

**С.Г. Зайчикова
Е.И. Барабанов**

БОТАНИКА

УЧЕБНИК

ДЛЯ ФАРМАЦЕВТИЧЕСКИХ УЧИЛИЩ И КОЛЛЕДЖЕЙ

Министерство науки и высшего образования РФ

Рекомендовано ФГАОУ ВО «Первый МГМУ им. И.М. Сеченова»
Минздрава России (Сеченовский Университет) к использованию
в образовательных учреждениях среднего профессионального
образования по специальности 33.02.01 «Фармация»
по ОП.00 «Общепрофессиональные дисциплины»,
ОП.07 «Ботаника» по дисциплине «Ботаника»



Москва
ИЗДАТЕЛЬСКАЯ ГРУППА
«ГЭОТАР-Медиа»
2022

ОГЛАВЛЕНИЕ

Введение	7
Глава I. Цитология	9
История развития клетки	9
Строение растительной клетки	10
Деление эукариотических клеток	34
Митоз	36
Мейоз	38
Глава II. Растительные ткани	43
Классификация тканей	43
Образовательные ткани	44
Покровные ткани	47
Основные ткани	55
Механические ткани	56
Проводящие ткани	60
Выделительные ткани	63
Глава III. Вегетативные органы высших растений	66
Корень и корневая система	66
Побег и система побегов	80
Лист — боковой орган побега	101
Глава IV. Генеративные органы высших растений	113
Теории происхождения цветка	113
Цветок	113
Семязачаток	123
Соцветия	129
Плод	134
Семя	141
Глава V. Царство Дробянки (<i>Mychota</i>). Царство Протоктисты (<i>Protoctista</i>). Царство Грибы (<i>Mycota, Fungi</i>).	150

Таксономические категории и таксоны.	
Бинарная номенклатура	150
Надцарство Доядерные организмы — Прокариоты	
(<i>Procariota</i>). Царство Дробянки (<i>Mychota</i>)	152
Подцарство Настоящие бактерии (<i>Bacteriobionta</i>)	152
Подцарство Оксифотобактерии (<i>Oxyphotobacteria</i>).	
Отдел Цианобактерии (сине-зеленые водоросли; <i>Cyanobacteria</i>)	158
Подимперия Ядерные организмы, или Эукариоты (<i>Eucariota</i>).	
Царство Протоктисты (<i>Protoctista</i>)	160
Грибоподобные протоктисты	161
Отдел Оомикоты (<i>Oomycota</i>)	161
Отдел Хитридиомикоты (<i>Chytridiomycota</i>)	162
Протоктисты водоросли.	162
Отдел Эвгленовые (<i>Euglenophycota</i>)	163
Отдел Красные водоросли (багрянки) — <i>Rhodophycota</i> (<i>Rhodophyta</i>)	165
Отдел Бурые водоросли (<i>Phaeophyta</i>)	166
Отдел Зеленые водоросли (<i>Chlorophyta</i>)	169
Царство грибы (<i>Mycota, Fungi</i>)	176
Отдел Зигомикоты (<i>Zygomycota</i>)	179
Отдел Сумчатые грибы, или Аскомикоты (<i>Ascomycota</i>)	181
Отдел Базидиомикоты (<i>Basidiomycota</i>)	185
Отдел Дейтеромикоты (<i>Deuteromycota</i>), или Несовершенные грибы (<i>Fungi Imperfecti</i>)	187
Отдел Лишайники (<i>Lichenes</i>)	189
 Глава VI. Царство растения (<i>Plantae, Embryophyta, Phytobiota</i>)	 194
Высшие споровые растения	195
Отдел Моховидные (<i>Bryophyta</i>)	197
Отдел Плауновидные (<i>Lycopodiophyta</i>)	203
Отдел Хвощевидные (<i>Euqisetophyta</i>)	206
Отдел Папоротниковидные (<i>Polypodiophyta</i>)	208
 Глава VII. Семенные растения	 212
Отдел Голосеменные (<i>Pinophyta</i>)	213
Класс Гинкговые (<i>Ginkgoopsida</i>)	219
Класс Гнетовые (<i>Gnetopsida</i>)	220
Порядок Гнетовые (<i>Gnetopsida</i>)	220
Порядок Эфедровые (<i>Ephedrales</i>)	220
Класс Хвойные (<i>Pinopsida</i>)	222

Глава VIII. Семенные растения. Отдел Покрытосеменные	
(<i>Angiospermae</i>), или Цветковые (<i>Magnoliophyta</i>)	225
Общая характеристика Покрытосеменных	225
Происхождение Покрытосеменных	227
Главнейшие таксономические группы Цветковых (<i>Magnoliophyta</i>)	229
Класс Двудольные (<i>Dycotyledones</i>), или МагнолиоПСиды (<i>Magnoliopsida</i>)	230
Подкласс Ранункулиды (<i>Ranunculidae</i>)	230
Порядок Лютикоцветные (<i>Ranunculales</i>)	230
Семейство Лютиковые (<i>Ranunculaceae</i>)	230
Порядок Макоцветные (<i>Papaverales</i>)	232
Семейство Маковые (<i>Papaveraceae</i>)	232
Подкласс Кариофиллиды (<i>Caryophyllidae</i>)	234
Порядок Гречишноцветные (<i>Polygonales</i>)	234
Семейство Гречишные (<i>Polygonaceae</i>)	234
Подкласс Дилленииды (<i>Dilleniidae</i>)	237
Порядок Каперцовые (<i>Capparales</i>)	237
Семейство Крестоцветные (<i>Cruciferae</i> , или <i>Brassicaceae</i>)	237
Порядок Мальвоцветные (<i>Malvales</i>)	240
Семейство Мальвовые (<i>Malvaceae</i>)	240
Порядок Крапивоцветные (<i>Urticales</i>)	242
Семейство Крапивные (<i>Urticaceae</i>)	242
Порядок Молочайные (<i>Euphorbiales</i>)	244
Семейство Молочайные (<i>Euphorbiaceae</i>)	244
Подкласс Розиды (<i>Rosidae</i>)	246
Порядок Розоцветные (<i>Rosales</i>)	246
Семейство Розоцветные, или Розаные (<i>Rosaceae</i>)	246
Порядок Бобовые (<i>Leguminosae</i> , или <i>Fabales</i>)	252
Семейство Мотыльковые (<i>Fabaceae</i> , или <i>Leguminosae</i>)	252
Порядок Крушиноцветные (<i>Rhamnales</i>)	256
Семейство Крушиновые (<i>Rhamnaceae</i>)	256
Порядок Сельдерейные (<i>Apiales</i>), или Зонтикоцветные (<i>Umbelliferae</i>)	257
Семейство Сельдерейные (<i>Apiaceae</i>), или Зонтичные (<i>Umbelliferae</i>)	257
Порядок Ворсянковые (<i>Dipsacales</i>)	260
Семейство Валериановые (<i>Valerianaceae</i>)	260
Подкласс Ламииды (<i>Lamiidae</i>)	262
Порядок Пасленоцветные (<i>Solanales</i>)	262
Семейство Пасленовые (<i>Solanaceae</i>)	262

Порядок Норичникоцветные (<i>Scrophulariales</i>)	265
<i>Семейство Норичниковые (Scrophulariaceae)</i>	265
Порядок Яснотковые (<i>Lamiales</i>)	267
<i>Семейство Губоцветные (Labiatae),</i> <i>или Яснотковые (Lamiaceae)</i>	268
Подкласс Астериды (<i>Asteridae</i>)	271
Порядок Астроцветные (<i>Asterales</i>)	271
<i>Семейство Сложноцветные (Compositae,</i> <i>или Asteraceae)</i>	273
Класс Однодольные (<i>Monocotyledones</i> , или <i>Lilipsida</i>)	275
Подкласс Лилииды (<i>Liliidae</i>)	275
Порядок Лилиецветные (<i>Liliales</i>)	275
<i>Семейство Лилейные (Liliaceae)</i>	275
Порядок Амариллисоцветные (<i>Amaryllidales</i>)	277
<i>Семейство Луковые (Alliaceae)</i>	277
Порядок Спаржевые (<i>Asparagales</i>)	279
<i>Семейство Ландышевые (Convallariaceae)</i>	279
Порядок Злакоцветные (<i>Poales</i>)	281
<i>Семейство Злаковые (Gramineae, или Poaceae)</i>	281
Алфавитный указатель растений	284
Рекомендуемая литература	287

КЛАССИФИКАЦИЯ ТКАНЕЙ

Понятие о ткани. Царство растений состоит из одноклеточных и многоклеточных организмов. Если организм одноклеточный, в его единственной клетке происходят все необходимые процессы жизнедеятельности; если он многоклеточный, то различные клетки объединяются в группы одинаково функционирующих клеток, в так называемые *ткани*.

