



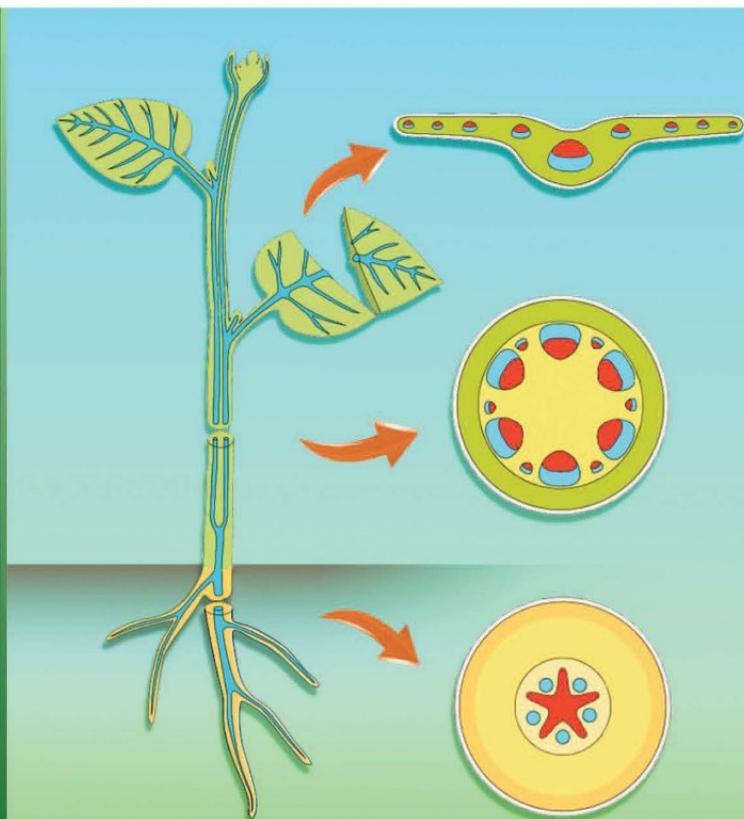
МОСКОВСКИЙ  
ПЕДАГОГИЧЕСКИЙ  
ГОСУДАРСТВЕННЫЙ  
УНИВЕРСИТЕТ

В. П. Викторов, В. Н. Годин, Н. Г. Куранова

# АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ

Часть 2

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ



Москва 2017

Министерство образования и науки Российской Федерации  
Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение  
высшего образования  
«Московский педагогический государственный университет»



В. П. Викторов, В. Н. Годин, Н. Г. Куранова

# АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ

Часть 2

## ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ

*Учебное пособие*

МПГУ  
Москва • 2017

УДК 581.8(075.8)  
ББК 28.5я73  
В436

**Рецензенты:**

**А. И. Никишов**, кандидат педагогических наук,  
профессор кафедры естественно-научного образования  
и коммуникативных технологий МПГУ

**М. В. Шустов**, доктор биологических наук, заведующий отделом флоры  
Главного ботанического сада РАН, профессор

**Авторы:**

**Викторов Владимир Павлович**, доктор биологических наук, доцент,  
заведующий кафедрой ботаники МПГУ

**Годин Владимир Николаевич**, доктор биологических наук,  
профессор кафедры ботаники МПГУ

**Куранова Наталия Геннадиевна**, кандидат биологических наук,  
доцент кафедры ботаники МПГУ

**Викторов, Владимир Павлович.**

В436 Анатомия растений. Часть 2. Вегетативные органы : учебное пособие / В. П. Викторов, В. Н. Годин, Н. Г. Куранова. – Москва : МПГУ, 2017. – 160 с.

ISBN 978-5-4263-0560-1

Пособие написано в традиционном плане и состоит из шести глав: 1. Анатомия корня; 2. Анатомия стебля; 3. Анатомия листа; 4. Экологическая анатомия листа; 5. Функциональная анатомия стебля; 6. Функциональная анатомия корня. В пособии представлены основные сведения о структуре и развитии вегетативных органов растений и их составляющих, а также изменения их внутреннего строения, связанные с выполнением дополнительных функций.

Пособие предназначено для бакалавров, обучающихся по направлению 44.03.01; 44.03.05 «Педагогическое образование», профиль «Биология», и 06.03.01 «Биология».

**УДК 581.8(075.8)**  
**ББК 28.5я73**

ISBN 978-5-4263-0560-1

© МПГУ, 2017  
© Викторов В. П.,  
Годин В. Н.,  
Куранова Н. Г., 2017

# СОДЕРЖАНИЕ

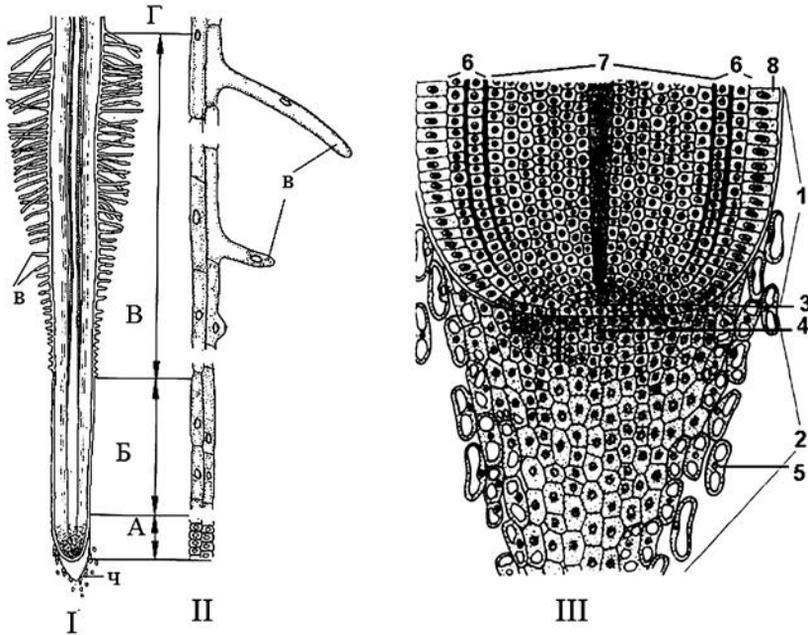
<b>Глава 1. АНАТОМИЯ КОРНЯ</b> . . . . .	4
1.1. Первичное анатомическое строение корня у однодольных и двудольных растений . . . . .	6
1.2. Переход от первичного строения корня ко вторичному у двудольных растений . . . . .	12
<b>Глава 2. АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ</b> . . . . .	16
2.1. Развитие и строение тканей стебля. Первичное строение стебля . .	16
2.2. Вторичное строение стебля. Переход ко вторичному строению проводящих тканей. Камбий . . . . .	30
2.3. Вторичные проводящие ткани голосеменных растений . . . . .	35
2.4. Вторичные проводящие ткани покрытосеменных растений . . . . .	40
2.5. Слои прироста . . . . .	45
2.6. Вторичное утолщение стебля у однодольных растений . . . . .	50
2.7. Возрастные изменения в многолетнем стволе, обеспечивающие долголетие . . . . .	52
2.8. Эволюция стелы . . . . .	57
<b>Глава 3. АНАТОМИЯ ЛИСТА</b> . . . . .	65
3.1. Анатомическое строение листьев злаков . . . . .	78
3.2. Анатомическое строение листьев хвойных . . . . .	80
<b>Глава 4. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ ЛИСТА</b> . . . . .	83
4.1. Анатомия листа и условия освещенности . . . . .	83
4.2. Анатомия листа и особенности водного режима . . . . .	89
4.3. Анатомия листа и особенности субстрата . . . . .	106
4.4. Функциональные метаморфозы листа . . . . .	112
<b>Глава 5. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ</b> . . . . .	117
5.1. Строение стебля в связи с выполнением опорной функции . . . . .	117
5.2. Строение стебля в связи с функцией проведения веществ . . . . .	126
5.3. Строение стебля в связи с особыми функциями . . . . .	135
<b>Глава 6. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ КОРНЯ</b> . . . . .	143
6.1. Корень как орган, выполняющий функцию закрепления растения . . . . .	143
6.2. Запасные корни . . . . .	144
<b>Литература</b> . . . . .	158

## Глава 1. АНАТОМИЯ КОРНЯ

Корень (от лат. *radix*) – основной вегетативный орган высших сосудистых растений, обладающий радиальной симметрией, положительным геотропизмом и неограниченным ростом в длину благодаря деятельности апикальной меристемы. Корень обычно расположен в почве. В отличие от побега на нем никогда не формируются листья, а апикальная меристема покрыта корневым чехликом. Корни осуществляют закрепление («заякоривают») растения в почве и обеспечивают поглощение и проведение воды с растворенными минеральными веществами к стеблю и листьям; в них могут откладываться запасные вещества. В корнях синтезируются различные органические вещества (аминокислоты, гормоны, алкалоиды и др.), которые могут передвигаться в другие органы растения. На корнях некоторых растений могут образовываться придаточные почки и формироваться корнеотпрысковые побеги, которые служат для вегетативного размножения. У отдельных видов корни взаимодействуют с микроорганизмами или грибами, обитающими в почве.

Зоны молодого корневого окончания. Верхнюю часть корня по длине можно разделить на несколько участков (зон), имеющих различное строение и выполняющих разные функции. Выделяют следующие зоны: деления; растяжения (первичной дифференциации); всасывания; проведения (ветвления) (рис. 1).

Апикальная меристема корня – специализированная ткань, первичная по происхождению и верхушечная по положению. Верхушка корня защищена многослойным образованием – чехликом или калиптрой (от греч. *калиптра* – покров). Корневой чехлик при наличии в клетках амилопластов (оберегаемого крахмала) в качестве статолитов выполняет функцию восприятия силы тяжести. Ту часть корня, которая прикрыта чехликом, называют конусом нарастания. Он образован инициалами и ближайшими к ним производными клетками. При этом с его поверхности при обильном выделении пектина выделяются ослизневшиеся клетки. По слизи, как по смазке, скользит корень. С внутренней стороны происходит восстановление корневого чехлика за счет апикальной меристемы корня, которая работает в двух направлениях: в сторону тела корня и в сторону чехлика.



**Рис. 1.** Строение корня проростка пшеницы: I – схема строения корня; II – дифференциация клеток ризодермы и экзодермы. А – зона деления, Б – зона растяжения, В – зона всасывания, Г – зона проведения, в – корневой волосок, ч – корневой чехлик. III – верхушечная меристема корня: 1 – конус нарастания, 2 – корневой чехлик, 3 – инициальные клетки конуса корня, 4 – инициальные клетки корневой чехлика, 5 – наружные отслаивающиеся клетки чехлика, 6 – основная меристема, 7 – прокамбий, 8 – протодерма

Апекс корня может содержать одну или несколько инициальных клеток. У тех растений, у которых подобная клетка единственная на верхушке побега, она одна и на верхушке корня. Инициальным клеткам свойственна пониженная метаблическая активность, но при этом у них сохраняется способность в течение всей жизни к делению и повышается устойчивость к неблагоприятным воздействиям. Все это биологически оправдано, так как они являются изначальными «поставщиками» клеток, участвующими в построении органов. Обычно замедленное деление и у ближайших к инициалам производных клеток (покоящийся центр).

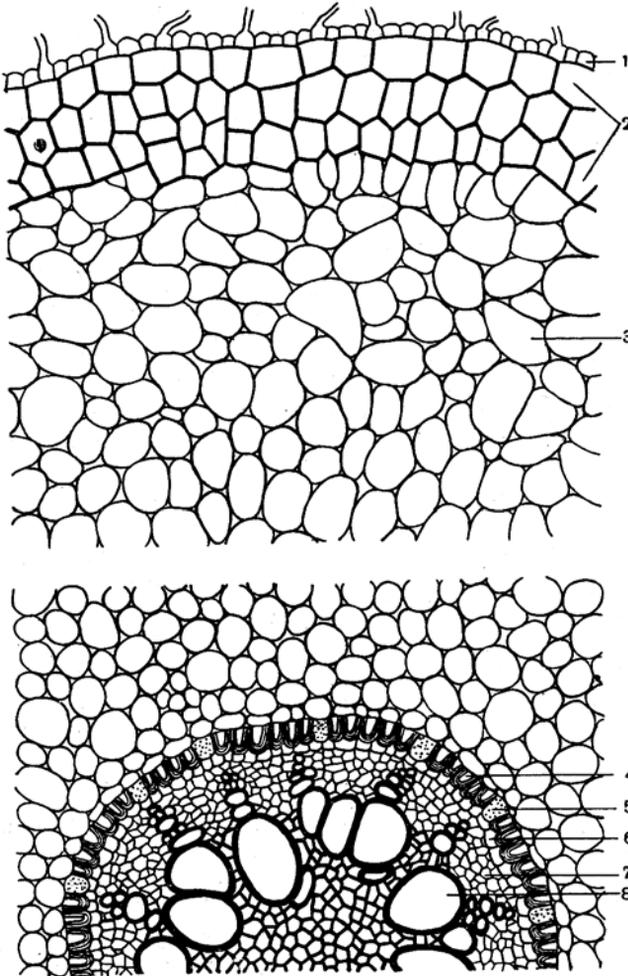
Выше конуса нарастания (ближе к основанию корня) клетки продолжают делиться, но наряду с этим увеличивается продолжительность их роста. Перегородки, отделяющие друг от друга дочерние клетки,

появляются в разных направлениях. В центральной зоне преобладают деления продольные или периклинальные. Дочерние клетки в процессе роста принимают прозенхимную форму, вытягиваясь параллельно поверхности корня. Окружающие их клетки более или менее изодеаметричные. В той части меристемы, где очевидно различие в форме клеток, принято выделять гистогены: *прокамбий* (тяж прозенхимных клеток в центре корня) и окружающая его *основная меристема*. Периферический слой клеток – это *протодерма*, она является исходной для покровной ткани *ризодермы* (от греч. *риза* – корень и *дерма* – кожа). Из основной меристемы формируются ткани первичной коры. Первичная кора окружает центральный цилиндр, тканям которого дает начало прокамбий.

### 1.1. Первичное анатомическое строение корня у однодольных и двудольных растений

Первичный рост корня, его удлинение за счет верхушечной меристемы завершается дифференциацией первичных постоянных тканей. На поперечном срезе по периферии корня расположена ризодерма или эпиблема (рис. 2). Клетки ткани плотно сомкнуты, они имеют тонкую оболочку. Главной функцией покровной ткани является поглощение из почвы воды и минеральных соединений. Во внешнюю среду клетки выделяют ряд соединений, среди них и органические кислоты (муравьиная, уксусная и т. д.), способные растворять находящиеся в почве недоступные растению соли до форм, которые могут быть ими усвоены. Больше или меньше число клеток, а иногда и все клетки ризодермы, образуют волоски. Благодаря волоскам увеличивается поверхность органа, через которую в него поступает вода и растворенные в ней вещества. Протяженность этой зоны у разных растений неодинакова и колеблется от 1 до 3–4 см (в отдельных случаях может быть больше). Оболочки волосков снаружи покрыты слизью, чтобы обеспечить их плотное слияние с почвой и притягивание воды, а вместе с ней и растворенные в ней соединения. С волосками, благодаря их прочному соединению с почвой, связана и опорная функция ризодермы. По мере удлинения корня «перемещается» и зона всасывания, а образующаяся ризодерма расположена ближе к его растущей верхушке. Старые ее части, выполнив свою функцию, отмирают и слу-

щаются. Продолжительность ее жизни неодинаковая у разных растений, и чаще она сохраняется недолго, в течение нескольких дней.



*Рис. 2.* Корень ириса в поперечном разрезе: 1 – эпидерма, 2 – экзодерма, 3 – основная паренхима, 4 – эндодерма, 5 – пропускная клетка, 6 – перицикл, 7 – флоэма, 8 – ксилема

В первичной коре выделяют *экзодерму*, *основную паренхиму*, или *мезодерму*, и *эндодерму*. Экзодерма (от греч. *экзо* – снаружи и *дерма* – кожа) представлена одним или двумя-тремя слоями плотно

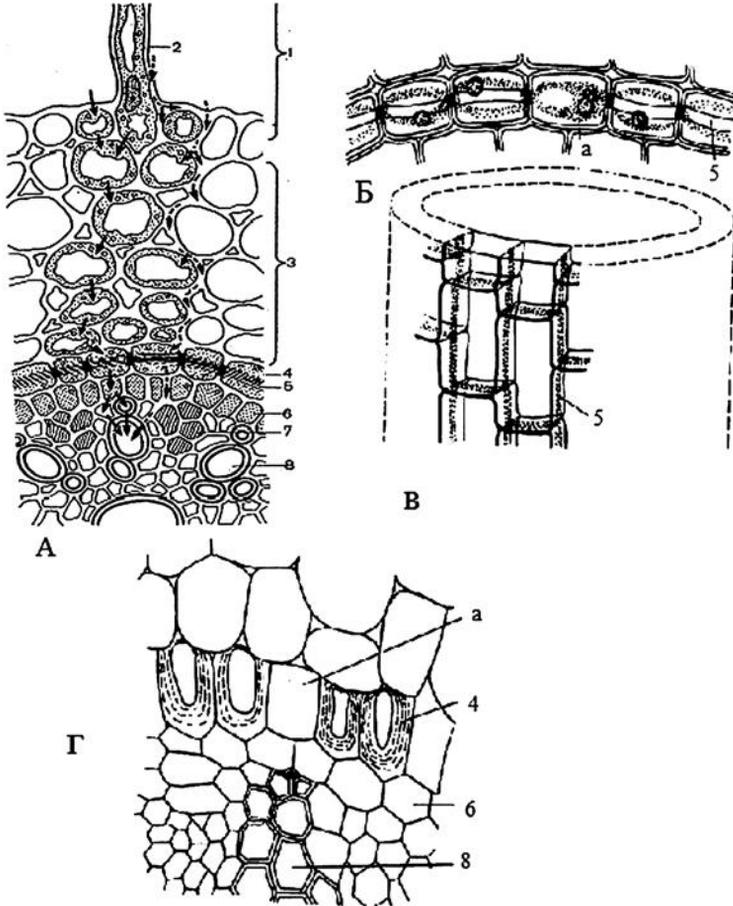
сомкнутых клеток. После деструкции (разрушения) эпиблемы она будет выполнять защитную функцию. Обычно большее число слоев этой ткани отмечено у корней однодольных, у которых отсутствует образование вторичных тканей и, следовательно, не формируется перидерма. Их опробкование (за исключением пропускных клеток) начинается уже в зоне всасывания, хотя все клетки еще могут сохраняться живыми. Однако уже в зоне проведения оболочки экзодермальных клеток субернизированы, что повышает их защитную функцию. У ряда двудольных возможно практическое отсутствие экзодермы, т. е. слоя плотно сомкнутых клеток, что, видимо, связано с быстрой сменой первичного строения корня вторичным.

