., Хараханова Г.У. Древесные растения лесных, защитных и зеленых насаждений: Учебное пособие. – СПб.: Издательство «Лань», 2010. – 192 с.

9. Потапова Е.Ю., Щербинина А.А.. Дендрология. Часть 1. Конспект лекций. -М.: Изд-во МГУЛ, 2009. 250 с.

10. Потапова Е.Ю. Краткий справочник по морфологии деревьев и кустарников (определитель). -М.: Изд-во МГУЛ, 2007. 80 с.

11. Пчелин В.И., Лебедева Э.П., Соколова Н.А. Определитель хвойных древесных растений./Учебное пособие. –Йошкар-Ола.: МарГТУ, 1995. 76 с.

12 . Родионова А.С. Лесная ботаника: Учебное пособие для вузов. – М. Лесн. Пром-сть, 1980. – 248 с.

ISBN 978-5-6040633-1-6



9 785604 063316