Ткани — это устойчивые, закономерно повторяющиеся комплексы клеток, сходные по происхождению, строению и приспособленные к выполнению одной или нескольких функций.

Согласно выполняемым функциям выделяют 6 типов тканей: *образовательные* (или меристемы — от греч. *meristos* — делимый) и *постоянные*, включающие покровные, основные, механические, проводящие, выделительные ткани.

Ткань называется *простой*, если все ее клетки одинаковы по форме и функциям (паренхима, склеренхима, колленхима). *Сложные* ткани (проводящие) состоят из клеток, неодинаковых по форме, внутреннему строению и функциям, но связанных общим происхождением (например, ксилема, образованная камбием).

Существует еще классификация тканей, основанная на их происхождении. По этой классификации ткани подразделяют на *первичные* и *вторичные*.

Из первичной меристемы, находящейся на верхушке побега и в кончике корня, а также из зародыша семени формируются *первичные постоянные ткани* (эпидерма, колленхима, склеренхима, ассимиляционная ткань, эпиблема). Клетки постоянных тканей неспособны к дальнейшему делению. Из клеток специализированной меристемы — прокамбия — формируются *первичные проводящие ткани* (первичная ксилема, первичная флоэма).

Из клеток вторичной меристемы формируются: из камбия — *вторичные ткани* (вторичная ксилема, вторичная флоэма), из феллогена — перидерма (пробка, феллодерма), возникающая при утолщении стебля и корня. Вторичные ткани, как правило, встречаются у голосеменных и у двудольных покрытосеменных растений. Мощное развитие вторичных тканей (древесины и луба) характерно для древесных растений.

Образовательные ткани

Образовательные ткани благодаря постоянному митотическому делению их клеток обеспечивают образование всех тканей растения, т.е. фактически формируют его тело. Любая клетка в своем развитии проходит 3 стадии: эмбриональную, стадию роста и дифференциации (т.е. приобретение клеткой определенной функции). По мере дифференциации зародыша первичная меристема сохраняется только на верхушке будущего побега (в конусе нарастания) и на кончике корня — это апикальные (верхушечные) меристемы. Зародыш любого растения состоит из клеток меристемы. Клетки первичной меристемы имеют густую цитоплазму и крупные ядра, интенсивно делящиеся митозом. В гиалоплазме много диффузно разбросанных рибосом, пропластид, митохондрий и диктиосом. Вакуолей немного, и они мелкие. Проводящие ткани образуются из прокамбия и камбия, имеют прозенхимную форму и крупные вакуоли. Клетки прокамбия в поперечном сечении многоугольные, а камбия — прямоугольные (табл. 2.1).

Первичные меристемы

Первичные меристемы происходят непосредственно из меристемы зародыша и обладают способностью к делению. По положению в теле растения они могут быть апикальными, интеркалярными и латеральными.

Таблица 2.1. Характеристика меристем

Месторасположение	Происхождение	
	первичное	вторичное
Верхушечные (апикальные)	Конусы нарастания побега и корня	—
Боковые (латеральные)	Прокамбий, перицикл	Камбий, феллоген, раневые меристемы
Вставочные (интеркалярные)	Меристема междоузлий (у злаков), верхушка цветоносов (семейство ирисовые, лилейные) и черешков листьев	—

Апикальные (верхушечные) меристемы располагаются у взрослых растений на верхушках стеблей (рис. 1, см. цв. вкл.) и кончиках корней и обеспечивают рост тела растения в длину. У стеблей в конусе нарастания выделяют 2 меристематических слоя: *тунику*, из которой образуются покровная ткань и периферическая часть первичной коры, и *корпус*, из которого образуются внутренняя часть первичной коры и центральный осевой цилиндр (рис. 2.1).

В кончике корня различают 3 слоя гистогена: *дерматоген*, из которого формируется первичная покровно-всасывающая ткань — ризодерма; *перibleму*, из которой возникают ткани первичной коры, и *плером*, образующий ткани центрального осевого цилиндра (рис. 2.2).

Латеральные (боковые) меристемы по происхождению могут быть первичными и вторичными. На поперечном срезе осевых органов они имеют вид колец. Примером первичной боковой меристемы являются прокамбий, перицикл. *Прокамбий* — меристема, из которой формируются первичные элементы сосудисто-волокнистых пучков (первичные флоэма и ксилема) и камбий — вторичная меристема. При этом клетки прокамбия непосредственно дифференцируются в клетки первичных проводящих тканей.

Интеркалярные (вставочные) меристемы чаще первичные (остаточные) и сохраняются в виде отдельных участков в зонах активного роста в различных частях растения (например, в основании черешков листьев, у оснований междоузлий). У злаков деятельность этой меристемы в основании междоузлий ведет к их удлинению, что обеспечивает рост стебля злака в длину.

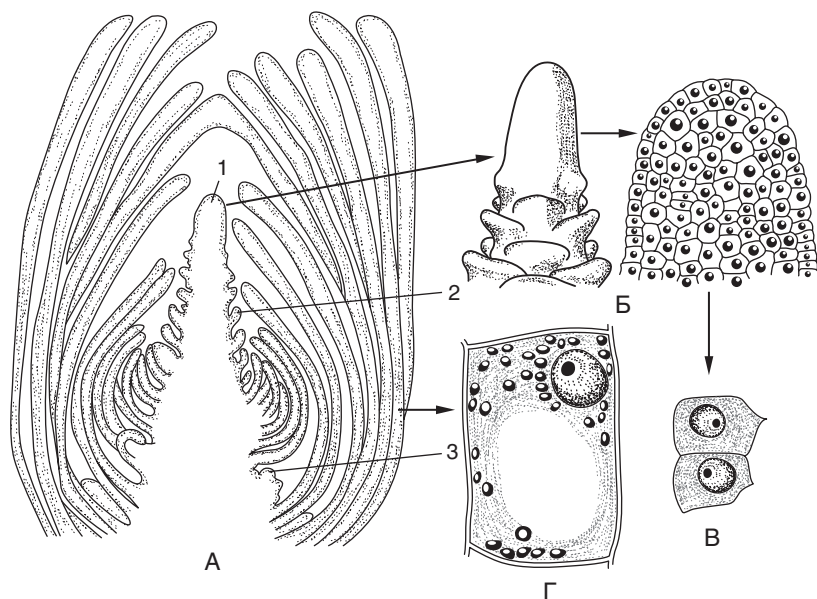


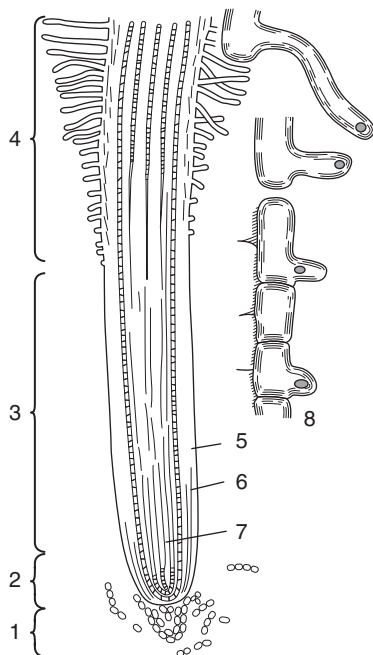
Рис. 2.1. Апоикальные меристемы стебля (верхушка побега элодеи): А — продольный срез; Б — конус нарастания (внешний вид и продольный срез); В — клетки первичной меристемы; Г — паренхимная клетка сформировавшегося листа; 1 — конус нарастания; 2 — зачаток листа; 3 — бугорок пазушной почки

Вторичные меристемы

Вторичная боковая (латеральная) меристема представлена *камбием* и *феллогеном* и формируется из промеристем (прокамбия) или постоянных тканей путем их дедифференцировки. Клетки камбия делятся перегородками, параллельными поверхности органа (периклинально). Из клеток, отложенных камбием наружу, развиваются элементы вторичной флоэмы, а внутрь из отложенных камбием — вторичной ксилемы. Камбий, возникший из постоянных тканей путем дедифференцировки, называют *добавочным*. По строению и характеру своей деятельности он не отличается от камбия, возникшего из промеристем. Феллоген формируется из постоянных тканей, расположенных в субэпидермальных слоях (под эпидермой). Делясь параллельно поверхности органа, феллоген отделяет наружу будущие клетки пробки (феллемы), а внутрь — клетки феллодермы. Таким образом, феллоген формирует вторичную покровную ткань — *перидерму*.