Внутри от экзодермы находится мезодерма (от греч. *мезос* – средний и *дерма* – кожа), представленная основной паренхимой, более или менее богатой межклетниками. Больших размеров они достигают у растений, обитающих в условиях плохой аэрации. Оболочки паренхимных клеток тонкие, целлюлозные. У однодольных растений, у которых первичная кора сохраняется в течение всей жизни корня, не исключена со временем лигнификация оболочек многих ее клеток.

В клетках основной паренхимы происходит синтез жизненно важных для организма соединений, в их числе некоторых витаминов, аминокислот, которые от корней поступают к другим органам растения. В клетках паренхимы откладываются запасные вещества. По мезодерме в радиальном направлении в сторону центрального цилиндра, где размещены проводящие ткани, идет движение питательных веществ, как поглощенных из почвы, так и «мобилизованных» из запасяющих клеток. При этом транспортировка соединений осуществляется по протопластам клеток – *симпласту* (от греч. *сим* – вместе и *пластос* – вылепленный) и по оболочкам и межклетникам – *апопласту* (нередко этот путь преобладает). Возможна смена одного пути другим по мере продвижения раствора (рис. 3).

Внутренний слой коры – эндодерма (от греч. *эндо* – внутри и *дерма* – кожа) – представлен плотно сомкнутыми клетками. Межклетники между ними отсутствуют. Кроме того, их оболочки частично видоизменены; они субернизированы, возможно их пропитывание лигнином. Эти видоизмененные участки подобно пояску (поясок Каспари – назван по имени ученого, открывшего его) охватывают

клетку по ее радиальным и поперечным сторонам. Пояски соседних клеток контактируют друг с другом, образуя единую систему. В каждой эндодермальной клетке к пояску плотно прилегает цитоплазма.



**Рис. 3.** Строение корня. А – поперечный разрез; Б – эндодерма в корне чистяка на первой ступени развития (на поперечном разрезе); В – объемная схема, показывающая смыкание поясков Каспари; Г – эндодерма в корне ириса на третьей ступени развития (поперечный разрез): 1 – ризодерма; 2 – корневой волосок; 3 – паренхима; 4 – эндодерма; а – пропускная клетка; 5 – пояски Каспари; 6 – перицикл; 7 – флоэма; 8 – ксилема. Пунктирные стрелки – пути передвижения веществ, поглощаемых из наружного раствора. Сплошные стрелки – путь растворов по симпласту; прерывистые – путь по апопласту

Указанные особенности эндодермального слоя исключают возможность передачи через него веществ из коры в центральный цилиндр по *апопласту*. Их движение возможно только по *симпласту*, т. е. под контролем протопласта, обладающего избирательными способностями. Таким образом, внутренний слой клеток первичной коры выполняет контролирующую, барьерную функцию.

У однодольных, как правило, изменения оболочек эндодермальных клеток не заканчиваются образованием поясков Каспари. У большого числа клеток полностью утолщаются и химически изменяются радиальные стенки и внутренняя тангентальная (параллельная поверхности органа). Живое содержимое этих клеток отмирает. Поступление веществ из коры в центральный цилиндр происходит через пропускные клетки. Эндодерма однодольных в таком случае выполняет не только барьерную функцию, но и опорную. Это чрезвычайно важно для растений, у которых отсутствует прирост опорных элементов в составе флоэмы и ксилемы.

Кора окружает центральный цилиндр, тканям которого дал начало прокамбий. На границе с первичной корой находится перицикл, представленный обычно одним слоем тонкостенных клеток; реже он может быть представлен двумя (и даже больше) слоями. Последнее рассматривается как признак более примитивный по сравнению с однослойным перициклом. У злаков этот слой клеток обычно не простирается по всему периметру.

Клетки перицикла долго сохраняют меристематический характер. Они участвуют в образовании камбия, дают начало производным, которые, в свою очередь, являются исходными для феллогена. В перицикле закладываются придаточные почки и боковые корни (эндогенное заложение).

Понятие «перицикл» в науку ввел Ван Тигем (1882), понимая под ним ткань центрального цилиндра (при первичном строении осевого органа – корня и стебля), находящегося к периферии от проводимой ткани. Происхождение перицикла неодинаковое в корне и стебле. В первом случае он возникает из прокамбия, во втором – из основной меристемы.

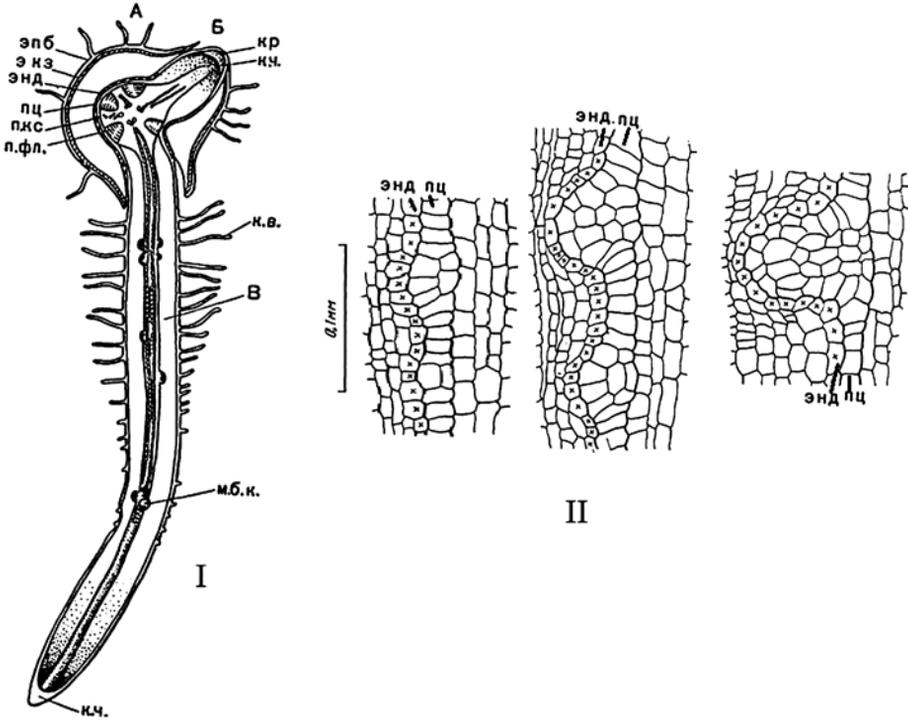
Большую часть центрального цилиндра занимает проводящий пучок – сложный, радиальный. Число лучей ксилемы соответствует числу лучей флоэмы. Редко встречаются растения с одним лучом; их кор-

ни называются моноархные (греч. *τονο* – один; *αρχε* – начало); чаще число лучей бывает больше. Различают корни диархные, триархные, тетраархные, пентаархные и т. д. Корни с большим числом ксилемных лучей и соответственно с таким же числом флоэмных лучей называют полиархными. Последние обычны для однодольных, что биологически вполне оправданно. Отсутствие прироста вторичных тканей компенсируется большим числом лучей ксилемы и флоэмы уже при первичном строении корня.

Первые элементы проводящей ткани закладываются *экзархно* (от греч. *εξο* – снаружи; *αρχαιος* – древний), близ перицикла. Это будут протофлоэма (от греч. *πρωτο* – первый) и протоксилема. Дифференциация проводящих элементов идет в центростремительном направлении (от периферии к центру). Далее к центру формируются метафлоэма (от греч. *μετα* – после) и метаксилема.

Раньше, еще в зоне дифференциации, начинает формироваться флоэма, обеспечивая приток органических веществ к растущей верхушке корня. Несколько позднее появляется ксилема, но она в своем развитии обычно обгоняет флоэму и занимает центр корня. Сосуды протоксилемы кольчатые и спиральные; они способны к удлинению, так как их заложение осуществляется еще в зоне первичной дифференциации. В зоне всасывания они оказываются первыми на пути движения питательных растворов из коры в центральный цилиндр. Несмотря на их небольшой диаметр, у них значительная поверхность, воспринимающая растворы – первичная неодревесневевшая оболочка между утолщенными кольцами или витками спирали. Сосуды метаксилемы более крупнопросветные и с более утолщенными оболочкам. Крупные сосуды – точечнопористые, имеют больший диаметр и их вторичные оболочки пронизаны многочисленными порами.

Боковые корни возникают на материнском корне (главном, боковом или придаточном) на некотором расстоянии от апекса, выше зоны всасывания, акропетально. Закладывание бокового корня происходит эндогенно. Начинается этот процесс с деления клеток перицикла и формирования группы меристематических клеток на поверхности стелы (рис. 4). Зачаток корня «продвигается» через клетки первичной коры и выдвигается наружу с собственной апикальной меристемой и чехликом.



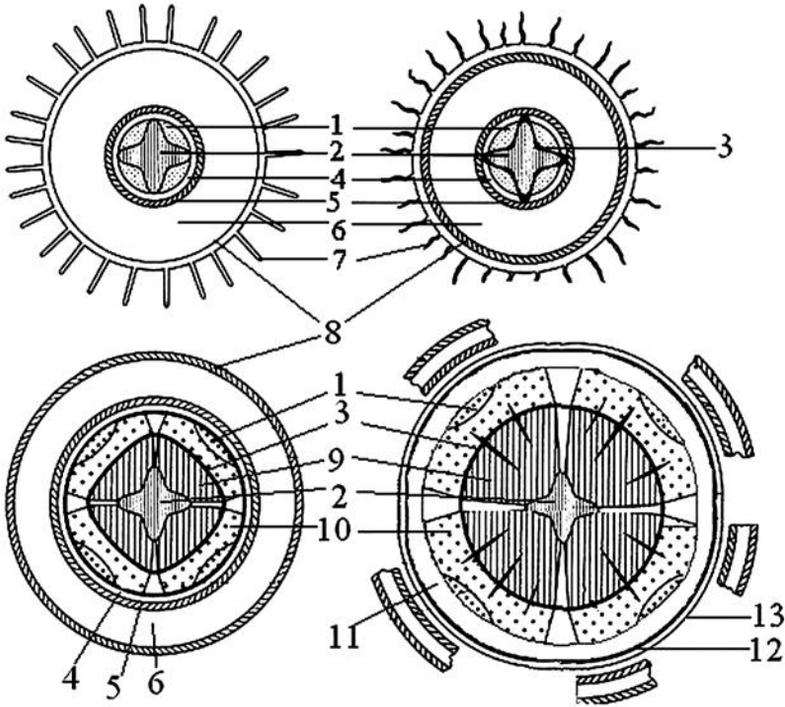
**Рис. 4.** Заложение и развитие боковых корней в молодом корне тыквы (I); сусака (II):  
 А – материнский корень; Б – сформированный боковой корень первого порядка, пробившийся сквозь первичную кору; В – функционирующий боковой корень первого порядка; эпб – эпibleма; экз – экзодерма; энд – эндодерма; пц – перицикл; п.кс. – первичная ксилема; п.фл. – первичная флоэма; кр – секреторный кармашек; к.ч. – корневой чехлик; м.б.к. – меристематические зачатки боковых корней второго порядка; к.в. – корневые волоски

## 1.2. Переход от первичного строения корня ко вторичному у двудольных растений

Описанное выше внутреннее анатомическое строение тканей дифференцировалось из производных клеток первичной верхушечной меристемы. У растений из класса однодольные первичное анатомическое строение корня сохраняется в течение всей его жизни.

У растений класса двудольные обычен переход от первичного строения ко вторичному благодаря заложению и последующей работе вторичных боковых меристем – камбия и феллогена (рис. 5). Этот процесс начинается с того, что паренхимные клетки радиального пучка, находящиеся между проводящими элементами флоэмы и ксилемы, начинают делиться. Они дают начало камбию. При возникновении клетки вторичной меристемы располагаются в виде дуг («большие дуги»), что хорошо видно на поперечном срезе корня. Сколько лучей ксилемы, столько формируется и камбиальных дуг. Выпуклый участок каждой из них направлен к центру пучка, а концы дуг ориентированы к периферии, в сторону перицикла. Клетки последнего на участке между концами двух соседних дуг (над лучами первичной ксилемы) делятся и откладывают вовнутрь от себя клетки, которые преобразуются в камбий («малые дуги»). Камбиальные участки перициклического происхождения соединяют отдельные дуги в непрерывный слой. Клетки вторичной образовательной ткани делятся; между дочерними клетками возникают перегородки, параллельные поверхности корня. При этом камбиальные инициалы формируют клетки к периферии и к центру; в последнем случае их обычно больше. Наружные производные клетки дифференцируются в элементы наружной вторичной флоэмы, а внутренние – в элементы вторичной ксилемы. Вторичная флоэма и вторичная ксилема оказываются расположенными друг против друга. Объем вторичной ксилемы превосходит таковой у вторичной флоэмы.

Участок камбия перициклического происхождения продуцирует клетки, которые дифференцируются в паренхиму первичных лубдревесных лучей. Они являются продолжением в радиальном направлении лучей первичной ксилемы. Вначале «перициклический камбий» работает в более замедленном темпе по сравнению с тем участком вторичной меристемы, который возник из паренхимных клеток радиального пучка. Кроме того, как сказано выше, больше клеток откладывается к центру. В результате более замедленной работы «перициклического камбия» и большего отложения клеток в систему вторичной ксилемы по сравнению с вторичной флоэмой извилистый слой меристемы принимает вид окружности или цилиндра по всей длине корня, где осуществляется вторичное утолщение.

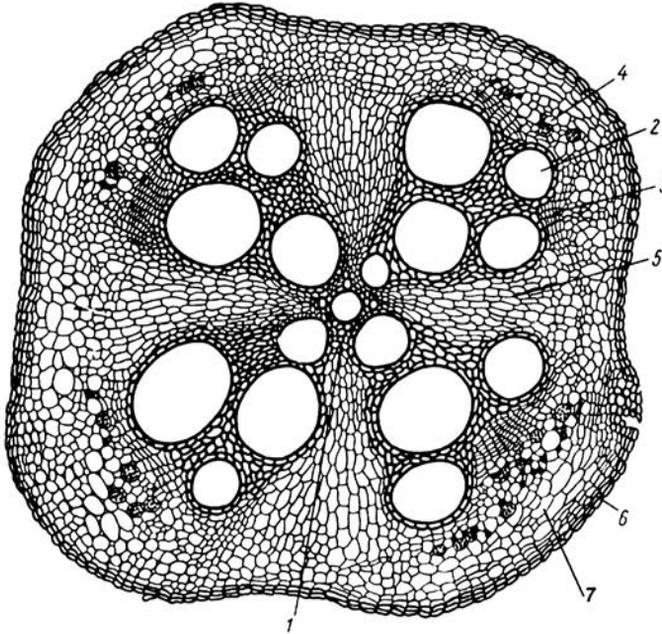


**Рис. 5.** Переход от первичного строения корня ко вторичному. 1 – первичная флоэма, 2 – первичная ксилема, 3 – камбий, 4 – перицикл, 5 – эндодерма, 6 – мезодерма, 7 – ризодерма, 8 – экзодерма, 9 – вторичная ксилема, 10 – вторичная флоэма, 11 – вторичная кора, 12 – феллоген, 13 – феллема

Благодаря работе камбия разрастается в диаметре центральный цилиндр. Под давлением его со стороны вторичных проводящих тканей первичная флоэма облитерируется (облитерация – сплющивание клеток и тканей, приводящее к исчезновению внутриклеточных и межклеточных полостей). Первичная кора, окружающая центральный цилиндр, при растяжении в тангентальном направлении слагающих ее клеток и делении отдельных из них может сохраняться более или менее длительное время, которое определяется прежде всего интенсивностью разрастания центрального цилиндра. При значительном увеличении его диаметра кора растрескивается и слущивается.

К этому времени клетки перицикла поделались, отделив к периферии слой клеток, который преобразовался в феллоген, или пробковый

камбий. В результате его работы начала формироваться вторичная покровная ткань – перидерма. Строение корня, возникшее в результате деления камбия и феллогена или только камбия, получило название *вторичного строения* (рис. 6), хотя наряду с тканями вторичного происхождения в корне сохраняются и некоторые первичные ткани.



**Рис. 6.** Поперечный срез корня тыквы (вторичное строение): 1 – первичная ксилема; 2 – вторичная ксилема; 3 – камбий; 4 – вторичная флоэма; 5 – первичный лубодревесный луч; 6 – пробка; 7 – паренхима вторичной коры

У многолетних корней может значительно увеличиваться объем вторичной флоэмы и особенно – вторичной ксилемы. Проводящие ткани в радиальном направлении пересекаются не только первичными, но и вторичными лубодревесными лучами, начало которым дают лучевые инициалы камбия. Помимо перидермы в более глубоких слоях вторичной коры закладывается новый феллоген и формируется новая перидерма. Серия следующих друг за другом перидерм и заключенные между ними участки отмерших клеток флоэмы вместе образуют *корку*. Старые перидермы, находящиеся по периферии корня, слущиваются.