Рис. 2.2. Апоикальные меристемы корня (кончик корня проростка пшеницы):

1 — корневой чехлик; 2 — зона деления клеток; 3 — зона растяжения клеток; 4 — зона всасывания; 5 — дерматоген; 6 — периллема; 7 — плеврома; 8 — образование корневого волоска из клеток эпилеммы



Боковые меристемы располагаются параллельно их поверхности, и обеспечивают рост осевых органов двудольных растений в толщину.

Раневые меристемы образуются при повреждении тканей и органов. Вокруг повреждения живые клетки дедифференцируются, начинают делиться и тем самым превращаются во вторичную меристему. Их задача — образовать плотную защитную ткань, состоящую из паренхимных клеток, — *каллюс*. Это ткань белого или желтоватого цвета, которая возникает при прививках, обеспечивая срастание привоя с подвоем и в основании черенков.

Покровные ткани

Первичной покровной тканью является *эпидерма*, которая состоит из нескольких типов клеток: собственно-эпидермальных, околоустьичных, замыкающих клеток устьица и трихом. Наружные стенки клеток эпидермы покрыты пленкой — кутикулой. У некоторых растений (агавы, кливии, лука) толстые стенки листьев имеют несколько кутикулизованных слоев, чередующихся со слоями целлюлозы.

Снаружи откладывается чистый кутин, образуя непрерывный слой кутикулы различной толщины. Далее вглубь следуют так называемые кутикулярные слои стенки, состоящие из целлюлозы, пектиновых веществ, радиально расположенных слоев воска и распределенного в беспорядке между ними слоев кутина. Самый внутренний слой клеточной стенки, прилегающий к полости клетки, не содержит кутина. Кутикула иногда вклинивается между боковыми стенками клеток (рис. 2.3). Она защищает клетки от механических повреждений, проникновения паразитов и поглощает ультрафиолетовые лучи.

Кутинизация рассматривается как приспособление для уменьшения испарения (транспирации) и вымывания веществ из клеток выпадающими осадками.

Пектиновые вещества и целлюлоза, входящие в клеточную стенку, могут подвергаться ослизнению с образованием *слизей* и *камедей*. Они представляют собой полимерные углеводы, родственные пектиновым веществам, и отличаются способностью к сильному набуханию при соприкосновении с водой. Камеди в набухшем состоянии

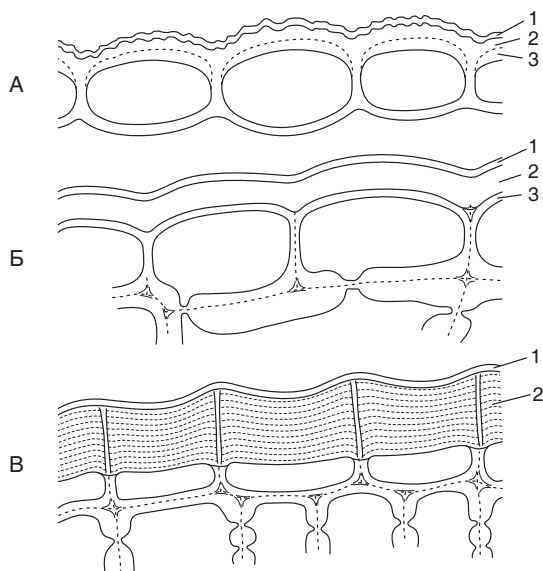


Рис. 2.3. Кутинизированная оболочка (поперечный срез):

А — лист гвоздики перистой; Б — стебель *Cereus triangularis* (семейство кактусовых); В — стебель *Kleinia nerifolia* (семейство сложноцветных); 1 — кутикула; 2 — кутикулярные слои; 3 — целлюлозный слой наружной стенки клеток

клейки и могут вытягиваться в нити, тогда как слизи сильно расплываются и в нити не вытягиваются. Пектиновые слизи встречаются у представителей следующих семейств: лилейных, крестоцветных, мальвовых, липовых, розоцветных, в отличие от целлюлозных слизей, встречающихся гораздо реже (например, у орхидных).

Устьица представляют собой высокоспециализированные образования эпидермы, состоящие из 2 замыкающих клеток бобовидной формы и устьичной щели (своеобразного межклетника между ними). Имеются главным образом в листьях, но встречаются и на стебле (рис. 2.4).

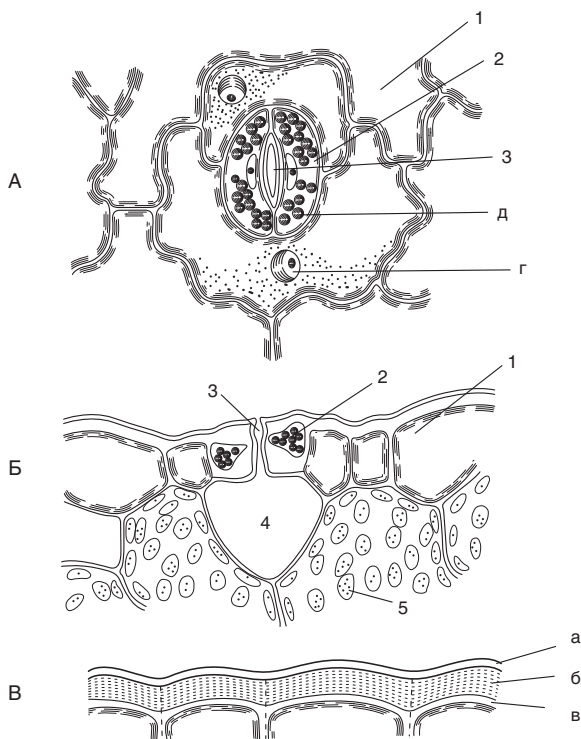


Рис. 2.4. Строение устьица:

А, Б — кожица листа тимьяна (вид сверху и на поперечном срезе); В — кожица со стебля цереус (семейство кактусовых); 1 — собственно эпидермальные клетки; 2 — замыкающие клетки устьица; 3 — устьичная щель; 4 — воздухоносная полость; 5 — клетки хлорофиллоносной паренхимы; а — кутикула; б — кутикулярный слой — оболочка с суберином и воском; в — целлюлозный слой стенки; г — ядро с ядрышком; д — хлоропласты

Стенки замыкающих клеток утолщены неравномерно: клеточные стенки, направленные к щели (брюшные), значительно утолщены по сравнению с направленными от щели (спинные стенки). Щель может расширяться и сужаться, регулируя транспирацию и газообмен. Под щелью располагается крупная полость (межклетник), называемая дыхательной, она окружена клетками мезофилла листа.