## Глава 2. АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ

### 2.1. Развитие и строение тканей стебля. Первичное строение стебля

Все ткани стебля можно разделить на первичные и вторичные. Следует подчеркнуть, что разделение тканей, основанное на их происхождении в ходе морфогенеза органа, справедливо не только для стебля, но и для остальных частей вегетативного тела.

Самая важная роль в образовании органов и тканей побега принадлежит апикальной меристеме. Среди ее непосредственных производных есть как постоянные, так и образовательные ткани (меристемы). Все они, а также возникающие из этих меристем постоянные ткани получили название первичных тканей. В свою очередь, меристемы, возникающие из клеток первичных тканей (образовательных и постоянных), а также их производные назвали вторичными тканями. Перейдем к рассмотрению образования и строения первичных и вторичных тканей стебля семенных растений.

Если сделать серию срезов верхушки стебля, то окажется, что раньше прочих зон на уровне первых листовых бугорков обозначается будущая сердцевина (рис. 7). Ее появление обнаруживается по интенсивной вакуолизации слагающих эту зону клеток. Существует несколько точек зрения относительно причин ранней дифференциации сердцевины. Остановимся коротко на двух из них.

Согласно первой гипотезе тип побега и строение закладывающихся в его апикальной меристеме боковых органов в значительной мере зависят от формы и размеров апекса. Более того, названные характеристики ряд авторов относят к числу факторов, детерминирующих морфогенез побега. В соответствии с изложенным подходом в апикальной меристеме возможны только такие изменения числа и размеров клеток, которые не нарушают ее объема и геометрии, специфичных для той или иной фазы развития побега. Клетки разных участков апикальной меристемы делятся по-разному: клетки туники, покрывающей апекс, делятся антиклинально и обеспечивают поверхностный рост; клетки корпуса – в разных направлениях и обеспечивают объемный рост. Если представить, что все эти деления идут с одинаковой частотой, то в результате поверхность апекса будет увеличиваться пропорционально квадрату линейного размера, объем – пропорционально его кубу. Это

повлечет за собой несоответствие между поверхностным и объемным ростом. Один из путей его преодоления – снижение в корпусе частоты делений клеток, их вакуолизация, дифференциация постоянной зоны стебля – сердцевины.

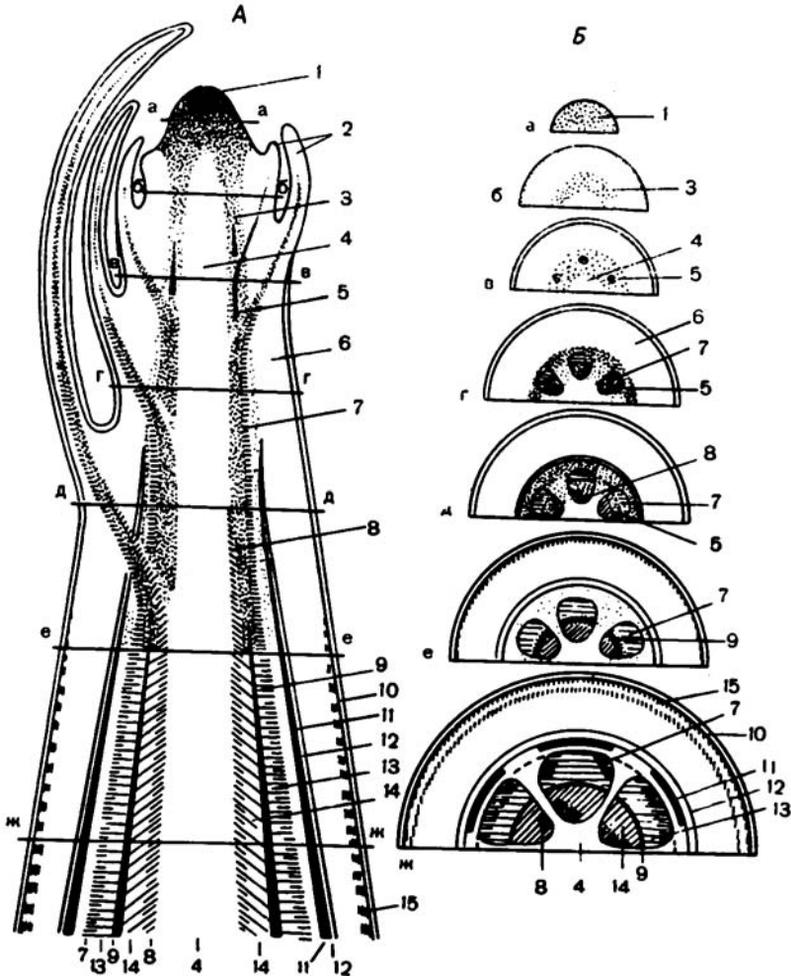


Рис. 7. Становление пучкового строения стебля в процессе развития побега.

1 – зона верхушечной меристемы, 2 – листовые зачатки, 3 – меристематическое кольцо, 4 – сердцевина, 5 – прокамбий, 6 – первичная кора, 7 – первичная флоэма, 8 – первичная ксилема, 9 – камбий, 10 – эпидерма, 11 – перицикл, 12 – эндодерма, 13 – вторичная флоэма, 14 – вторичная ксилема, 15 – паренхима первичной коры

Иное объяснение предлагает трофическая гипотеза, согласно которой апикальная меристема представляет собой плотную популяцию клеток. Поэтому условия газообмена, которые складываются в ее наружных и внутренних слоях, неодинаковы. Клеткам наружных слоев легкодоступен кислород и из них легко удаляется диоксид углерода. Во внутренних же участках конуса газообмен затруднен; тормозится выход  $\text{CO}_2$ , концентрация которого достигает здесь больших значений. При искусственном создании подобных условий в клетках инактивируются ферменты, катализирующие реакции синтеза многих веществ, в первую очередь белков. Одновременно на первых порах активизируются гидролитические ферменты. Например, в клетках стержневой зоны конуса нарастания пшеницы число рибосом на 20–30% меньше, а объем вакуолей в 2–4 раза больше, чем в клетках периферических участков, и т. п. Итак, по радиусу апикальной меристемы создается градиент условий, с которым совпадает изменение биохимических и структурных характеристик ее клеток.

Следует отметить, что эти гипотезы не противоречат друг другу. Первая оценивает морфогенетическую роль ранней дифференциации сердцевин, вторая рассматривает возможное влияние на процессы гистогенеза позиционной информации, носителем которой является градиент условий в плотной популяции клеток.

Вслед за сердцевинной начинает дифференцироваться кора (рис. 7), что выражается в вакуолизации клеток наружной зоны стебля. После возникновения зачатка листа меристематическая активность сосредоточена вначале на его верхушке. С наружной же, а затем и внутренней стороны зачатка происходит вакуолизация и разрастание клеток. Отмеченная паренхиматизация листового зачатка может быть видна уже по достижении им 10 мкм в длину. Первичная кора становится заметной по мере того, как наружные стороны оснований листовых зачатков смыкаются вокруг оси верхушки побега: на 1–3 пластохрона позднее сердцевин. Пластохрон – промежуток времени между заложением в апикальной меристеме двух очередных листьев побега.

Между образующимися корой и сердцевинной сохраняются меристематические клетки, составляющие в совокупности короткий цилиндр, который на поперечном срезе стебля имеет вид кольца (рис. 7). Этот цилиндр нередко рассматривается как непосредственное продолжение задержавшейся в своей дифференциации части клеток периферической

зоны апикальной меристемы. Последнее находит отражение в его названии – остаточная меристема. Другое часто употребляемое название данной совокупности клеток, слагающей цилиндр, – образовательное кольцо. Как мы увидим ниже, оно отражает дальнейшую роль клеток цилиндра в процессах дифференциации тканей стебля. Уровень, на котором возникают из клеток апикальной меристемы сердцевина, первичная кора и образовательное кольцо, варьирует у разных видов. Он зависит от темпов заложения листовых зачатков, ширины их оснований относительно апекса, листорасположения. У большинства изученных видов перечисленные зоны последовательно обозначаются в узлах 2–4-го листовых зачатков, на расстоянии 60–100 мкм от вершины конуса нарастания.

Интенсивность последующих делений клеток неодинакова в разных секторах кольца. Наиболее высока она в участках под листовыми зачатками, от которых к ним поступают гормоны. Решающую роль в этих процессах играет ауксин. Клетки здесь испытывают продольные деления и сильно увеличиваются в длину при незначительном разрастании в ширину. В результате возникают тяжи удлиненных клеток – тяжи прокамбия (рис. 7, 8). Прокамбий – первичная латеральная меристема. Клетки образовательного кольца, расположенные между дифференцирующимися пучками прокамбия, вакуолизируются и дают начало межпучковой паренхиме (сердцевинным лучам).

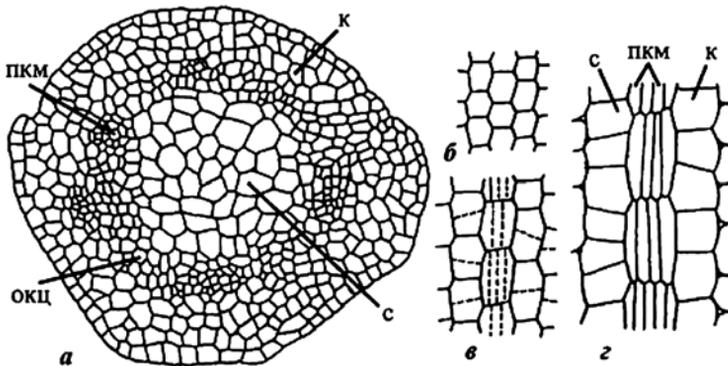
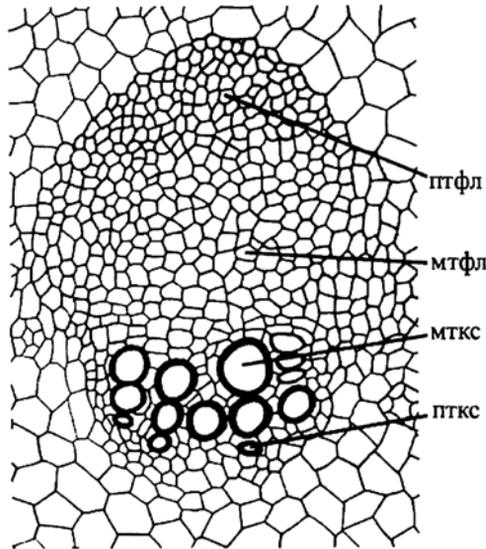


Рис. 8. Зона дифференциации прокамбия.

а – образовательное кольцо с возникшими в нем пучками прокамбия на поперечном срезе стебля, б – г – схема дифференциации прокамбия при продольном растяжении стебля, в – продольно поделившиеся клетки – предшественники прокамбия и поперечно поделившиеся будущие паренхимные клетки, г – тяж прокамбия с примыкающими к нему паренхимными клетками, к – кора, с – сердцевина, пкм – прокамбий, окц – образовательное кольцо

Дифференциация прокамбия идет в акропетальном направлении, т. е. от более старых к более молодым участкам стебля. Из его клеток возникают элементы проводящих тканей – первичных флоэмы и ксилемы (рис. 7). Первые элементы флоэмы появляются во внешней части прокамбиального пучка, т. е. со стороны эпидермы; следующие – последовательно в направлении сердцевины, во все более глубоких участках прокамбия (рис. 7). Соответственно флоэма закладывается экзархно и дифференцируется центростремительно. В свою очередь, первичная ксилема закладывается эндархно, а дифференцируется центробежно: первые ее элементы появляются со стороны сердцевины, следующие – ближе к периферии стебля (рис. 7). На поперечном срезе прокамбиального пучка видно, что первичные флоэма и ксилема дифференцируются навстречу друг другу. По-разному происходит и продольная дифференциация первичных проводящих тканей. Флоэма дифференцируется акропетально, вверх по стеблю от уже функционирующих ее участков. Ксилема обычно появляется в основании зачатка листа или в идущих ниже от него прокамбиальных пучках. В дальнейшем ее дифференциация происходит как базипетально, вниз, в сторону функционирующей водопроводящей ткани, так и акропетально, вверх, в зачаток листа (рис. 7).

Первичные проводящие ткани неоднородны. Первичная ксилема состоит из более ранней в онтогенетическом отношении протоксилемы и более поздней – метаксилемы (рис. 9). В состав протоксилемы входят окруженные клетками паренхимы трахеальные элементы. Они уже элементов метаксилемы и относятся к кольчатому и спиральному типам. Последнее неслучайно. Трахеальные элементы протоксилемы дифференцируются очень рано и выполняют проводящую функцию в активно растущем в длину стебле. Наличие только кольчатых и спиральных утолщений делает возможным их растяжение, вызванное делением и ростом соседних с ними клеток. Чем раньше закладываются сосуды протоксилемы, тем сильнее в конечном счете будут раздвинуты кольца, круче витки спирали вторичного утолщения (рис. 10). Растягиваясь, сосуды продолжают выполнять проводящую функцию в растущем стебле. Сочетание этих двух свойств невыполнимо для лестничных и точечных сосудов с их мощными одревесневшими вторичными оболочками (рис. 10).



**Рис. 9.** Проводящий пучок первичного строения.  
птфл, мтфл – прото- и метафлоэма, мткс, пткс – мета- и протоксилема

Метаксилема начинает дифференцироваться в еще растущем в длину стебле, но завершает свое формирование после прекращения его удлинения. В ее состав входят, помимо трахеальных элементов и клеток паренхимы, волокна. Трахеальные элементы бывают спиральными, лестничными, сетчатыми и точечными. Некоторые из названных типов трахеальных элементов могут отсутствовать. Если метаксилема содержит большое число сосудов со спиральными утолщениями, то в их последовательном ряду спираль становится более полой. Это отражает постепенное прекращение их растяжения, сопровождающего на первых этапах заложение и дифференциацию элементов метаксилемы.

Первичная флоэма подразделяется, по аналогии с первичной ксилемой, на прото- и метафлоэму (рис. 9). В состав протофлоэмы цветковых растений входят клетки паренхимы, узкие ситовидные трубки, а также клетки-спутники, которые могут отсутствовать. Тем не менее даже в этом случае членики ситовидных трубок лишены ядер. Членики трубок способны к пассивному растяжению, вызванному делением и растяжением соседних с ними клеток. Они очень недолговечны и обычно сдавливаются окружающими клетками. Паренхимные

клетки зачастую имеют вытянутую форму. Позднее, по мере прекращения функционирования протофлоэмы, у многих растений они удлиняются, образуют вторичные оболочки и дифференцируются в первичные лубяные волокна, которые собраны в тяжи, расположенные по периферии проводящих тканей.

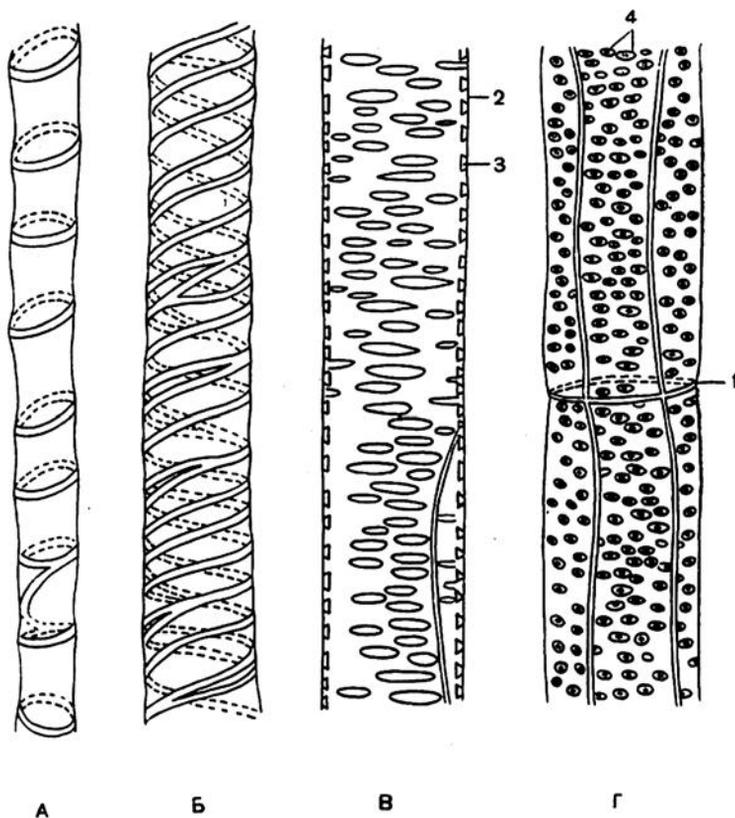
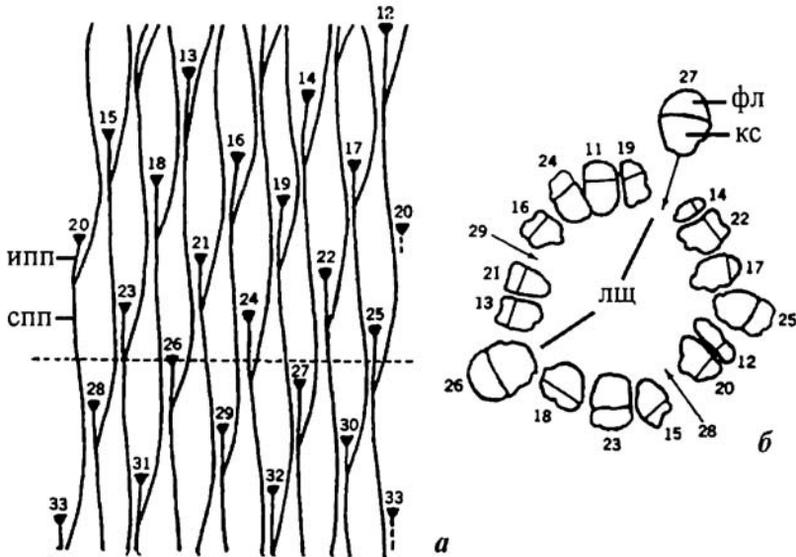


Рис. 10. Типы сосудов.