Замыкающие клетки окружены околоустьичными клетками, которые совместно образуют устьичный комплекс (рис. 2.5). Различают следующие основные типы устьичных комплексов:

1) *аномоцитный* (беспорядочный) — замыкающие клетки не имеют ярко выраженных околоустьичных клеток; характерен для всех высших растений, исключая хвойные;

2) *анизоцитный* (неравноклеточный) — замыкающие клетки устьища окружены тремя околоустьичными клетками, одна из которых намного крупнее (или меньше) остальных;

3) *парацитный* (параллельно-клеточный) — одна околоустьичная клетка (или более) расположена параллельно замыкающим;

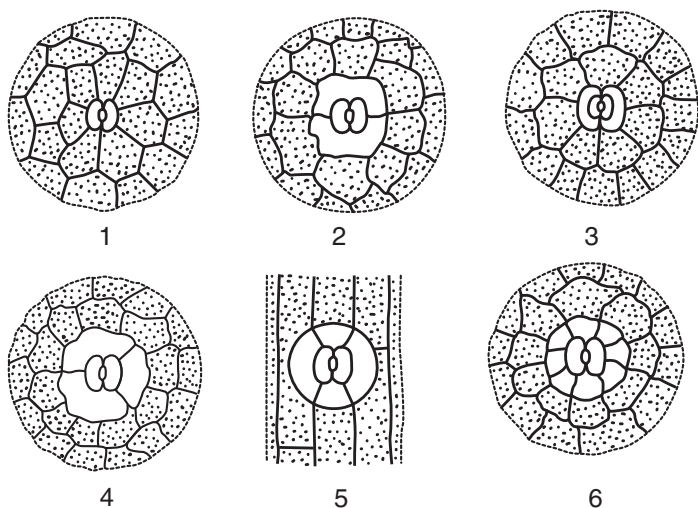


Рис. 2.5. Основные типы устьичного аппарата:

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

4) *диацитный* (перекрестно-клеточный) — две околоустьичные клетки расположены перпендикулярно замыкающим;

5) *тетрацитный* (от греч. *tetra* — четыре) — главным образом у однодольных;

6) *анциклоцитный* (от греч. *kuklos* — колесо) — у папоротников, голосеменных и цветковых.

Устьица обычно располагаются на нижней стороне листа. Однако у водных растений, обладающих плавающими листьями, они находятся только на верхней стороне листа. По форме клеток эпидермы и расположению устьиц можно отличить однодольное растение от двудольного (рис. 2.6).

Механизм работы устьиц обусловлен осмотическими свойствами клеток. При освещении поверхности листа солнцем в хлоропластах замыкающих клеток идет активный процесс фотосинтеза. Насыщение клеток продуктами фотосинтеза — сахарами — влечет за собой активное поступление в клетки ионов калия, вследствие чего концентрация клеточного сока в замыкающих клетках возрастает. Возникает разность концентрации клеточного сока околоустьичных и замыкающих клеток.

В силу осмотических свойств клеток вода из околоустьичных клеток поступает в замыкающие клетки, что ведет к увеличению их объема и резкому возрастанию тургора. Утолщение брюшных стенок замыкающих клеток, обращенных к устьичной

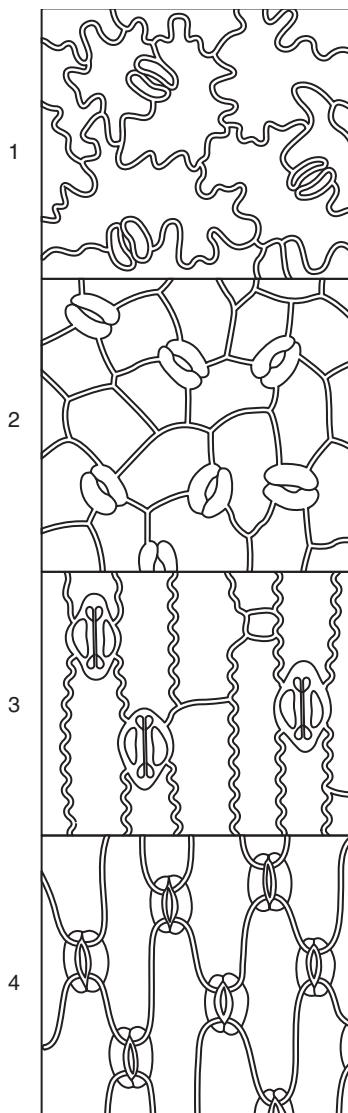


Рис. 2.6. Расположение устьиц на эпидерме (вид с поверхности):
1 — буквица; 2 — арбуз; 3 — кукуруза; 4 — ирис

щели, обеспечивает неравномерное растяжение клеточной стенки; замыкающие клетки приобретают выраженную бобовидную форму и происходит открытие устьичной щели. При падении интенсивности фотосинтеза (например, вечером) снижается образование сахаров в замыкающих клетках. Приток ионов калия прекращается. Концентрация клеточного сока падает в замыкающих клетках по сравнению с таковой в околоустьичных. Вода путем осмоса уходит из замыкающих клеток, и тургор этих клеток понижается, что ведет к закрытию устьичной щели ночью.

Клетки эпидермы плотно сомкнуты между собой, благодаря чему она выполняет ряд функций:

- 1) препятствует проникновению внутрь растения болезнетворных организмов;
- 2) защищает внутренние ткани от механических повреждений;
- 3) осуществляет регуляцию газообмена и транспирации;
- 4) через нее выделяются вода, соли;
- 5) может функционировать как всасывающая ткань;
- 6) принимает участие в синтезе различных веществ, восприятии раздражений, движении листьев.

Часто в собственно-эпидермальных клетках содержатся амилопласты — классическая форма лейкопластов (см. рис. 1.5).

Трихомы — это различные по форме, строению и функциям выросты клеток эпидермы: волоски, чешуйки, щетинки и т.п. Они подразделяются на *кроющие* и *железистые*. Железистые трихомы в отличие от кроющих имеют секреторные клетки с секретом, являющимся продуктом выделения. Кроющие волоски образуют на растении шерстистый, войлочный или иной покров, отражая часть солнечных лучей, чем уменьшают транспирацию. Иногда волоски располагаются только там, где расположены устьица, например на нижней стороне листа мать-и-мачехи. У некоторых растений живые волоски увеличивают общую испаряющую поверхность, что способствует ускорению транспирации.

Размеры трихом варьируют в значительных пределах. Наиболее длинные трихомы (до 5–6 см) покрывают семена хлопчатника. Кроющие трихомы имеют форму простых одноклеточных или многоклеточных, разветвленных или звездчатых волосков. Кроющие трихомы могут длительное время оставаться живыми или быстро отмирать и заполняться воздухом (рис. 2.7) (рис. 2, см. цв. вкл.).

От трихом, возникающих только при участии эпидермальных клеток, отличаются *эмергенцы*, в образовании которых участвуют

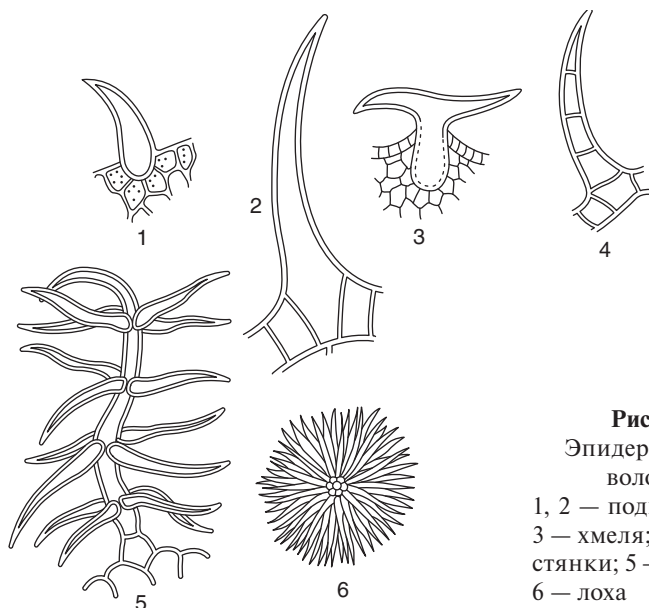


Рис. 2.7.

Эпидермальные
волоски:

- 1, 2 — подмаренника;
3 — хмеля; 4 — напер-
стянки; 5 — коровьяка;
6 — лоха

и более глубоко расположенные ткани субэпидермального слоя (рис. 2.8).

Вторичная покровная ткань называется перидермой. Это сложная покровная ткань стеблей, корней и корневищ многолетних растений. Она сменяет эпидерму осевых органов, которая постепенно отмирает и слущивается. Перидерма образуется из феллогена. Последний закладывается в эпидерме, субэпидермальном слое и даже в глубоких слоях осевых органов. Клетки

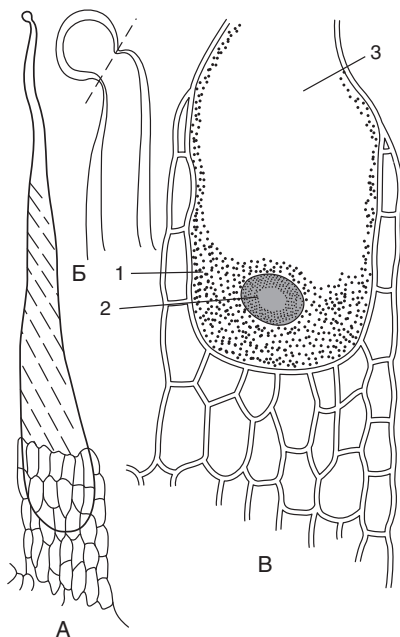


Рис. 2.8. Эмергенцы (у крапивы):
А — общий вид; Б — окончания
волоска (показана линия облома);
В — основание волоска с цитоплаз-
мой (1), ядром (2) и вакуолью (3)

феллогена делятся и наружу откладывают клетки пробки, а внутрь — живые паренхимные клетки феллодермы. В клетках феллодермы стеблей содержатся хлоропласты.

Пробка состоит из мертвых клеток, у которых клеточная стенка пропитана жироподобным веществом — *суберином*. Клетки располагаются ровными рядами, имеют прямоугольную форму (на поперечном срезе), плотно прилегая друг к другу и формируя многослойный футляр. Пробка охраняет внутренние живые ткани от потери влаги, резких температурных колебаний и проникновения микроорганизмов. Живые ткани, лежащие под пробкой, нуждаются в газообмене и удалении избытка влаги. Поэтому под устьищем за счет деления субэпидермальных слоев, а в дальнейшем и феллогена откладываются живые, рыхло расположенные, со множеством межклетников, паренхимные клетки, называемые *выполняющей тканью*, которая разрывает эпидерму и создает возможность газообмена и транспирации с внешней средой. Это структурное образование называется *чечевицей* (рис. 2.9).

Чечевицы, имеющие вид небольших бугорков, отчетливо видны на поверхности побегов деревьев и кустарников. На стволах березы их остатки наблюдаются в виде характерных поперечных черных полосок, у осины они принимают форму ромбов.

Корка (ритидом) является **третичной покровной тканью**, которая образуется у многолетних растений в корне, стебле, корневище. Каж-

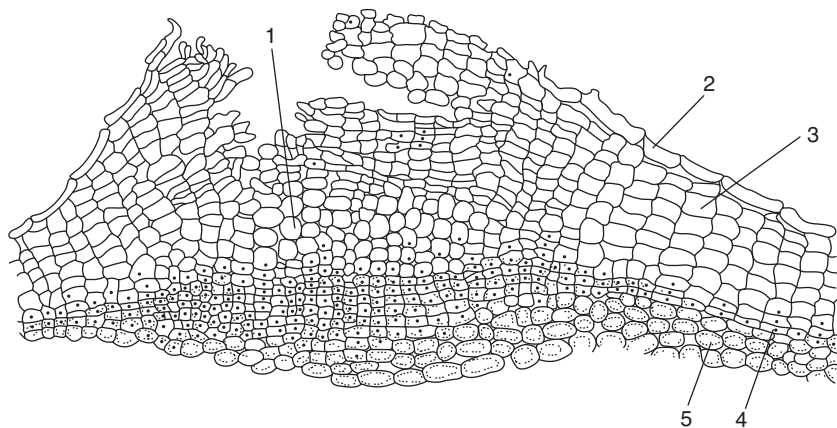


Рис. 2.9. Строение перидермы с чечевицей:

1 — выполняющая ткань чечевицы; 2 — остатки эпидермы; 3 — пробка (феллема); 4 — феллоген; 5 — феллодерма

дый год в более глубоких слоях закладывается новый слой феллогена и образуется перидерма. Наружный слой перидермы — пробка — изолирует все вышележащие ткани, в результате чего они отмирают. Таким образом, совокупность многочисленных перидерм с отмершими между ними тканями и является коркой (рис. 2.10).

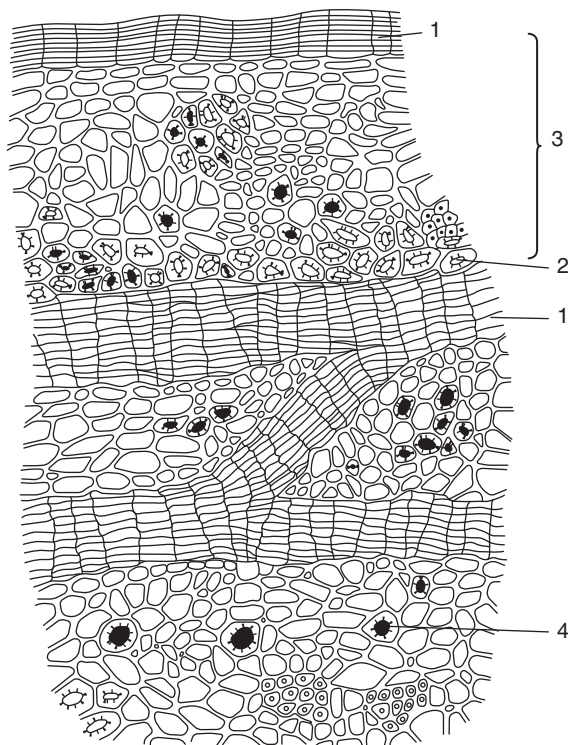


Рис. 2.10. Кора дуба:
1 — слои пробки; 2 —
волокна; 3 — остат-
ки первичной коры;
4 — друзы оксалата
кальция

Основные ткани

Основные ткани составляют большую часть всех органов растений. Они заполняют промежутки между проводящими и механическими тканями и присутствуют во всех вегетативных и генеративных органах. Эти ткани образуются за счет дифференцировки апикальных меристем и состоят из живых parenchymatous клеток, разнообразных по строению и функциям. Различают ассимиляционную, запасную, воздухо- и водоносную parenchymas.

В *ассимиляционной*, или *хлорофиллоносной*, *паренхиме* осуществляется фотосинтез. Эта ткань встречается в надземных органах растений (листьях, молодых зеленых стеблях) и называется *хлоренхимой*.

Запасаящая паренхима преобладает в стебле, корне, корневище. В клетках этой ткани откладываются запасяющие вещества — белки, жиры, углеводы.

Воздухоносная паренхима, или *аэренхима*, состоит из воздухоносных полостей (межклетников), представляющих собой резервуары для запаса газообразных веществ. Эти полости окружены клетками основной паренхимы (хлорофиллоносной или запасящей). Аэренхима хорошо развита у водных растений в различных органах и может встречаться у сухопутных видов; главное ее назначение — участие в газообмене, а также в обеспечении плавучести растений (рис. 2.11).