А – кольчатый, Б – спиральный, В – лестничный, Г – пористый. 1 – граница членка, 2 – первичная оболочка, 3 – вторичная оболочка, 4 – окаймленные поры

Метафлоэма содержит больше ситовидных элементов, чем протофлоэма, которые к тому же в ней шире; клетки-спутники; паренхимные клетки, способные к склерификации по завершении выполнения данной тканью проводящей функции.

В результате рассмотренных процессов формируются пучки проводящих тканей (рис. 9), что обуславливает пучковое строение стебля (рис. 7). Совокупность прокамбиальных, а затем и проводящих пучков, возникающих в ходе образования одного листа, получила название листового следа. Число пучков в стебле определяется несколькими факторами и зависит, в частности, от листорасположения, числа пучков, отходящих от одного листа, контактов между ними. Различают индивидуальные и синтетические пучки. Индивидуальный пучок – пучок, идущий от одного листа; синтетический – пучок, возникший в результате слияния двух и большего числа индивидуальных пучков (рис. 11).



*Рис. 11.* Первичная проводящая система стебля пихты сибирской.

а – развертка, б – поперечный срез проводящей системы.

ипп, спп – индивидуальный и синтетический проводящие пучки, фл – флоэма, кс – ксилема,

лщ – листовые щели. Стрелки от индивидуальных проводящих пучков направлены

на листовые щели, в которые они входят. Цифры – номера очередных листьев побега, считая от верхушки

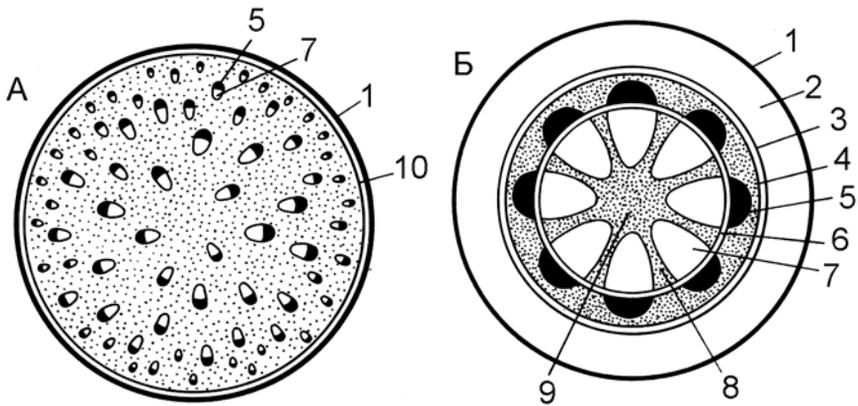
В пользу того, что развитие пучков в стебле неразрывно связано с заложением и ростом листьев, свидетельствуют опыты по выщипыванию последних. Степень и характер гистологических изменений,

происходящих в листовом следе, зависят от возраста удаляемого листа: они тем сильнее, чем он моложе. Так, при выщипывании у томата, подсолнечника и куколя листа длиной 1–2 мм его след остается почти неразвитым. Он представлен тяжем паренхимных клеток. Сосуды первичной ксилемы, возникшие в листовом следе до операции, оказываются деформированными, с разорванными спиралями утолщений. Чем старше удаляемый лист, тем меньше выражены изменения в пучках его следа. Синтетические пучки связывают между собой разновозрастные листья развивающегося побега (рис. 11). Лист, как известно, является основным органом фотосинтеза, но выполнять эту функцию он начинает далеко не сразу после своего заложения. Первоначально листовая зачаток растет за счет пластических веществ, которые поступают в него из ранее заложившихся и уже приступивших к фотосинтезу листьев. Опыты с меченым углеродом, проведенные на тополе дельтовидном, показали, что акропетальное перемещение  $^{14}\text{C}$  от экспортирующих его листьев к импортирующим зависит от контактов проводящих пучков, их следов и стадий развития, на которых находятся соединенные синтетическими пучками разновозрастные листья. При этом пучки соединяют интенсивно экспортирующие и импортирующие листья.

Можно выделить два основных варианта расположения проводящих пучков в стебле семенных растений (рис. 12). Первый свойствен двудольным и голосеменным растениям, у которых они в типичном случае лежат в один круг (рис. 12); второй – однодольным, у них пучки размещены более чем в один круг, зачастую по всей плоскости среза (рис. 12). В последнем случае медианные пучки листовых следов направляются в сторону сердцевины, идут вниз, отклоняясь к периферии, и сливаются с другими пучками. Крупные латеральные пучки повторяют путь медианных, но не заходят так глубоко в стебель, как они. Остальные пучки расположены в периферической части стебля.

В ходе дифференциации тканей в верхушке стебля двудольных и однодольных растений реализуются одни и те же морфогенетические закономерности. И у тех и у других под апикальной меристемой последовательно возникают сердцевина и кора. Между ними сохраняется меристематическая зона (остаточная меристема, или образовательное кольцо), в которой образуются прокамбиальные, а затем проводящие пучки. Различия в расположении последних в стебле одно- и двудоль-

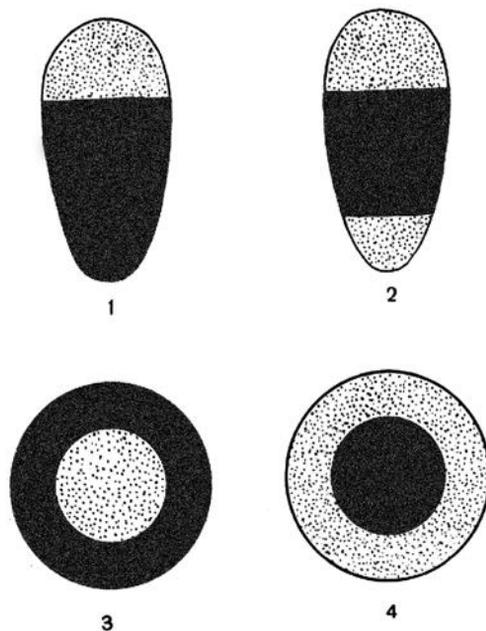
ных растений обусловлены разным соотносительным развитием зачатков листьев и апикальных меристем, в которых они закладываются, а также спецификой строения листовых следов. Для двудольных растений характерен более широкий, чем у однодольных, конус нарастания. Закладывающийся примордий листа занимает у них в типичном случае небольшую часть окружности конуса нарастания, а листовой след будет составлен небольшим числом пучков. В стебле этих растений образуется широкая кора и широкая сердцевина. Между ними располагается узкое образовательное кольцо, в котором дифференцируется круг пучков (рис. 12).



**Рис. 12.** Схема анатомического строения молодого стебля однодольного (А) и двудольного (Б) растений. 1 – эпидермис, 2 – первичная кора, 3 – эндодерма, 4 – перицикл, 5 – флоэма, 6 – камбий, 7 – ксилема, 8 – сердцевинные лучи, 9 – сердцевина, 10 – склеренхима перицикла

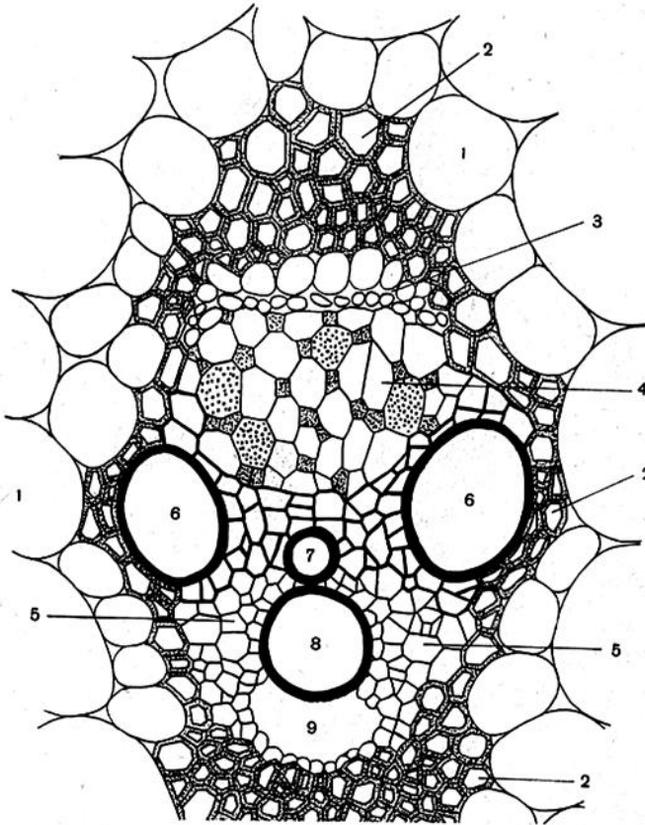
У однодольных примордий листа закладывается в виде валика, охватывающего конус нарастания. Края такого валика, встретившись на противоположной стороне конуса, нередко сливаются друг с другом. След формирующего его листа – многопучковый. Таким образом, на коротком отрезке стебля в него входит большое число пучков, которые не могут поместиться в одном круге. Зато у этих растений возникает, при узкой сердцевине и коре, широкое образовательное кольцо, по всей плоскости которого и дифференцируются прокамбиальные, а затем и развивающиеся из них проводящие пучки (рис. 12).

Имеющейся информации нам достаточно для выделения части структурных типов проводящих пучков. Оно основывается на тканевом составе пучков и расположении относительно друг друга флоэмы и ксилемы (рис. 13). Пучки, в которых флоэма находится снаружи от ксилемы, получили название коллатеральных (от лат. *кон* – вместе, *латералис* – боковой) (рис. 13, 14, 15); если флоэма примыкает к ксилеме не только с наружной, но и с внутренней стороны, – биколлатеральных (от лат. *бис* – дважды и *латералис*) (рис. 16). Исследования, проведенные на дурмане, томатах, паслене и салате, показали, что внутренний луб дифференцируется после наружного. Так, у табака он появляется спустя 4–5 пластохронов после наружного. Эта часть первичной флоэмы образуется из пограничных с сердцевинной клеток прокамбия или самых молодых клеток сердцевины и дифференцируется центробежно.



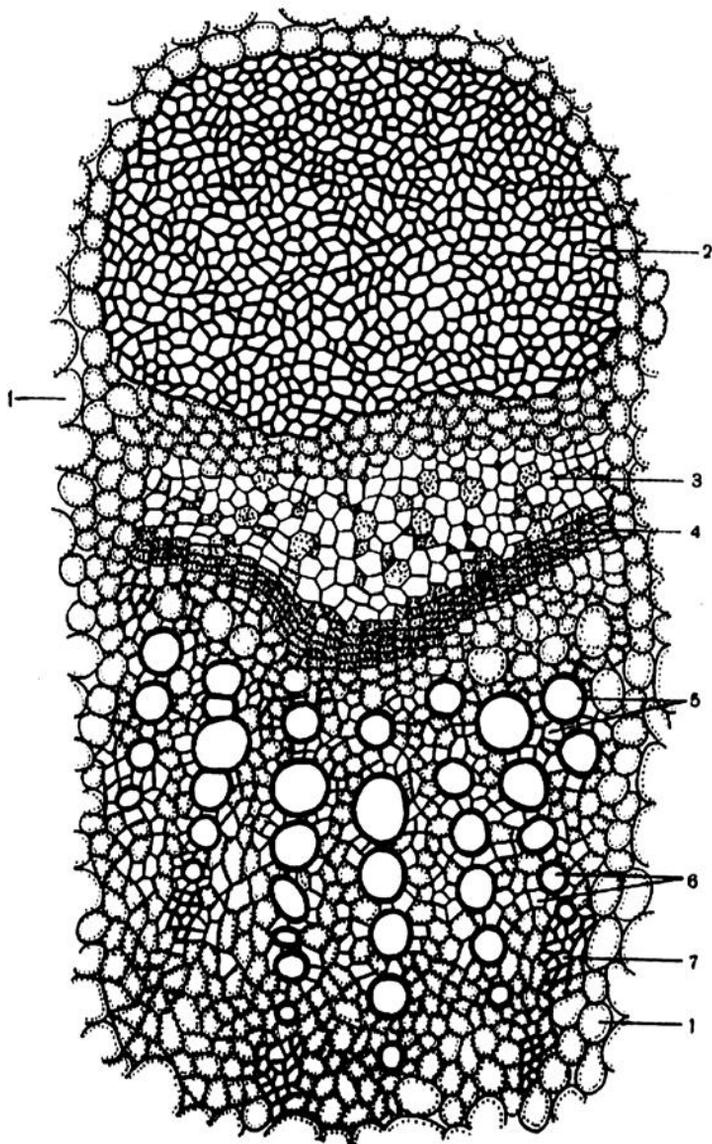
**Рис. 13.** Типы проводящих пучков стебля.

1 – коллатеральный, 2 – биколлатеральный, 3 – концентрический амфивазальный, 4 – концентрический амфикрибральный. Флоэма – светлая, ксилема – темная



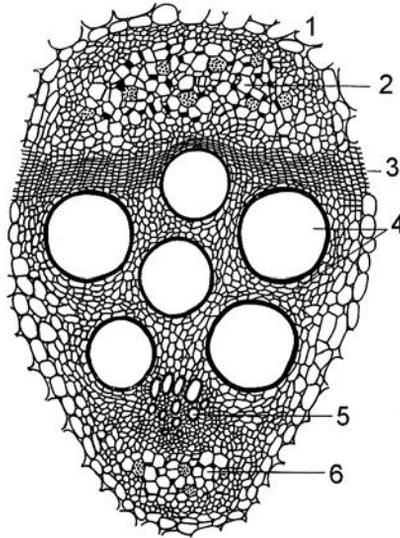
**Рис. 14.** Закрытый коллатеральный сосудисто-волокнистый проводящий пучок кукурузы на поперечном срезе. 1 – основная паренхима, 2 – склеренхима, 3 – протофлоэма, 4 – метафлоэма, 5 – древесная паренхима, 6 – пористые сосуды (метаксилема), 7 – спиральный сосуд, 8 – кольчатый сосуд, 9 – воздушная полость (лакуна протоксилемы)

Наряду с названными типами по взаимному расположению проводящих тканей различают концентрические проводящие пучки, в которых либо флоэма окружает ксилему – амфикирибральный (от греч. *амфи* – вокруг и лат. *крибрум* – сито, решето) пучок, либо ксилема флоэму – амфивазальный (от греч. *амфи* и лат. *ваз* – сосуд) пучок (рис. 17). Оба типа концентрических пучков встречаются, в частности, в черешках некоторых растений.

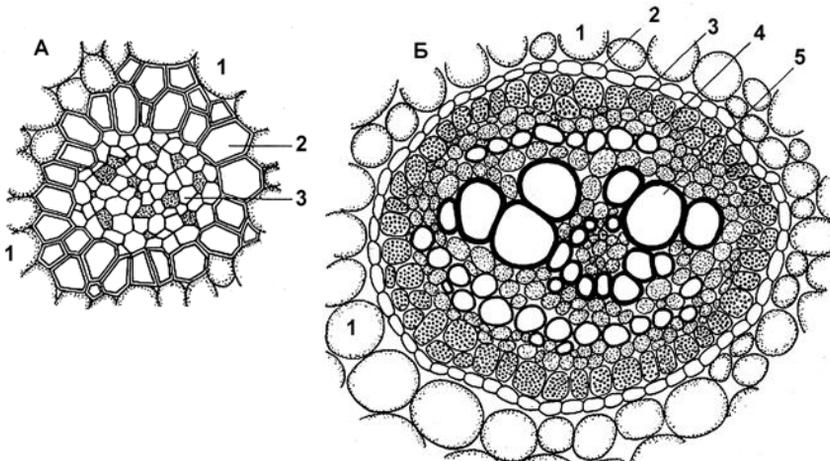


*Рис. 15.* Открытый коллатеральный сосудисто-волокнистый проводящий пучок подсолнечника на поперечном разрезе.

1 – основная паренхима, 2 – периклические волокна (склеренхима), 3 – флоэма, 4 – камбий, 5 – вторичная ксилема, 6 – первичная ксилема, 7 – перимедулярные волокна



**Рис. 16.** Биколлатеральный сосудисто-волокнистый проводящий пучок стебля тывки на поперечном разрезе. 1 – основная паренхима, 2 – наружная флоэма, 3 – камбий, 4 – вторичная ксилема, 5 – первичная ксилема, 6 – внутренняя флоэма



**Рис. 17.** Концентрические проводящие пучки на поперечном разрезе.

А – амфивазальный проводящий пучок корневища ландыша: 1 – основная паренхима, 2 – ксилема, 3 – флоэма; Б – амфикрибральный проводящий пучок корневища папоротника: 1 – основная паренхима, 2 – эндодерма, 3 – крахмалоносное влагалище, 4 – флоэма, 5 – ксилема

## 2.2. Вторичное строение стебля.

### Переход ко вторичному строению проводящих тканей. Камбий

Развитие проводящей системы стебля может остановиться на возникновении пучков, состоящих из первичных флоэмы и ксилемы, на образование которых целиком расходуется прокамбий. Однако зачастую происходит переход к вторичному строению, который связан с появлением в стебле вторичной латеральной меристемы – камбия. Вначале он возникает в пучках из остатков сохранившегося между первичной флоэмой и ксилемой прокамбия. Камбий появляется здесь до завершения созревания первичной ксилемы. Пучки, в которых отсутствует камбий, получили название закрытых (рис. 14), в которых он есть – открытых (рис. 15, 16). Коллатеральные проводящие пучки могут быть как открытыми, так и закрытыми; биколлатеральные всегда открытые. Вслед за заложением в пучках камбий начинает закладываться между пучками из клеток межпучковой паренхимы (сердцевинных лучей), которые возобновляют деления, т. е. происходит реэмбрионизация уже дифференцированных клеток. В результате на поперечном срезе стебля можно видеть кольцо камбия, при объемной реконструкции – цилиндр.