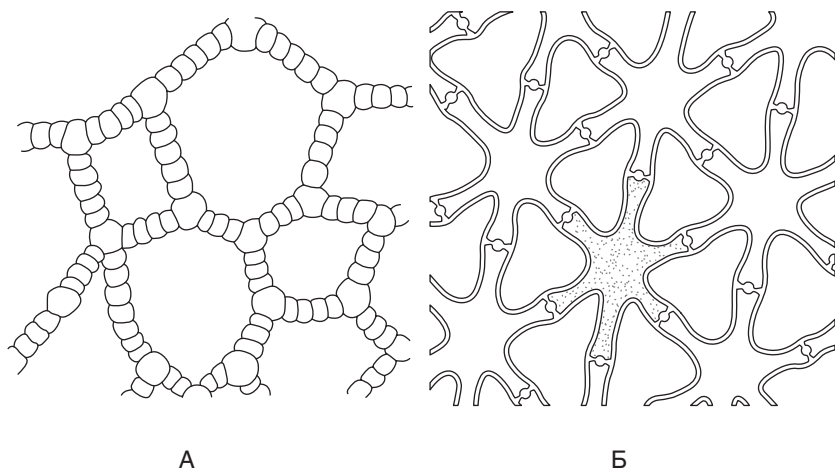


Рис. 2.11. Аэренхима в черешке листа кувшинки (А) и в стебле ситника развесистого (Б)

Клетки водоносной паренхимы содержат в вакуолях слизистые вещества, способствующие удержанию влаги. Преимущественно эти клетки бывают у суккулентов (кактусы, алоэ, агавы).

Механические ткани

Механические ткани — это опорные (арматурные) ткани, образующие скелет растения и обеспечивающие его прочность, вследствие

чего растение способно противостоять нагрузкам на растяжение, сжатие и изгиб. Различают механические ткани с равномерно и неравномерно утолщенными клеточными стенками.

Колленхима. Это первичная по происхождению ткань, клетки которой имеют неравномерно утолщенные клеточные стенки. Различают *уголковую*, *пластинчатую* и *рыхлую колленхиму* (рис. 2.12). Клеточная стенка колленхимы состоит из целлюлозы, гемицеллюлозы и пектиновых веществ. Клетки колленхимы являются хлорофиллоносными, поэтому в подземных органах не встречаются. Эволюционно колленхима возникла из паренхимы. Формируется она из основной меристемы и находится под эпидермой или на расстоянии одного (или нескольких) слоев от нее.

Клетка *уголковой колленхимы* имеет форму вытянутого шестигольного многогранника, у которого утолщение целлюлозной обо-

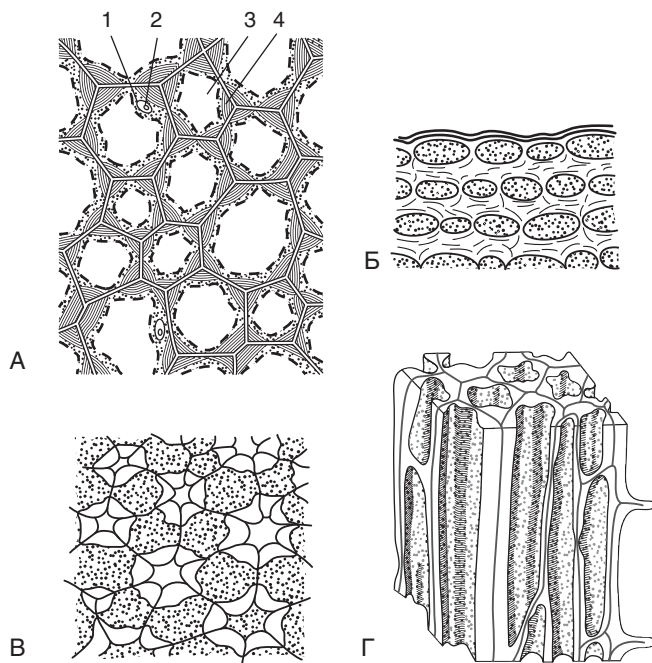


Рис. 2.12. Колленхима:

А — уголковая колленхима: 1 — постенный слой цитоплазмы; 2 — ядро; 3 — вакуоль; 4 — утолщенная оболочка; Б — поперечный разрез через пластинчатую колленхиму; В — рыхлая колленхима с межклетниками; Г — объемное изображение уголковой колленхимы

лочки идет вдоль ребер, а на поперечном срезе утолщения клеточной стенки заметны по углам этого многогранника. Угольковая колленхима встречается по периферии стеблей двудольных растений (в основном травянистых), в черешках листьев и по обеим сторонам крупных жилок листа. Колленхима не препятствует росту органа, в котором она расположена, в длину.

Клетка *пластинчатой колленхимы* имеет форму параллелепипеда, у которого утолщаются только тангентальные стенки (параллельные поверхности стебля). Пластинчатая колленхима встречается, как правило, в стеблях древесных растений, но может быть и в травянистых (у стебля подсолнечника). Клетки угольковой и пластинчатой колленхимы расположены плотно друг к другу, не образуя межклетников. *Рыхлая колленхима* имеет межклетники, а утолщенные клеточные стенки направлены в сторону этих межклетников.

Склеренхимные волокна и склереиды. *Механическая ткань*, состоящая из клеток с одревесневшими и равномерно утолщенными клеточными стенками, называется *склеренхимой*. Ее клеточные стенки одревесневают, т.е. пропитываются лигнином, а ядро и цитоплазма клетки разрушаются. *Склеренхимные волокна* образуют ткань, состоящую из клеток вытянутой формы с заостренными концами и поровыми каналами в клеточных стенках. Эти клетки плотно примыкают друг к другу, и их стенки обладают высокой прочностью. На поперечном срезе клетки многогранны. По происхождению склеренхима может быть первичной, возникающей из прокамбия или перицикла, и вторичной — из клеток камбия.

Если склеренхимные волокна встречаются в древесине (ксилеме), то они называются *древесинными волокнами* (либриформ) (рис. 2.13). Являясь механической частью ксилемы, древесинные волокна защищают сосуды от давления других тканей. Если склеренхимные волокна встречаются в лубе (флоэме), они называются *лубяными волокнами* (камбиформ) (см. рис. 2.13). Лубяные волокна могут быть и неодревесневшими, обладая при этом большой прочностью и эластичностью, что находит применение в текстильной промышленности (например, волокна льна). Если волокна возникают на месте перицикла, они называются *перициклическими*, а если в коре — *кóровыми*.

Склеренхимные клетки, не обладающие формой волокна, называются *склереидами*. Склереиды обычно возникают из клеток основной паренхимы в результате утолщения и лигнификации их клеточных стенок. Они бывают различной формы и встречаются во многих ор-

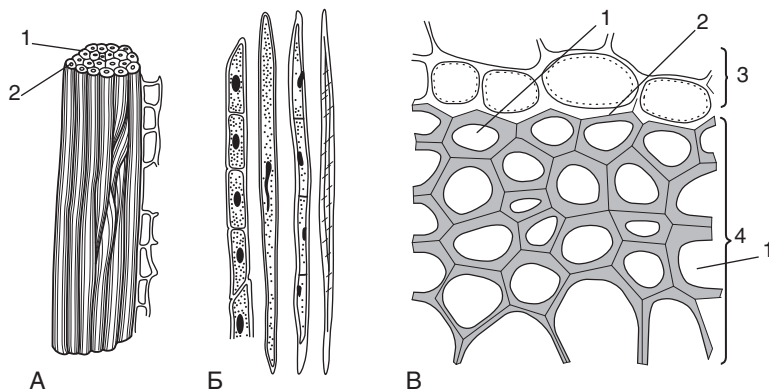


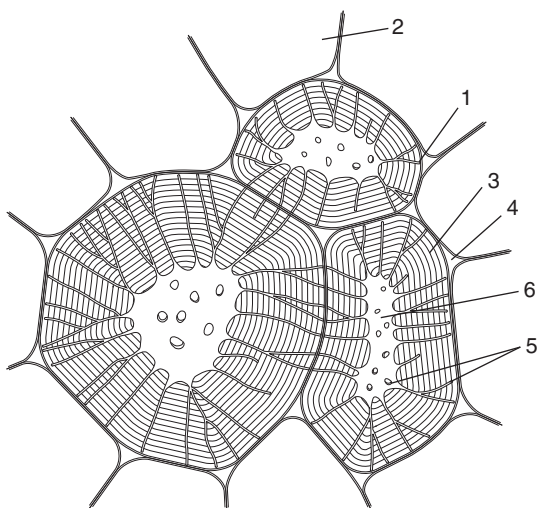
Рис. 2.13. Склеренхима:

А — лубяные волокна: 1 — утолщенная оболочка; 2 — полость клетки; Б — древесинные волокна (либриформ); В — на поперечном срезе стебля тыквы: 1 — полость клетки склеренхимы; 2 — утолщения оболочки; 3 — паренхимные клетки; 4 — склеренхима

ганах растения. Склерейды более или менее изодиаметричной формы (с одинаковым диаметром клетки) называются *брахисклерейдами* (рис. 2.14) или *каменистыми клетками* (в плодах груши). Склерейды в форме берцовой кости с расширением на обоих концах клетки — *остеосклерейды* — встречаются в листьях чая. Склерейды, форма которых напоминает звезду, называются *астросклерейдами* (например,

Рис. 2.14. Каменистые клетки из околоплодника груши:

1 — первичная оболочка; 2 — тонкостенные клетки; 3 — слои вторичной оболочки; 4 — межклетники; 5 — поровые каналы в плане и в разрезе; 6 — полость клетки



в листьях камелии). Удлиненные *палочковидные* клетки склерейд находятся, например, в семенах бобовых (макросклерейды).

Проводящие ткани

Проводящие ткани обеспечивают восходящий и нисходящий ток растения. *Восходящий ток* — это ток минеральных солей, растворенных в воде, идущих от корней по стеблю к листьям. Восходящий ток осуществляется по *сосудам* и *трахеидам ксилемы* (древесины). *Нисходящий ток* — это ток органических веществ, направляющийся от листьев к корням по *ситовидным элементам флоэмы* (луба).

Ксилема и флоэма — это сложные ткани, состоящие из 3 основных элементов (табл. 2.2).

Таблица 2.2. Основные элементы ксилемы и флоэмы

Ткань	Основные элементы		
	проводящие	механические	
Ксилема	Сосуды и трахеиды	Древесинные волокна	Древесинная паренхима
Флоэма	Ситовидные трубки и клетки спутницы	Лубяные волокна	Лубяная паренхима

Проводящие элементы ксилемы. Наиболее древними проводящими элементами ксилемы являются *трахеиды* — это вытянутые клетки с заостренными концами. Трахеиды имеют одревесневшую клеточную стенку. По характеру утолщения оболочек, размерам и расположению в них участков первичных оболочек различают 4 типа трахеид: кольчатые, спиральные, пористые и лестничные (рис. 2.15). К наиболее древним пористым трахеидам относят лестничные трахеиды.

Сосуды (или трахеи) представляют собой однорядный продольный тяж клеток, называемых члениками. В филогенезе членики трахеи произошли из трахеид. Благодаря перфорациям между члениками вдоль всего сосуда свободно осуществляется ток жидкости. Утолщения клеточных оболочек у сосудов бывают кольчатыми, спиральными, лестничными, сетчатыми и пористыми (точечными).

Проводящие элементы флоэмы у архегонияльных растений, кроме мхов, представлены *ситовидными клетками*. На их продольных стенках имеются сквозные отверстия, напоминающие сито, а потому

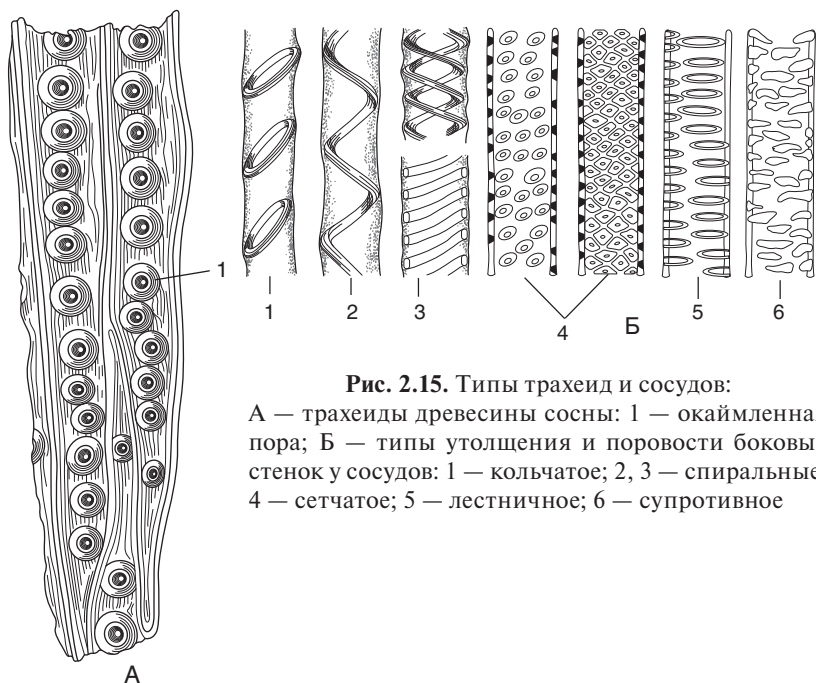


Рис. 2.15. Типы трахейд и сосудов:
 А — трахейды древесины сосны: 1 — окаймленная пора; Б — типы утолщения и поровости боковых стенок у сосудов: 1 — кольчатое; 2, 3 — спиральные; 4 — сетчатое; 5 — лестничное; 6 — супротивное

называемые ситовидными полями. У покрытосеменных растений в процессе эволюции сформировался 2-й тип проводящих элементов — *ситовидные трубки*, представляющие собой продольный тяж клеток, называемых члениками. Конечные стенки члеников превращены в ситовидные пластинки: *простые* (имеют по одному ситовидному полю) и *сложные* (имеют несколько ситовидных полей). Ситовидные поля могут встречаться и на боковых стенках члеников (у березы). В ситовидном элементе разрушается тонопласт («оболочка» вакуоли), и вакуолярный сок смешивается с гиалоплазмой. Ядро, как правило, при этом разрушается. Каждому членику ситовидной трубки сопутствуют (одна или несколько) специализированных паренхимных клеток — (клетки-спутницы), выполняющие вспомогательную роль в транспорте органических веществ (рис. 2.16). Передвижение по ситовидным трубкам — физиологический процесс, идущий под действием ферментов выделяемых клетками-спутницами.

Сосудисто-волокнистые пучки. Флоэма и ксилема образуют сосудисто-волокнистые пучки, которые располагаются в центральном осевом цилиндре и бывают открытыми и закрытыми.

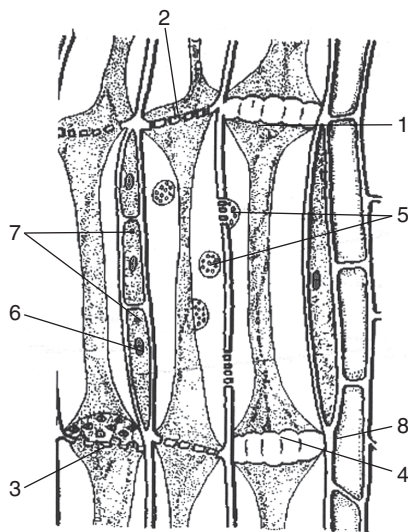


Рис. 2.16. Продольный срез флоэмы:

1 — членик ситовидной трубки с тяжами содержимого; 2 — ситовидные пластинки; 3 — ситовидные отверстия; 4 — мозолистое тело; 5 — ситовидные поля на боковых стенках; 6 — ядро; 7 — сопровождающие клетки; 8 — флоэмная паренхима

Закрытые пучки состоят из ксилемы и флоэмы, между которыми отсутствует камбий и, таким образом, не происходит образования новых элементов флоэмы и ксилемы. Закрытые сосудисто-волокнистые пучки встречаются в стеблях и корневищах однодольных растений.

Открытые пучки имеют камбий между флоэмой и ксилемой. В результате деятельности камбия пучок разрастается и происходит утолщение органа. Открытые сосудисто-волокнистые пучки встречаются во всех осевых органах двудольных и голосеменных растений.

В зависимости от взаимного расположения флоэмы и ксилемы различают 4 типа сосудисто-волокнистых пучков (рис. 2.17).

Чаще всего флоэма лежит по одну сторону от ксилемы, т.е. она примыкает к ксилеме и обращена к периферии органа. Такие пучки называют *коллатеральными*. Они могут быть как закрытыми, так и открытыми. Закрытые коллатеральные пучки встречаются у стеблей и корневищ однодольных растений, а открытые — у стеблей, корневищ и корней двудольных растений.