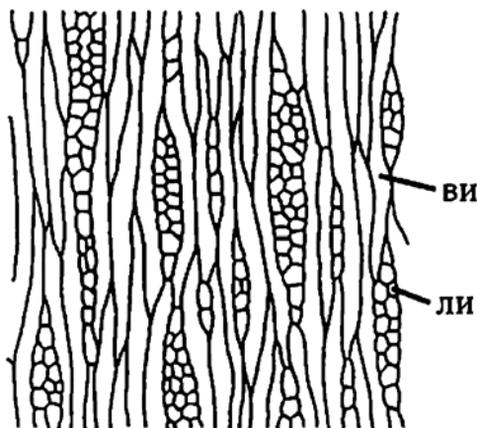


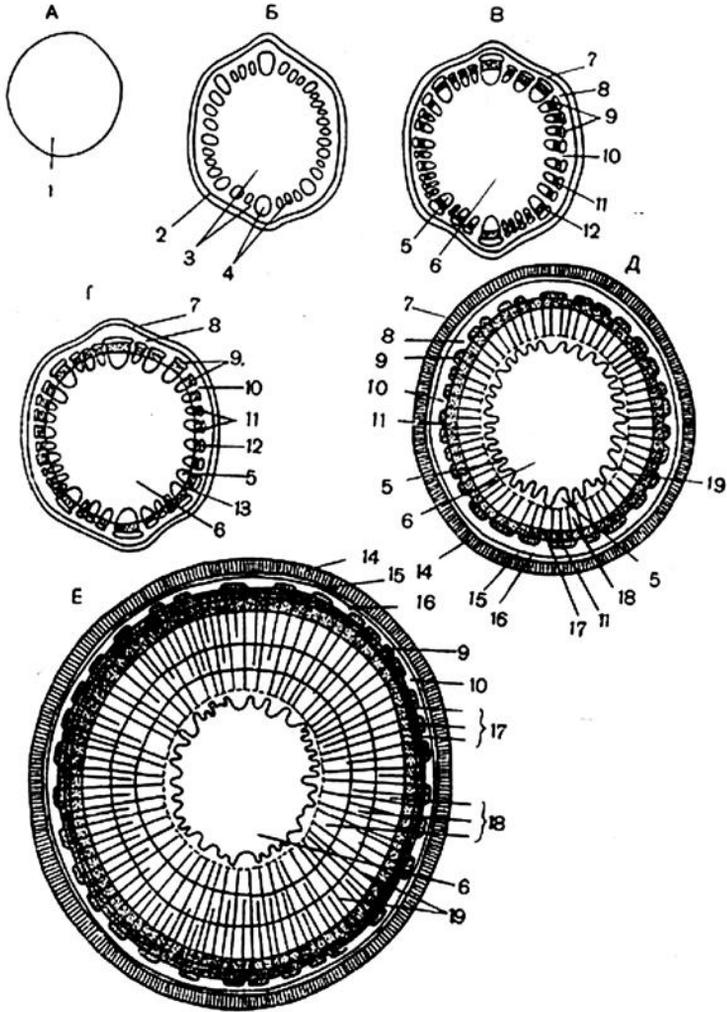
Рис. 18. Веретеновидные (ви) и лучевые (ли) инициалы камбия

Камбий сложен двумя типами клеток: веретеновидными и лучевыми инициалами (рис. 18). Первые из них имеют вытянутую веретено-

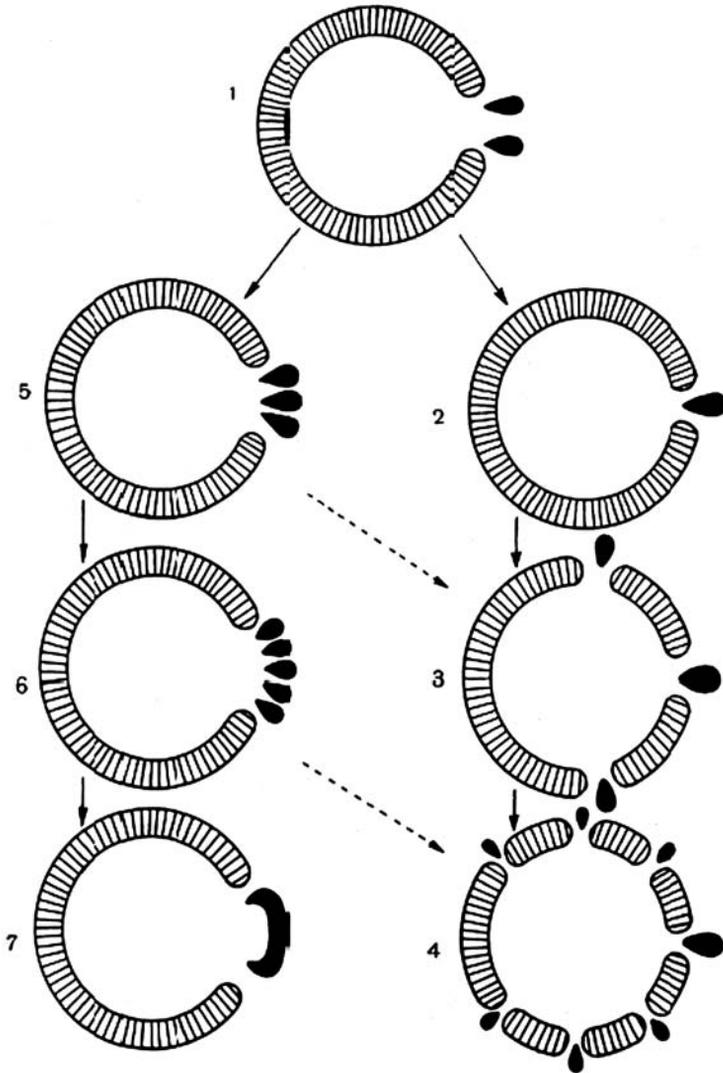
видную форму. В своей средней части они более или менее призматические, на концах – клиновидные. Их длина составляет у древесных двудольных при ширине 20–30 мкм 0,1–4,5 мм, у хвойных – 2–5 мм, но может достигать и больших значений, например 9 мм у секвойи. Клетки лучевых инициалей обладают слегка удлинённой или почти изодиаметрической формой.

Клетки функционирующего камбия делятся периклинально. Возникающие из них клетки откладываются то в сторону флоэмы, то в сторону ксилемы. В период повышенной активности камбия образуется широкая зона его производных, получившая название камбиальной. В ней только один слой клеток является собственно камбием. Ближайшие к нему производные, сохраняющие способность к периклинальным делениям, – материнские клетки ксилемы и флоэмы. Первые из них расположены внутрь от камбия, вторые – наружу. Ксилема и флоэма, возникающие из камбия, получили название вторичных. Их образование по всей длине камбиального кольца знаменует переход от пучкового к кольцевому расположению проводящих тканей, что видно на поперечном срезе стебля (рис. 19). В его объёме они имеют вид цилиндра. Цилиндр не сплошной и прерывается в зоне узлов, где возникают так называемые листовые щели. Чтобы понять, откуда они берутся, вернёмся к пучковому строению стебля. Если сделать серию поперечных срезов над, через и под узлом, то окажется, что идущие сверху, от вышерасположенных листьев, пучки отклоняются в стороны от входящих в проводящую систему стебля пучков листа данного узла. Это происходит даже в том случае, если идущие сверху пучки будут сливаться с ними. При этом они могут дихотомизировать или отклоняться и лишь потом сливаться. В результате возникают более или менее широкие зоны паренхимы – листовые щели, или листовые лакуны. Число пучков листового следа и число лакун, в которые они входят, постоянны для вида.

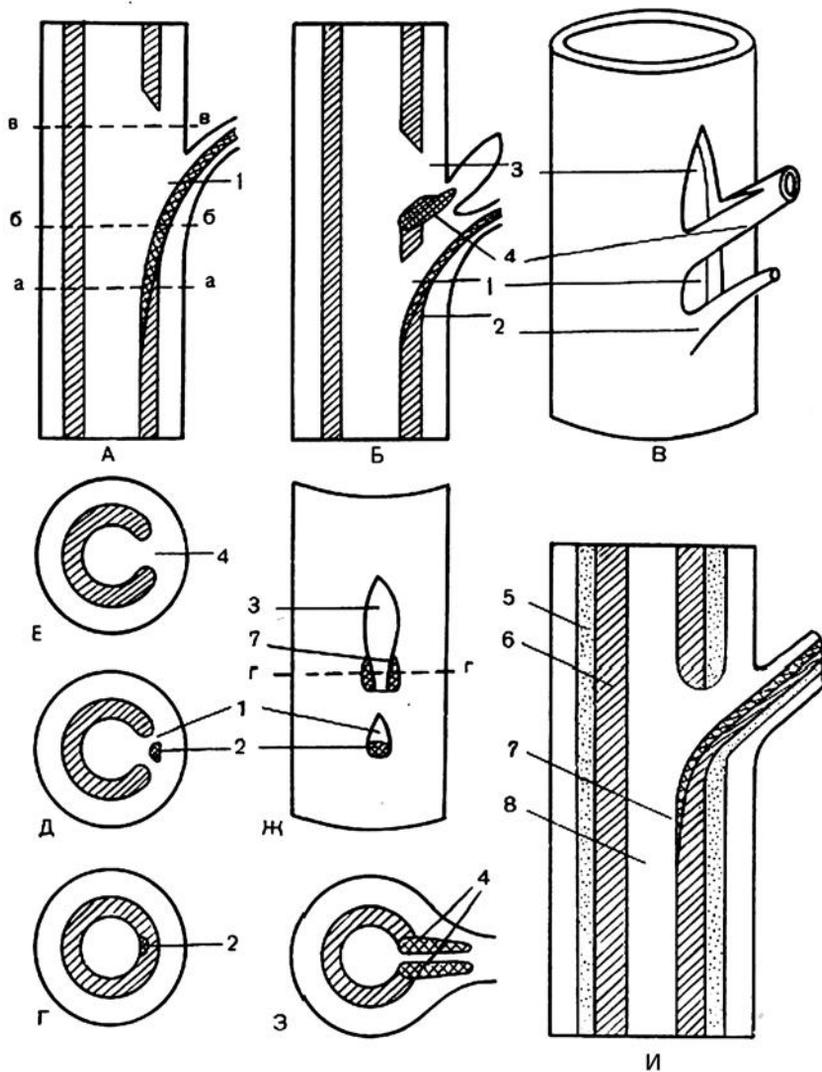
Комбинация этих признаков характеризует строение узла (рис. 20, 21). Для однодольных растений типичны, например, многопучковые многолакунные узлы. Двудольным свойствен, как правило, узел с небольшим числом пучков и лакун. У представителей данного класса встречаются однопучковый однолакунный, 2-пучковый однолакунный, 3-пучковый трехлакунный и другие типы узлов, в том числе и многопучковый многолакунный.



**Рис. 19.** Переход от первичного ко вторичному строению стебля бузины.  
 А, Б, В, Г, Д, Е – фазы развития стебля: 1 – промеристема стебля, 2 – туника, 3 – корпус,  
 4 – прокамбий, 5 – первичная ксилема, 6 – сердцевина, 7 – эпидермис, 8 – кора,  
 9 – склеренхима, 10 – паренхима, 11 – первичная флоэма, 12 – пучковый камбий,  
 13 – межпучковый камбий, 14 – пробка, 15 – феллоген, 16 – феллодерма, 17 – вторичная  
 флоэма, 18 – вторичная ксилема, 19 – сердцевинные лучи



**Рис. 20.** Схема эволюционного преобразования узла покрытосеменных растений.  
 1 – однолакунный узел с двумя следами, 2 – однолакунный узел со слившимися вместе двумя следами, 3 – трехлакунный узел с тремя следами, средний из которых двойной, 4 – многолакунный узел с семью следами, 5 – однолакунный узел с тремя следами из одного прорыва, 6 – однолакунный узел с пятью следами из одного прорыва, 7 – однолакунный узел с одним большим следом, образовавшимся в результате слияния пяти или семи следов



**Рис. 21.** Схематическое изображение следов и прорывов листьев и ветвей.

А, Б, И – продольные разрезы отрезка стебля, Г, Д, Е, З – поперечные разрезы стебля на разных высотах, В, Ж – вид в перспективе отрезка стебля, а – а, б – б, в – в, г – г – уровни поперечного сечения стебля, 1 – листовый прорыв, 2 – листовый след, 3 – прорыв ветвления, 4 – след ветвления, 5 – луб, 6 – древесина, 7 – ксилема следа, 8 – сердцевина

Листовые щели особенно отчетливо видны при образовании цилиндра проводящих тканей. Дело в том, что щели не зарастают при живом листе. Поэтому на поперечном срезе стебля они выглядят как разрывы цилиндра (рис. 21). Заложение камбия в щели происходит после опадения листа. Камбий появляется вдоль краев щели и распространяется к ее середине. Постепенно щель закрывается. Если она широкая, то может пройти более двух лет до заложения камбия по всей ширине щели.

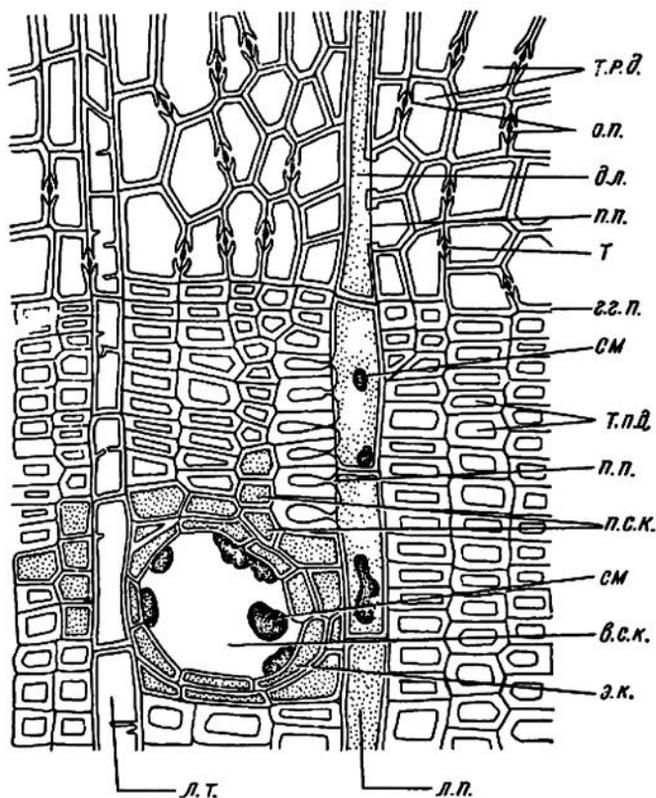
Рассмотрим состав вторичных проводящих тканей и связь их элементов с разными инициалами камбия. Но сначала отметим, что для полной характеристики всего массива вторичных тканей используют три типа срезов: поперечный – срез, перпендикулярный продольной оси органа; радиальный – продольный срез, проведенный в радиальной плоскости осевого органа; тангентальный – продольный срез, параллельный радиальному.

### **2.3. Вторичные проводящие ткани голосеменных растений**

Во вторичной ксилеме голосеменных растений из веретеновидных инициалей возникают трахеиды (у оболочкосеменных также сосуды), волокнистые трахеиды и осевая (тяжевая) паренхима (рис. 22, 23, 24). Эти элементы составляют осевую систему древесины, т. е. они сами и их группы ориентированы вдоль продольной оси стебля. На поперечном срезе трахеиды лежат правильными радиальными рядами. Между собой они сообщаются через поры, которые обычно расположены на радиальных стенках трахеид.

Волокнистые трахеиды представляют собой переходные формы между трахеидами и древесинными волокнами. Обычно полость клетки у них уже, чем у типичных трахеид, ее стенки толще, поры мельче и слабее развиты их окаймления. Волокнистые трахеиды выполняют опорную функцию.

Осевая паренхима, как полагают, возникла в процессе эволюции путем деления материнских клеток трахеид поперечными перегородками, следствием чего стало появление цепочек паренхимных клеток, расположенных вдоль продольной оси стебля.



**Рис. 22.** Поперечный срез древесины сосны. т.р.д. – трахеида ранней древесины годовичного кольца, т.п.д. – трахеида поздней древесины, г.г.п. – граница годовичного прироста, о.п. – окаймленная пора, с.к. – смоляной канал, п.с.к. – паренхимная обкладка смоляного канала, к.см. – капля смолы, с.л. – сердцевинные лучи, э.к. – эпителиальные клетки, т – торус, п.п. – полуокаймленная пора, д.л. – древесинный луч, л.т. – лучевая трахеида, л.п. – лучевая паренхима, в.с.к. – вертикальный смоляной канал

Из лучевых инициалей возникают радиальные лучи, представляющие собой группы клеток, пересекающих по радиусам древесину (рис. 22). Лучи хвойных состоят обычно по ширине из одного, реже 2–4 рядов клеток; по высоте – из одного или нескольких десятков слоев клеток. В эволюции хвойных отмечается тенденция к увеличению слойности лучей.