В *биколлатеральных* пучках флоэма примыкает к ксилеме с 2 сторон. Мощный участок флоэмы обращен к периферии органа и отделен от ксилемы слоем камбия. Внутренняя флоэма развита слабо и примыкает к ксилеме без камбия. Биколлатеральные пучки встречаются у стеблей, корней и корневищ двудольных растений.

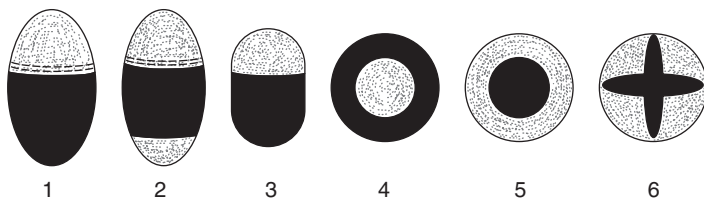


Рис. 2.17. Схема разных типов проводящих сосудисто-волокнистых пучков (поперечные срезы):

1 — открытый коллатеральный; 2 — биколлатеральный; 3 — закрытый коллатеральный; 4, 5 — концентрические (4 — центрофлоэмный, 5 — центроксилемный); 6 — радиальный. Ксилема зачернена, флоэма показана точками, камбий — штрихами

Радиальные пучки составлены ксилемой, которая располагается по радиусам. Между лучами ксилемы находятся участки флоэмы. Эти пучки не имеют камбия и встречаются только у корней в первичном строении.

Концентрические пучки складываются из ксилемы, окружающей флоэму, — *центрофлоэмные пучки* (у большинства корневищ однодольных), а *центроксилемные* — когда флоэма окружает ксилему (у корневищ папоротников).

Выделительные ткани

Выделительные ткани представлены различными образованиями (чаще многоклеточными, реже одноклеточными), выделяющими из растения или изолирующими в его тканях продукты обмена веществ либо воду. У растений различают выделительные ткани внутренней и наружной секреции.

Выделительные ткани внутренней секреции

Вместилища выделений (рис. 2.18) образуются из межклетников и классифицируются по происхождению:

- 1) *лизигенные вместилища*, образующиеся за счет растворения клеточных стенок (лимон, апельсин);
- 2) *схизогенные вместилища*, образующиеся за счет расхождения клеток (у хвой сосны).

Млечники представляют собой систему полостей, выполняющих разнообразные функции: проведение, выделение и накопление раз-

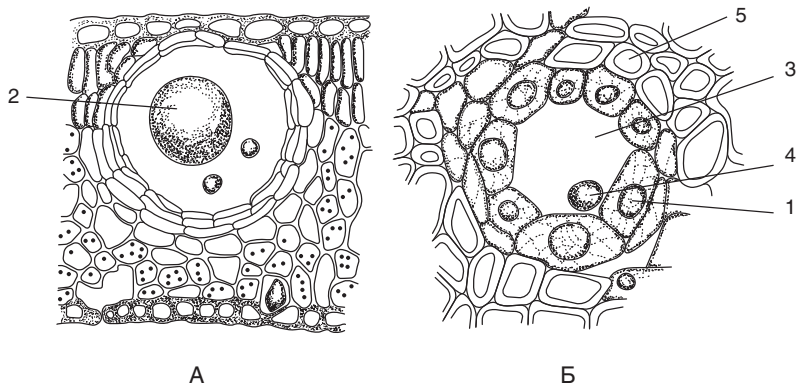


Рис. 2.18. Выделительные ткани:

А — лизигенное вместилище эфирных масел в листе лимона; Б — схизогенное вместилище (смоляной ход) в древесине сосны; 1 — клетки эпителия; 2 — капли эфирного масла; 3 — полость смоляного хода; 4 — капля смолы; 5 — склеренхима

личных веществ. Млечники содержат клеточный сок особого состава, называемый млечным (у представителей семейств сложноцветных, маковых) (рис. 2.19).

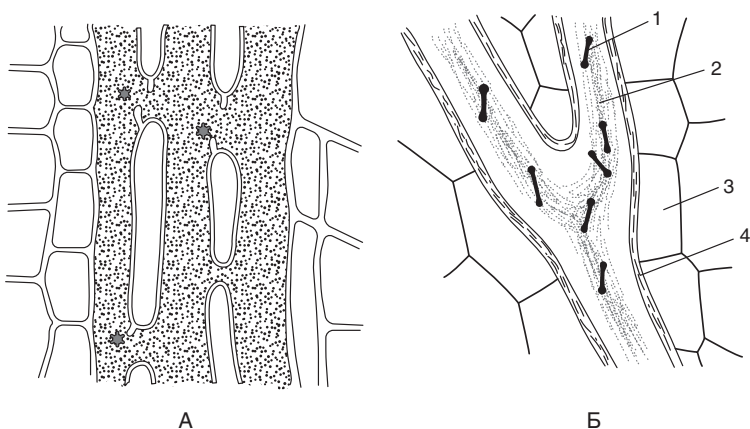


Рис. 2.19. Млечники:

А — членистый млечник в стебле латука ядовитого (звездочками отмечены места слияния клеток); Б — часть нечленистого млечника молочая; 1 — крахмальные зерна; 2 — цитоплазма; 3 — паренхима; 4 — оболочка млечника

Выделительные ткани наружной секреции

К выделительным тканям наружной секреции относят желёзки и железистые волоски — образования, встречающиеся в эпидерме. В них происходит накопление эфирных масел, смол и дубильных веществ.

Эмергенцы — это железистые волоски, в образовании которых принимают участие не только клетки эпидермы, но и субэпидермальные слои (жгучие волоски крапивы).

Железистые волоски представляют собой трихомы, т.е. производные эпидермы, образованные без участия нижележащих тканей. Они сохраняют живое содержимое своих клеток несколько дольше кроющих волосков. Если протопласт клеток железистого волоска разрушается, их нежные оболочки спадаются, и волосок, засохнув, отпадает. Железистые волоски могут быть сидячими и на ножке; иметь одно- или многоклеточную головку. Например, у мари и лебеды имеются головчатые трихомы, которые накапливают воду и соли. **Наружные желёзки** часто имеют форму щитка на ножке (пельтатные желёзки), например у смородины (рис. 2.20).

Нектарники чаще находятся в цветках (у основания завязи, на лепестках и других частях). Выделительные клетки отличаются густой цитоплазмой и выделяют сахаристую жидкость для привлечения насекомых-опылителей. **Гидатоды** — устьица, выделяющие наружу капельно-жидкую воду и растворенные в ней соли.

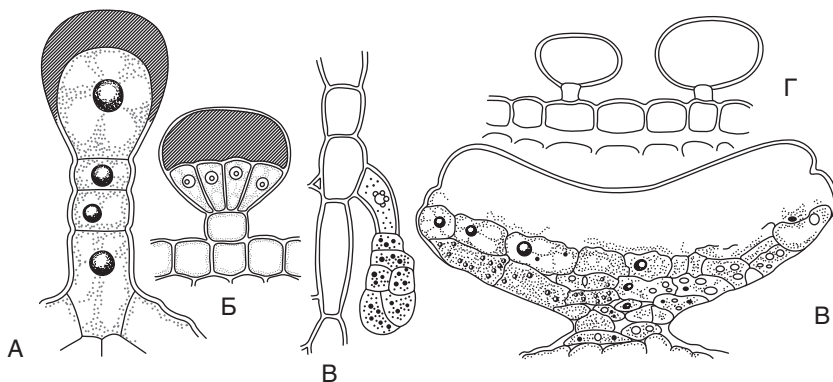


Рис. 2.20. Железистые волоски и пельтатная (щитовидная) желёзка:

А — волосок пеларгонии с экскретом, выделенным под кутикулу; Б — волосок розмарина; В — волосок картофеля; Г — пузырчатые волоски лебеды с водой и солями; Д — пельтатная желёзка с листа черной смородины