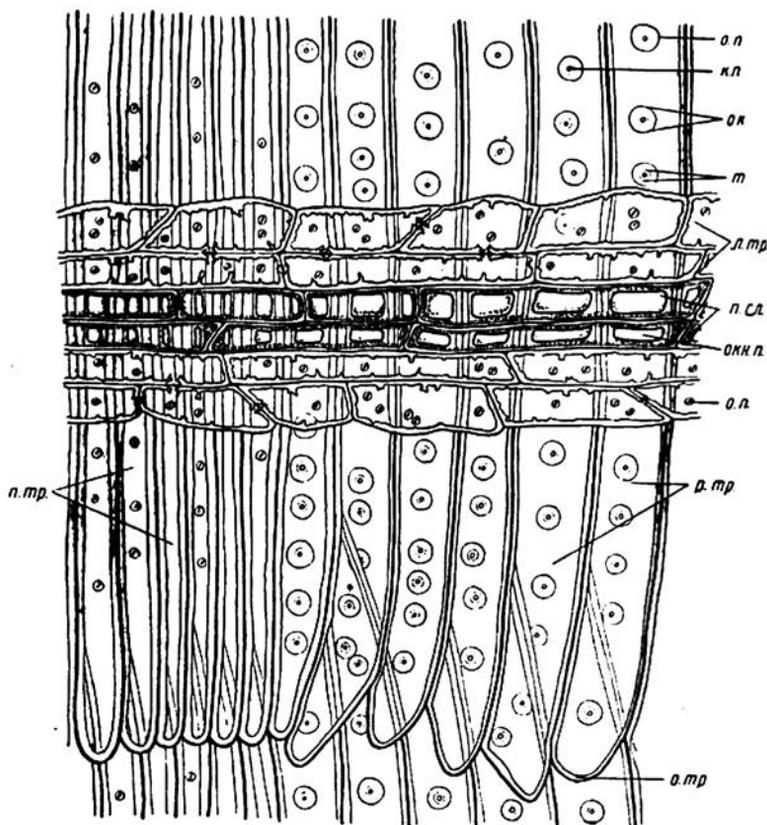
Клетки лучей рассматриваются наряду с тяжелой паренхимой в качестве запасяющих элементов вторичной ксилемы. По мнению ряда исследователей, они возникли в эволюции из инициалей трахеид.

В пользу этого говорит, в частности, тот факт, что у многих хвойных в ходе морфогенеза стебля сначала закладываются сильно растянутые вдоль продольной оси паренхимные клетки лучей. Позднее появляющиеся лучевые клетки оказываются укороченными. Постепенно они сменяются вытянутыми в радиальном направлении клетками. Предполагается, что форма первых клеток лучей отражает их сходство с формой трахеальных элементов, а ее изменения в ходе гистогенеза древесины – основные вехи становления типичного луча.

Паренхимные клетки лучей претерпели ряд эволюционных преобразований. Первоначально на поперечных и тангентальных стенках лучевых клеток отсутствовали поры. Они имелись только на радиальных стенках, находящихся в контакте с соседними трахеидами. Такие лучи не представляли собой в физиологическом отношении единого целого, поскольку горизонтальный и вертикальный транспорт по ним был затруднен. Соответственно одно из направлений специализации лучей в ходе эволюции было связано с развитием поровости стенок между лучевыми клетками. Сначала это были единичные и редко расположенные в стенках выемки, которые постепенно становились шире и глубже, превращаясь в настоящие поры.

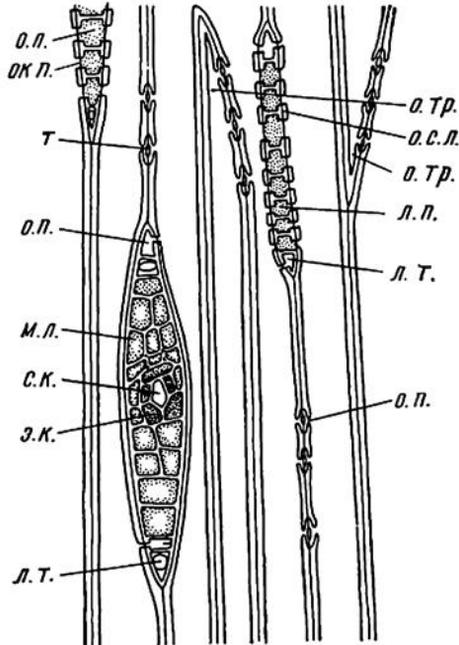
Многие представители современных хвойных имеют в зрелой древесине только простые, или гомоцеллюлярные, лучи, сложенные исключительно паренхимными клетками (араукариевые, подокарповые, тиссовые и др.). У других (многие сосновые, некоторые таксодиевые и кипарисовые) наряду с простыми лучами в ней могут присутствовать или всегда присутствуют сложные, или гетероцеллюлярные, лучи, в состав которых помимо паренхимных клеток входят клетки лучевых трахеид (рис. 23). Последние, видимо, возникли из вертикальных трахеид. Об этом говорят находки у ряда сосен переходных форм от вертикальных к типичным лучевым трахеидам. При возникновении кольца вторичной ксилемы лучевые трахеиды сначала появляются у них в виде отдельных клеток значительной высоты, примыкающих к паренхимным клеткам луча. Со временем, по мере отложения камбием все новых элементов древесины, их количество растет, они приобретают удлиненную по направлению луча форму и в конце концов образуют непрерывный ряд, окаймляющий луч с обеих или только с одной из сторон. В сформированном состоянии лучевые трахеиды лишены протопласта, имеют одревесневшую вторичную оболочку с округлыми

окаймленными порами. Трахеиды обеспечивают радиальный ток водных растворов в древесине. Относительно примитивности – продвинутости простых и сложных лучей существуют две точки зрения. Согласно одной из них наличие трахеид в лучах – крайне примитивный признак, отражающий природу паренхимных клеток лучей, их связь в эволюции с трахеидами. По другой – лучевые трахеиды следует рассматривать как новообразование, призванное обеспечить эффективный радиальный транспорт водных растворов.



**Рис. 23.** Продольный радиальный срез древесины сосны.

р.тр. – трахеида ранней древесины годичного кольца, п.тр. – трахеида поздней древесины, о.тр. – окончание трахеиды, о.п. – окаймленная пора, т. – торус, к.п. – канал поры, л.тр. – лучевые трахеиды, п.с.л. – паренхимные клетки сердцевинного луча, окн.п. – оконцевая пора



**Рис. 24.** Продольный тангентальный срез древесины сосны.

о.тр. – окончание трахеиды, о.п. – окаймленная пора, о.л. – однорядный луч, м.л. – многорядный луч, с.к. – смоляной канал, э.к. – эпителиальные клетки, л.т. – лучевые трахеиды, л.п. – лучевая паренхима, ок.п. – оконцевая пора, т – торус

Радиальные лучи хвойных, как было отмечено выше, преимущественно однорядные. Поэтому их клетки граничат своими радиальными стенками с трахеидами. Связь между ними осуществляется через поры. Участок смежных стенок трахеального элемента и клетки луча получил название поле перекреста. На первых этапах специализации поры полей перекреста, вероятно, не отличались от пор радиальных стенок трахеид. Их дальнейшая эволюция шла по пути утраты окаймления, возникновения простых пор, увеличения их размеров. Завершает эти процессы так называемый оконцевый тип пор, представляющий собой относительно прямоугольные или яйцевидные простые поры, занимающие все поле перекреста или большую его часть. В ходе их возникновения происходило как увеличение отдельных пор, так и их слияние между собой (рис. 23, 24). Во вторичной флоэме из веретеновидных инициалей возникают ситовидные клетки, осевая (тяжевая) паренхима, часто волокна. Как и для древесины, для нее характерна рядность

расположения элементов. Клетки тяжелой паренхимы либо рассеяны между ситовидными клетками, либо сгруппированы в тангентальные тяжи разной длины. В них накапливается, в частности, запасной крахмал; откладываются кристаллы оксалата кальция, дубильные вещества, смолы. У большого числа хвойных растений часть клеток тяжелой паренхимы формируют толстые вторичные оболочки и после одревеснения становятся склереидами. Последние нередко собраны в крупные группы. Волокнам, как и тяжелой паренхиме, зачастую свойственно расположение тангентальными рядами.

Лучевые инициали производят клетки радиальных лучей. Лучи сложены паренхимными клетками и составляют с лучами древесины единое целое. Как и в клетках тяжелой паренхимы, в них откладываются запасные вещества и конечные продукты обменных процессов.

Что касается клеток Страсбургера, то ими могут становиться клетки как лучей, так и тяжелой паренхимы.

#### **2.4. Вторичные проводящие ткани покрытосеменных растений**

Во вторичной ксилеме цветковых растений из веретеновидных инициалей возникают членики сосудов, трахеиды, волокнистые трахеиды, древесинные волокна, или либриформ, клетки осевой (тяжелой) паренхимы (рис. 25, 26). Их соотношение и расположение в массиве древесины варьируют в очень широких пределах у разных видов. Так, например, осевая паренхима может быть приурочена к сосудам – паратрахеальный тип, но может быть и независима от них в своем распределении в ткани – апотрахеальный тип (рис. 27). Каждый из типов осевой паренхимы неоднороден и распадается, в свою очередь, на подтипы. В процессе эволюции изменение распределения осевой паренхимы в ткани шло в направлении от диффузного апотрахеального типа, при котором на поперечном срезе одиночные паренхимные клетки более или менее равномерно рассеяны между прочими элементами, к паратрахеальному типу. Для клеток паренхимы характерно выполнение запасающей функции, а также накопление конечных продуктов обмена веществ. Клетки паратрахеальной паренхимы, связанные многочисленными порами с члениками сосудов, получили название контактной паренхимы. Они оказывают непосредственное влияние на транспорт водных растворов по сосудам. Контактные клет-

ки, как упоминалось выше, осуществляют забор воды из сосудов, подсасывая ее вверх. Отмечается также, что в условиях пониженной транспирации, обусловленной высокой влажностью воздуха, клетки могут секретировать в сосуды осмотически активные вещества, в частности сахара, вызывающие поступление в транспортную систему воды и ее движение вверх. Движение воды необходимо для обеспечения растущих побегов минеральными солями, которые поступают в растение из почвы и переносятся в нем по трахеальным элементам. Последним отчасти объясняют свойственное древесным тропического дождевого леса, произрастающим в условиях затрудненной из-за повышенной влажности воздуха транспирации, обилие паратрахеальной паренхимы. У листопадных растений умеренной зоны контактные клетки поставляют в сосуды запасные органические вещества, которые транспортируются к распускающимся весной почкам.

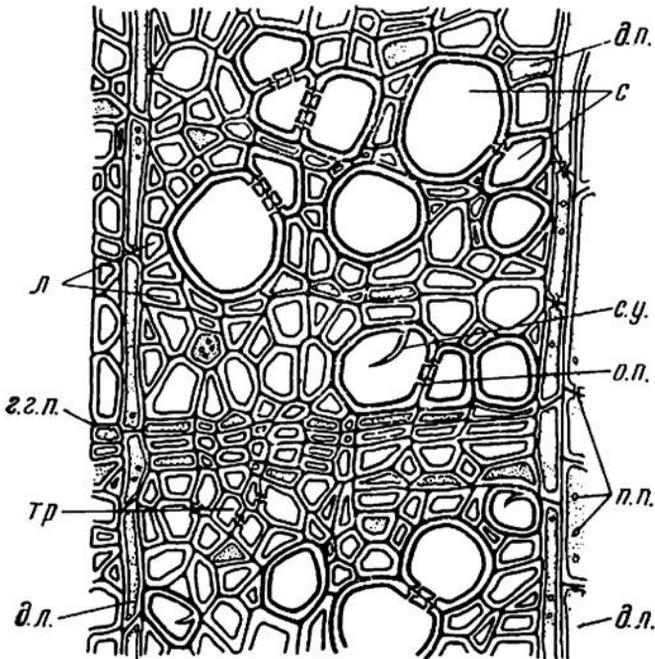


Рис. 25. Поперечный срез древесины липы.

с – сосуды, с.у. – обрывок спирального утолщения стенки сосуда, о.п. – окаймленная пора, д.п. – древесинная паренхима, п.п. – простые поры, д.л. – древесинный луч, л – либриформ, г.г.п. – граница годовичного прироста, тр – трахеида

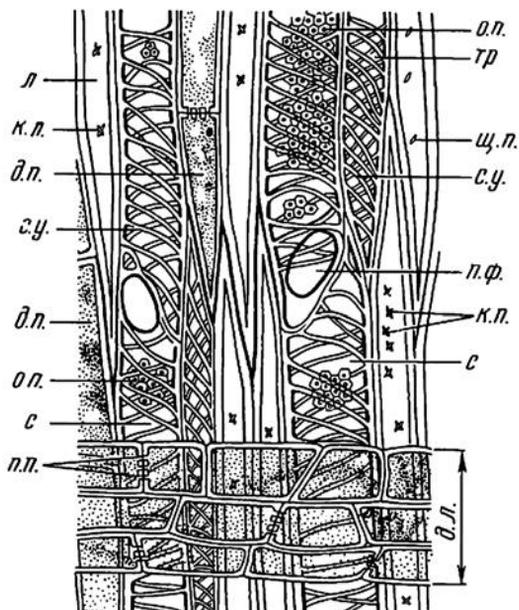


Рис. 26. Продольный радиальный срез древесины липы.

с – спирально-пористый сосуд, п.ф. – простая перфорация, т.р. – трахеида со спиральными утолщениями оболочки, о.п. – окаймленные поры, л – либриформ, к.п. – крестовидные поры, щ.п. – щелевидная пора, п.п. – простая пора, д.л. – древесинный луч, с.у. – спиральные утолщения оболочки, д.п. – древесинная паренхима

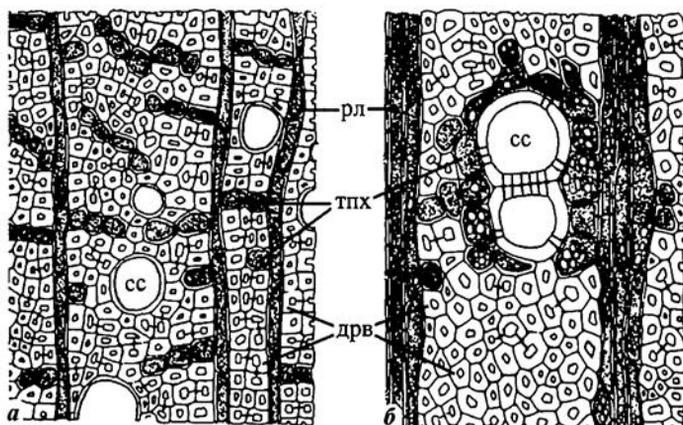


Рис. 27. Распределение тяжелой паренхимы в древесине дуба грузинского (а) и ясеня обыкновенного (б). а – апотрахеальная, б – паратрахеальная паренхима, рл – радиальные лучи, тпх – тяжелая паренхима, сс – сосуды, дрв – древесинные волокна

Радиальные лучи цветковых растений сложены паренхимными клетками. Их количество в составе луча варьирует в широких пределах. Среди лучей есть однорядные и многорядные, насчитывающие до 10 и более рядов клеток по ширине; однослойные и многослойные, состоящие из нескольких десятков клеток по высоте. Лучи могут сливаться между собой, формируя еще более крупные массивы паренхимных клеток, пересекающие древесину.

Различают стоячие и лежачие лучевые клетки. Первые имеют вытянутую вдоль продольной оси стебля форму; вторые вытянуты перпендикулярно оси, по радиусам стебля. Гетероцеллюлярные лучи цветковых состоят из стоячих и лежачих клеток (рис. 28), гомоцеллюлярные – из клеток одного типа: только стоячих или только лежачих (рис. 28).

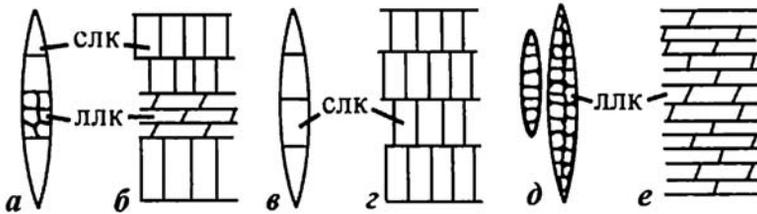


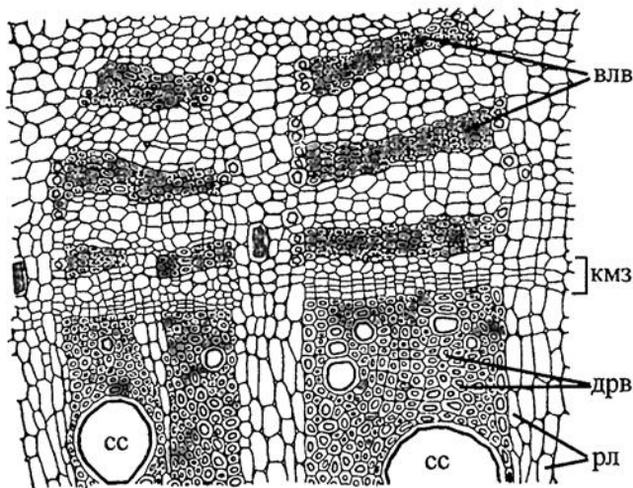
Рис. 28. Типы радиальных лучей.

Лучи: а, б – гетероцеллюлярный, в – е – гомоцеллюлярные, а, в, д – тангентальный разрез, б, г, е – радиальный разрез, слк – стоячие лучевые клетки, ллк – лежачие лучевые клетки

Клетки лучей различаются не только по форме, но и по выполняемым функциям. Стоячие клетки специализированы на накопление и передачу запасных питательных веществ через поры на их боковых стенках в сосуды. Считается, что по своей структурно-функциональной организации они более близки к тяжелой паренхиме, чем лежачие клетки. Последние специализированы на запасание пластических веществ и их транспорт в радиальном направлении. Отмечается, что появление лучей, сложенных лежачими клетками, могло быть связано с увеличением диаметра стебля и необходимостью совершенствования радиального транспорта в нем. В свою очередь, лучи из стоячих клеток более присущи тем растениям, для которых проблема радиального транспорта не стоит остро, например для кустарничков и кустарников с тонкими стеблями.

Вторичная ксилема покрытосеменных отличается от первичной наличием в ней радиальных лучей и сосудов только точечного типа; более короткими их члениками; упорядоченным расположением своих элементов: они лежат в виде более или менее выраженных радиально расходящихся рядов, которые задаются клетками камбия. Перечисленные признаки не следует абсолютизировать. Немало растений, строение древесины которых отклоняется по некоторым из них от типичного. Выше было отмечено отсутствие сосудов у некоторых двудольных. У ряда видов в процессе специализации исчезла тяжевая паренхима. Правильными рядами зачастую располагаются элементы не только вторичной ксилемы, но и метаксилемы.

Во вторичной флоэме из веретенновидных инициалей возникают членики ситовидных трубок, клетки-спутники, клетки осевой паренхимы, вторичные лубяные волокна. Удельный вес в ткани каждого из перечисленных элементов и их взаимное расположение подвержены значительной изменчивости. Так, лубяные волокна могут отсутствовать (кирказон), быть рассеяны поодиночке (лавр, цефалантус) или образовывать тангентальные полосы, чередующиеся с полосами, составленными ситовидными элементами и паренхимными клетками (ясень, тюльпанное дерево, тополь, липа) (рис. 29).



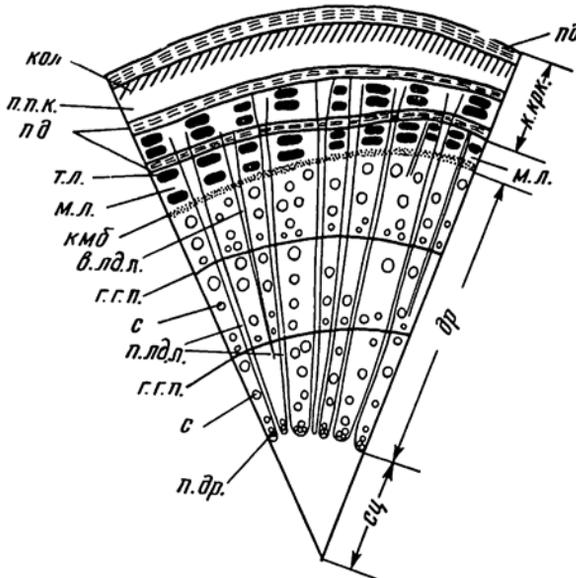
*Рис. 29.* Фрагмент поперечного среза стебля виноградной лозы.

влв – вторичные лубяные волокна, кмз – камбиальная зона, дрв – древесинные волокна, рл – радиальный луч, сс – сосуды

Из лучевых инициалей возникают радиальные лучи. Они сходны с лучами ксилемы того же растения и являются их продолжением, т. е. радиальный луч пересекает и древесину, и флоэму. Лучи могут быть одно- и многоклеточными, высокими и низкими. В клетках тяжелой паренхимы и лучей откладываются запасные питательные вещества (крахмал и липиды), а также конечные продукты обменных процессов. На основе части клеток тяжелой паренхимы, реже клеток лучей, могут возникать склереиды.

### 2.5. Слои прироста

Камбий у многолетних растений обычно функционирует периодически, время от времени прерывая свою работу. Клетки ксилемы, откладываемые камбием в течение одного периода роста, образуют слой прироста, или кольцо прироста. В условиях сезонного климата с выраженным единственным периодом роста этот слой получил название годовичного кольца (рис. 30).



**Рис. 30.** Схема строения трехлетней ветки девичьего винограда. сц – сердцевина, др – древесина, к.крк. – кольцевая корка, кол – колленхима, п.п.к. – паренхима первичной коры, пд – перидерма, т.л. – твердый луб, м.л. – мягкий луб, к.к.б. – камбий, г.г.п. – границы годовичных приростов древесины, с – сосуды, п.др. – первичная древесина, п.л.д.л. – первичный и в.л.д.л. – вторичный лубодревесинный луч

Слои прироста различаются на поперечном срезе благодаря отличиям между трахеальными элементами, образуемыми на начальных и конечных этапах периода роста. Для ранней древесины характерны более крупные клетки, меньшее количество вещества стенок на единице площади среза. По этой причине граница между поздней древесиной предыдущего слоя и ранней следующего хорошо выражена.

Кольца прироста свойственны не только покрытосеменным, но и голосеменным растениям. У них трахеиды ранней древесины более широкопросветные, с крупными окаймленными порами. Для трахеид поздней древесины характерны, помимо меньшего радиального диаметра, узкие полости, толстые стенки, поры с редуцированными окаймлениями. Их нередко рассматривают как волокнистые трахеиды. Соответственно трахеиды ранней древесины выполняют главным образом проводящую функцию, поздней – механическую.

В качестве ведущего фактора, вызывающего отмеченную периодичность, называют поступление из верхушек растущих побегов в зону дифференциации древесины ауксина. На ряде модельных объектов показана прямая связь между образованием ранней древесины и активным ростом побегов. О корреляции между активностью ростовых процессов в кроне, с одной стороны, деятельностью камбия и дифференциацией его производных – с другой, свидетельствует и тот факт, что массовое повреждение весной распускающихся листьев возвратными заморозками или насекомыми нередко приводит к остановке развития вторичной ксилемы в ветвях и стволе. Последующее распускание новых листьев влечет за собой возобновление работы камбия и дифференциацию его производных. Результатом этих процессов может стать образование двух слоев прироста в течение одного вегетационного сезона.

У вечнозеленых растений влажных тропиков рассматриваемое явление может быть представлено в разной мере. У одних видов камбий работает круглый год и слои прироста отсутствуют или слабо выражены. Такая картина свойственна растениям, демонстрирующим постоянство ростовых процессов в кроне. При этом вовсе не обязательно, чтобы все побеги непрерывно росли. Например, в отличие от деревьев умеренной зоны, развитие разных ветвей кроны которых строго син-

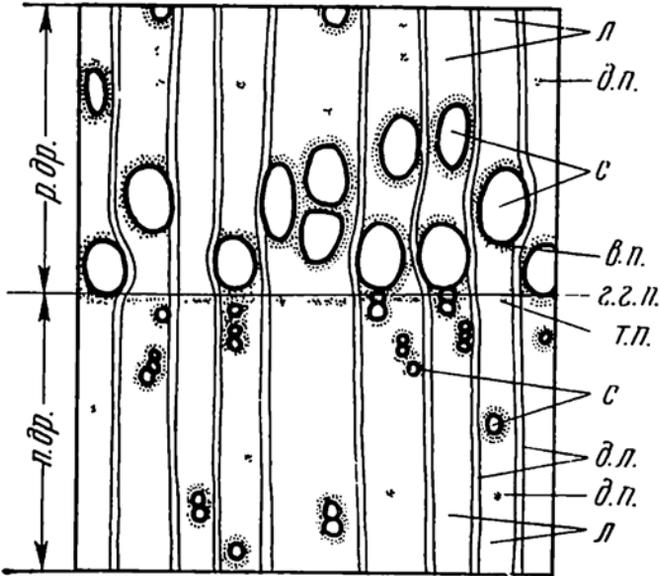
хронизировано, в тропиках возможны ситуации, когда различные ветви одного растения находятся в разном состоянии: одни растут, другие сбрасывают листья, третьи цветут и плодоносят. Так что ростовые процессы, по сути, непрерывны, просто происходит смена растущих ветвей.

У части видов образуется несколько слоев прироста. При этом также прослеживается связь между побегообразованием и образованием колец. У одного из видов фикусов, к примеру, рост побегов возобновляется несколько раз в течение года. Интервал между периодами роста составляет около полутора месяцев. При очередном возобновлении роста образуется новое кольцо древесины.

Слои прироста во вторичной флоэме цветковых растений выражены менее отчетливо, чем в древесине. У ряда видов отмечены более крупные клетки ранней флоэмы по сравнению с клетками поздней. В некоторых случаях слои могут быть разграничены кристаллоносными клетками и склереидами. Так, у яблони домашней последние из закладывающихся в течение года слои клеток перезимовывают в недифференцированном состоянии. Весной часть из них дифференцируется в склереиды, часть откладывает кристаллы, образуя границу между слоями.

В пределах годичного кольца возможно разное распределение сосудов. Если они имеют примерно одинаковый диаметр и равномерно размещены в годичном кольце, древесину называют рассеянно-сосудистой, или рассеянно-поровой (рис. 25). Она характерна для липы, тополя, груши, березы и др. Древесину с сосудами, резко различающимися по диаметру, в которой более широкопросветные из них сосредоточены в ранней древесине, относят к кольцесосудистой, или кольцепоровой (рис. 31). Ее можно наблюдать у дуба черешчатого, вяза, ясеня.

Кольцесосудистый тип, по мнению ряда исследователей, более специализирован и встречается у сравнительно немногих видов, значительная часть которых – обитатели северной умеренной зоны. При оценке этого признака у видов из 129 родов древесных растений России кольцесосудистость была обнаружена в 39. Специализация выражается в существенно более высокой скорости проведения воды по ней, чем по рассеянно-сосудистой древесине.



**Рис. 31.** Схема строения кольцесудистой древесины ясеня на границе двух годовичных колец. р.др. – ранняя древесина, п.др. – поздняя древесина, г.г.п. – граница годовичного прироста, с – сосуды, д.л. – древесинные лучи, л – либриформ, д.п. – диффузная паренхима, т.п. – терминальная паренхима, в.п. – вазисентрическая паренхима

Разница в скорости проведения обусловлена отличиями в длине и диаметре их сосудов. Сосуды рассеянно-поровой древесины уже и короче, чем у кольцесудистой. Их диаметр обычно менее 100 мкм, а длина – несколько сантиметров. В кольцесудистой древесине диаметр сосудов более 100 мкм, длина – несколько метров. У некоторых растений с кольцесудистой древесиной весной дифференцируются сосуды, которые тянутся не прерываясь от основания до верхушки дерева. Такая организация водопроводящей системы обеспечивает низкое сопротивление току воды по ней. Отсюда высокая скорость проведения водных растворов. У кольцесудистых растений, однако, эффективная длина сосудов к концу вегетационного периода существенно уменьшается из-за их закупорки пузырьками газа. Причина закупорки кроется в механизме подъема воды в растении. Ведущая роль в этом процессе, как было отмечено, принадлежит верхнему концевому двигателю. В ходе его работы транспирирующие листья тянут воду вверх по сосудам, сила тяжести – вниз. Соответственно в столбиках

воды создается отрицательное давление или, иными словами, они находятся в растянутом состоянии. При таких условиях даже мелкие пузырьки газа занимают в сосудах большой объем. Как следствие нарушается непрерывность водного потока от поглощающих к испаряющим поверхностям, которая является одним из обязательных условий для транспортировки воды в результате работы верхнего двигателя. Примечательно, что возникновение такого пузырька выводит из строя весь длинный сосуд. В результате в кольцесосудистой древесине вода зачастую проводится только по самому наружному кольцу или еще части предыдущего кольца.

В рассеянно-сосудистой древесине короткие сосуды образуют многочисленные контакты друг с другом. Из-за меньшего диаметра они реже закупориваются пузырьками газа. Если закупоривание все же происходит, ток воды благодаря многочисленным контактам между сосудами не прервется полностью – из общего русла выпадет только одна короткая перемычка. Поэтому у рассеянно-сосудистых растений вода передвигается, как и у голосеменных, по нескольким, а то и многим кольцам.

Таким образом, кольцесосудистая древесина малопригодна для вечнозеленых растений, у которых листья живут несколько лет, поскольку к концу вегетационного периода она в значительной мере утрачивает водопроводимость. Им больше подходит рассеянно-сосудистая древесина, проводящая воду по нескольким слоям прироста, сформировавшимся в ходе роста всех или большей части листьев кроны. Так, вечнозеленые дубы Средиземноморья являются рассеянно-сосудистыми, а листопадные – кольцесосудистыми.

В то же время у листопадных растений встречаются оба типа древесины. В ряде случаев это объясняется, видимо, разным характером развития у них побегов. У части видов их рост продолжается очень долго, закладываются и растут все новые и новые листья. Иногда даже не происходит формирования терминальной зимующей почки, как, например, у ивы. Большое количество листьев коррелирует с появлением большого числа сосудов, возникновением рассеянно-сосудистости.

Иная картина складывается у древесных, на побегах которых насчитывается небольшое число листьев, по большей части закладываемых еще в почке. Весной – в начале лета листья таких растений быстро завершают рост. В этот период и дифференцируются

широкопросветные сосуды. После их появления камбий, однако, не прекращает работу. Он стимулируется, в частности, зачатками листьев, закладывающимися в формирующихся зимующих почках. Уровень индукции, однако, оказывается слишком низким. Поэтому сосуды либо не образуются, либо имеют узкие просветы.

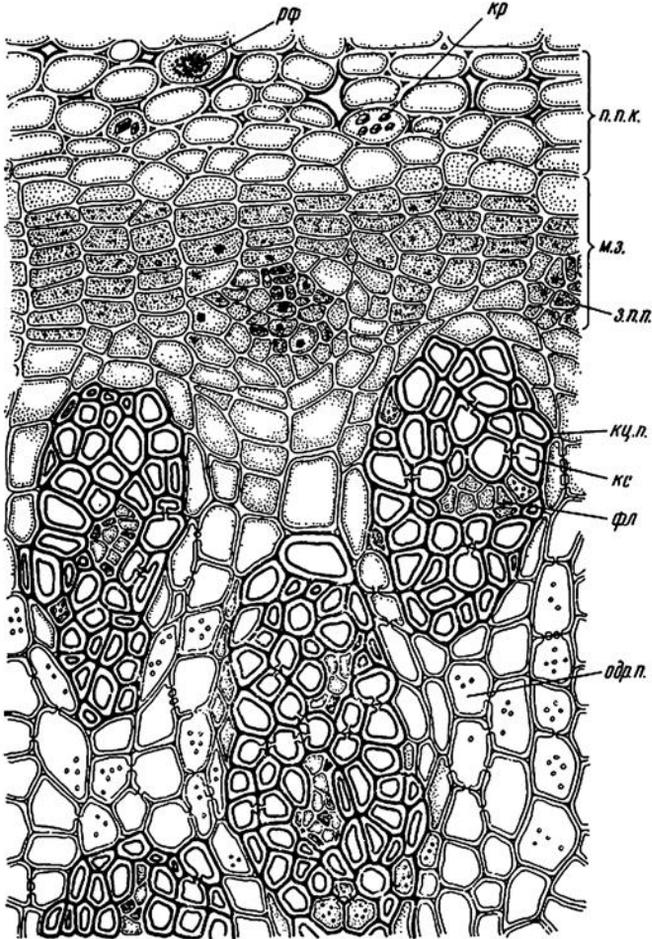
В заключение отметим, что между кольцесосудистой и рассеянно-сосудистой древесиной имеются переходные варианты.

Возникновение вторичных проводящих тканей оказалось очень ценным эволюционным приобретением. Представим, что некое растение, имеющее стебель только первичного строения, несет многочисленные листья. При заложении в апикальной меристеме такого растения очередного листа он образует синтетические пучки с пучками нижерасположенных листьев. По ним и осуществляется приток к нему воды и растворенных в ней веществ, отток от него ассимилятов. По мере заложения все новых и новых листьев нагрузка на транспортную систему будет возрастать. Ведь весь прокамбий ушел на образование флоэмы и ксилемы, и новым проводящим тканям взяться неоткуда. Более того, со временем часть трахеальных и ситовидных элементов утратит способность к проведению, так что в действительности объем проводящих тканей в нижней части растения даже уменьшится. Совершенно иная картина складывается при наличии камбия. Между развитием новых листьев и возникновением из него проводящих тканей существует прямая связь: больше листьев – больше тканей. Утрата части проводящих элементов будет компенсирована образованием новых. К тому же появление мощного цилиндра древесины сыграло в эволюции немаловажную роль в «грандизации» растений. И все же образование камбием вторичных тканей не единственный способ обновления проводящих элементов и увеличения массивности ствола. Он не реализуется у однодольных растений. Тем не менее, обладая закрытыми проводящими пучками, рассеянными по плоскости среза, некоторые из них достигают внушительных размеров (рис. 32).

## 2.6. Вторичное утолщение стебля у однодольных растений

Вторичное утолщение стебля характерно для видов алоэ, юкки, агав, драцен и др. У них вокруг комплекса проводящих пучков возникает кольцо вторичной латеральной меристемы – меристемы вторич-

ного утолщения (рис. 32). Оно состоит из нескольких слоев клеток, имеющих веретеновидную или прямоугольную форму. Данная меристема откладывает значительное количество клеток внутрь, небольшое – к периферии. Из клеток, отложенных внутрь, дифференцируются проводящие пучки и межпучковая паренхима (рис. 32).



**Рис. 32.** Строение древесины драцены в зоне вторичного утолщения.

п.п.к. – паренхима первичной коры, м.з. – меристематическая зона, з.п.п. – закладывающийся проводящий пучок, кц.п. – концентрический пучок, кс – ксилема, фл – флоэма, одр.п. – одревесневшая паренхима, рф – рафиды в поперечном разрезе, кр – кристаллы оксалата кальция

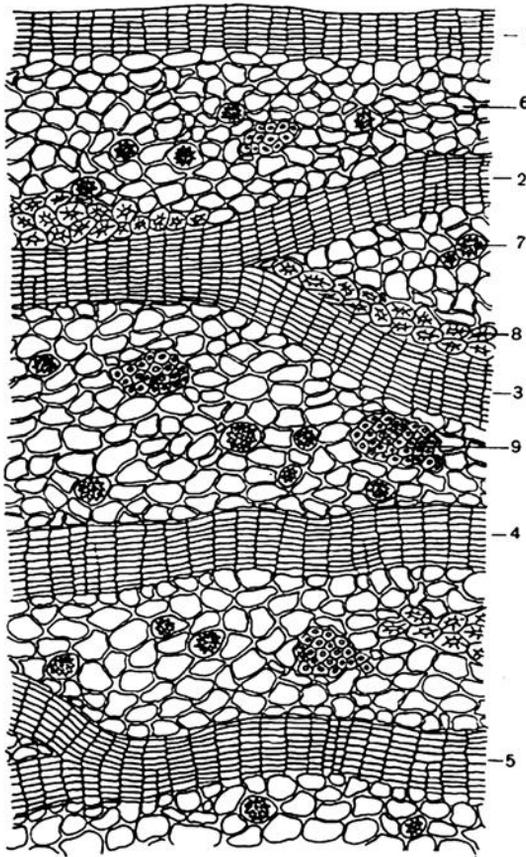
Относительно происхождения данной ткани в морфогенезе побега существуют разные точки зрения. Согласно одной из них меристема вторичного утолщения возникает из меристемы первичного утолщения. Последняя свойственна целому ряду однодольных растений, у которых закладывается под конусом нарастания на уровне самых молодых зачатков листьев, где лежит в периферической части стебля. На его поперечном срезе она напоминает камбиальную зону. В обоих случаях клетки располагаются радиальными рядами. В результате периклиналильных делений клеток этой меристемы происходит утолщение стебля. Оно может быть очень значительным. У некоторых растений, в частности ряда пальм, здесь формируется широкое, до 30 см в диаметре, блюдцевидное образование, на дне которого располагается апикальная меристема.

По другой версии, меристема вторичного утолщения однодольных берет начало от перицикла (от греч. *пери* – вокруг, *циклос* – круг) – первичной латеральной меристемы. Чтобы понять, что это за ткань, вернемся к образовательному кольцу (рис. 7). Мы отметили, что в нем закладываются пучки прокамбия и межпучковая паренхима (рис. 7). Нередко, однако, из периферических слоев кольца возникает еще одна латеральная меристема – перицикл. В стебле он недолговечен и малоактивен. В результате его деятельности может возникнуть несколько слоев клеток, которые дифференцируются в волокна перициклического происхождения, а также клетки паренхимы. Именно с этой образовательной тканью некоторые исследователи связывают происхождение меристемы вторичного утолщения.

## **2.7. Возрастные изменения в многолетнем стволе, обеспечивающие долголетие**

Заложившаяся перидерма может сохраняться продолжительное время, а у некоторых растений всю жизнь. При этом клетки феллогена делятся антиклинально, что приводит к увеличению их числа по окружности ствола. Ствол и ветви таких растений гладкие. Однако очень часто под напором увеличивающихся в объеме вторичных проводящих тканей перидерма, как когда-то эпидерма, разрывается. Эти разрывы закрываются в результате заложения подстилающих их новых слоев перидермы (рис. 33). Процесс захватывает все более глубокие

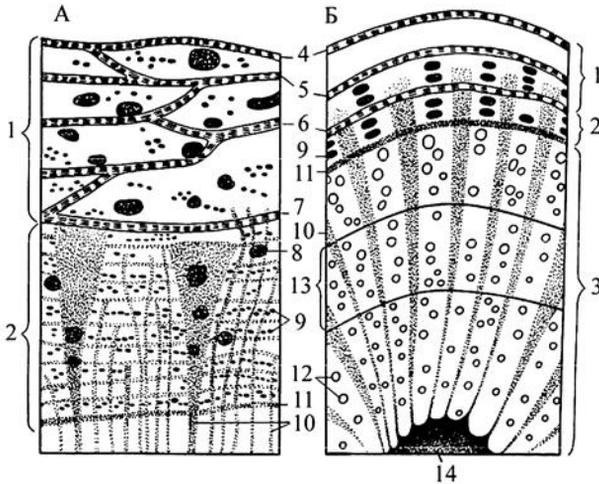
участки коры и, наконец, периферическую часть флоэмы. В отличие от типичной перидермы феллоген в каждом из таких внутренних слоев обычно активен короткий промежуток времени. Клетки, расположенные между слоями перидермы, отмирают, поскольку они изолированы феллемой от источников воды и пластических веществ; для них в большей или меньшей степени затруднен газообмен. Таким образом, корка – это третичная покровная ткань, состоящая из чередующихся слоев перидермы и заключенных между ними отмерших фрагментов коры и флоэмы (рис. 33).



*Рис. 33.* Строение корки дуба. 1–5 – перидерма, 6 – мертвая коровая паренхима, 7 – друза, 8 – каменистые клетки, 9 – склеренхимные волокна

Сложенная мертвыми клетками корка не может растягиваться вслед за утолщением ствола. Поэтому со временем на ней появляются трещины, происходит сбрасывание ее наружных участков. Если закладывающиеся слои перидермы перекрываются друг с другом и наружные участки корки отшелушиваются в виде чешуек вслед за увеличением окружности ствола, корка называется чешуйчатой (платан, сосна) (рис. 34). Если новые слои перидермы закладываются по всей окружности, возникает корка, получившая название кольцевой (кольцеобразной), как у эвкалипта. Сбрасывание ее наружного слоя происходит широкими полосами (рис. 34). Клетки корки могут быть настолько прочно связаны друг с другом, что при расширении ствола ее части не сбрасываются, а сама ткань растрескивается – трещиноватая корка, как у дуба.

В корке имеются чечевички, хотя здесь они менее дифференцированы, чем во вторичной покровной ткани. Это проявляется в низкой активности их феллогена. В трещиноватой корке чечевички отмечены на дне трещин; в чешуйчатой и кольцевой – на поверхностях, открывающихся после отшелушивания наружных слоев ткани.



**Рис. 34.** Схема строения корки разных растений. А – чешуйчатая корка дуба, Б – кольцевая корка винограда, 1 – корка, 2 – луб, 3 – древесина, 4–7 – перидерма, 8 – каменистые клетки, 9 – лубяные волокна, 10 – сердцевинные лучи, 11 – камбий, 12 – сосуды, 13 – годовое кольцо, 14 – сердцевина

Третичная покровная ткань, как и вторичная, предохраняет растение от потери воды; обеспечивает защиту внутренних тканей от механических повреждений (толщина этой, зачастую очень грубой, ткани может быть значительной); выполняет барьерную функцию, преграждая путь патогенным организмам, в частности грибам (суберинизация слоев феллемы, накопление бактерицидных и фунгицидных веществ и др.); обладает термоизолирующими свойствами благодаря высокому содержанию в ней воздуха; трудно воспламеняется и плохо горит, что важно для растений, растущих на территориях, для которых характерны частые пожары; образование корки приводит к удалению переставших функционировать участков флоэмы, обеспечивает изоляцию от живых тканей конечных продуктов обменных процессов, откладываемых в ее клетках перед их отмиранием.

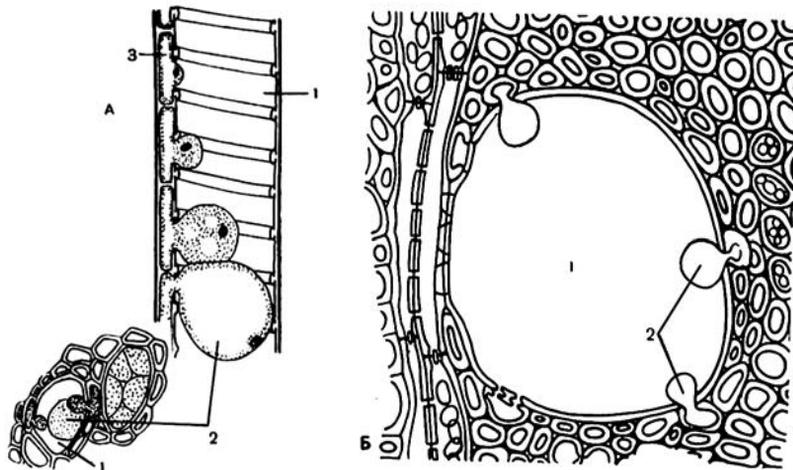
Существенные возрастные изменения происходят не только в периферических частях ствола и ветвей, но и в древесине. Проводящую функцию выполняет не весь ее массив, а лишь наружные слои, получившие название заболонь. Степень ее развития может быть разной, что в значительной мере коррелирует с распределением сосудов. В рассеянно-сосудистой древесине, как уже отмечалось, сосуды способны проводить воду продолжительное время, в кольцесосудистой эта способность часто утрачивается ими уже на 2-й год жизни.

Древесина, полностью утратившая способность к водопроведению, не содержащая живых клеток, морфологически отличная от проводящей зоны и занимающая центральную часть ствола, называется ядровой древесиной (ядро). Соответственно у ядровых пород в древесине выделяется заболонь и ядро (сосна, дуб, яблоня, робиния).

Центральная часть древесины, по большей части утратившая водопроводящую функцию, но морфологически не отличающаяся от заболони, получила название спелой. Она характеризуется меньшей, чем заболонь, влажностью и до определенной степени может служить резервуаром запасной воды. У спелодревесных пород в древесине есть заболонь и спелая древесина (ель, осина, бук, груша).

Более существенные изменения по сравнению с заболонью обнаруживаются в ядровой древесине. Полости трахеальных элементов в ней постепенно заполняются воздухом. Вслед за их осушением отмирают и паренхимные клетки древесины, но перед этим они претерпевают ряд изменений. Примыкающие к сосудам клетки паренхимы

образуют внедряющиеся через поры в их полости выросты, так называемые тилы (от греч. *тилос* – вздутие, опухоль) (рис. 35). Они бывают очень многочисленны. Благодаря проникновению с тилой в трахеальный элемент ядра образовавшей ее паренхимной клетки, тила может многократно делиться. Эти процессы способны привести к полному закупориванию сосуда (рис. 35). Более того, тилы ряда растений склерифицируются, превращаясь в склереиды.



**Рис. 35.** Тилы. А – продольный и поперечный срезы сосуда акации белой (*Robinia pseudoacacia*) с тилами: 1 – сосуд, 2 – тилы, 3 – клетки паренхимы; Б – поперечный разрез сосуда ореха (*Juglans regia*), 1 – полость сосуда, 2 – тилы

Другая особенность ядровой древесины – образование в клетках древесинной паренхимы ядровых веществ, прежде всего дубильных веществ и смол. Они пропитывают оболочки клеток древесины, заполняют их полости, в том числе и полости сосудов. Именно эти вещества придают ядру разнообразную окраску, резко выделяя его на спиле древесины. Биологическое значение этой пропитки состоит в том, что ядровые вещества обеспечивают резистентность к патогенным организмам. В свою очередь, тилообразование создает механическую преграду на пути их расселения по полым трубкам сосудов (рис. 35).

Перед консервацией древесины в процессе ядрообразования из нее транспортируется часть накопленных запасных веществ. Остальные используются на тилообразование, процессы склерификации и синтез ядровых веществ.

У хвойных растений с ядровой древесиной полости входящих в ее состав трахеид заполняются смолами, эфирными маслами. В связи с усушкой центральной части древесины у трахеид изменяется положение замыкающих пленок пор, приводящее к закупорке поровых каналов торусами.

На сходных принципах строится и борьба растений с инфекциями, проникающими в ствол через механические повреждения. Она основывается на построении барьеров вокруг очага инфекции, возникшего в ране. Расположенные возле него клетки древесинной паренхимы начинают активно синтезировать бактерицидные и фунгицидные вещества. Характерно, в частности, образование фенольных соединений. Ниже и выше очага может происходить закупоривание сосудов, блокирующее распространение по ним патогенов. Камбий продуцирует большое количество паренхимных клеток вместо трахеальных элементов и волокон. Этим клеткам свойствен синтез отмеченных выше веществ. Показано также, что их стенки могут суберинизироваться. Суберин, как уже отмечалось, устойчив к действию микроорганизмов.

## 2.8. Эволюция стелы

На ранних этапах изучения анатомического строения стебля каждый его проводящий «пучок» рассматривался в качестве самостоятельной структурной единицы. Поскольку строение «пучков», их количество и распределение в стебле растений очень разнообразно, такой взгляд не позволяет судить об организации и преобразованиях в процессе эволюции всего проводящего комплекса стебля. Данную проблему разрешила предложенная в 80-х годах XIX века Ф. Ван-Тигемом и А. Дулио стелярная теория, согласно которой первичная проводящая система стебля представляет собой единое целое.

Стела (от греч. *стеле* – столб, колонна), или центральный цилиндр, – комплекс тканей, лежащих внутри от первичной коры.

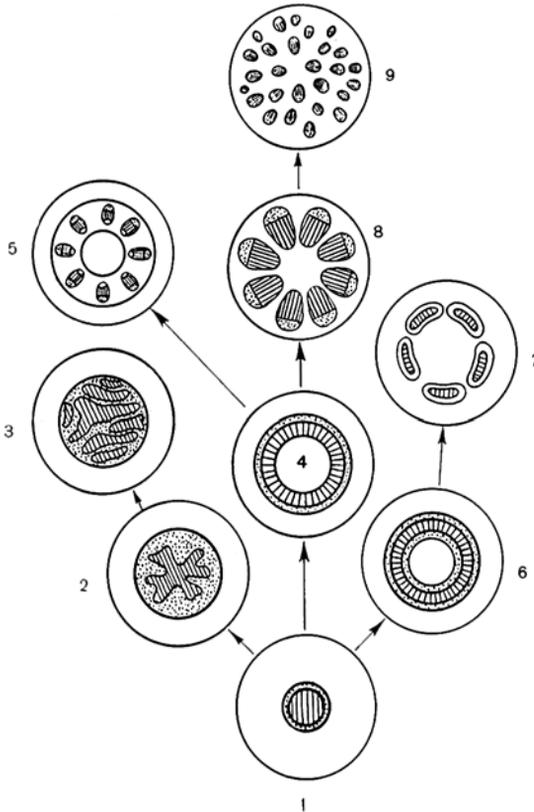
Кора, дифференцирующаяся вокруг образовательного кольца или тяжа прокамбия с перициклом и берущая начало из клеток апикальных меристем стебля или корня, как и ткани такого происхождения, обычно называется первичной. Использование слова «первичная» обусловлено тем, что термин «кора» в сравнительной анатомии обозначает также совокупность тканей, лежащих снаружки от ксилемы

(при первичном строении оси) или камбия (при вторичном), т. е. может иметь разное толкование.

Понятие «стела» позволяет судить о преобразованиях в процессе эволюции всей проводящей системы стебля. Наиболее архаичный вариант стелы – гаплостела (от греч. *гапλος* – простой) – свойствен риниевым. Гаплостела представляет собой сплошной тяж ксилемы, окруженный флоэмой (рис. 36). Ксилема относится к центрархному типу: в процессе дифференциации из тяжа прокамбия протоксилема закладывалась в его центре, метаксилема – вокруг нее. По мнению ряда исследователей, в такой организации стелы находят отражение черты строения водорослеподобных предков. Мы уже отмечали, что размещение механических тканей в той или иной части растения тесно связано с характером испытываемых ею нагрузок. При статических нагрузках, обусловленных, например, собственным весом, обеспечение упругой устойчивости достигается путем смещения сопротивляющегося материала от продольной оси к периферии. Такое положение занимает колленхима в стебле и черешке. Иначе обстоит дело при динамических нагрузках, возникающих при многократных изгибах растения из стороны в сторону. В этих случаях отмечается сосредоточение сопротивляющегося материала у нейтральной оси. Поэтому, если предки растений жили в полосе прибоя, они, скорее всего, обладали, согласно рассматриваемой версии, расположенными в центральной части слоевищ механическими элементами, обеспечивавшими их гибкость и прочность на разрыв. Позднее эти элементы, возможно, представлявшие собой вытянутые толстостенные клетки, приобрели функцию водопроведения. Отсюда и сочетание у трахеид двух функций: опорной и водопроводящей.

Могла ли организация, свойственная гаплостеле, сохраниться в процессе эволюции? Передача веществ из проводящих тканей в ткани коры и обратно осуществлялась через поверхность контакта между ними. Первые растения, как отмечалось выше, были небольшими. Увеличение размеров их тела в процессе эволюции с сохранением геометрического подобия повлекло бы за собой увеличение их поверхностей пропорционально квадрату любого линейного размера, а объемов – пропорционально кубу этого размера. В результате таких изменений нарушились бы оптимальные соотношения между

объемами тканей и поверхностью контакта между ними, которая оказалась бы физиологически недостаточной для эффективного переноса веществ.



**Рис. 36.** Схема эволюции стебля.

1 – протостель, 2 – актиностель, 3 – плектостель, 4 – эктофлойная сифоностель, 5 – артростель, 6 – амфифлойная сифоностель, 7 – диктиостель, 8 – эустель, 9 – атактостель

Первым шагом на пути преодоления отмеченных противоречий стало появление актиностелы (от греч. *актис* – луч). Ее ксилема имеет на поперечном срезе очертания звезды. Вокруг нее и между лучами располагается флоэма (рис. 36). Такой тип стелы характерен,

в частности, для псилота. Ксилема здесь относится к экзархному типу: первые ее элементы (протоксилема) закладываются на концах лучей, а последующие – ближе к центру (центростремительная дифференциация). Ксилема сложена трахеидами и расположенными в ее центральной части волокнистыми трахеидами, флоэма – ситовидными клетками и лубяной паренхимой.

Отмеченная тенденция к увеличению поверхности в еще большей мере выражена у пришедшей в эволюции на смену актиностеле плектостелы (от греч. *плектос* – сплетенный). Ксилема здесь также экзархного типа. На поперечном срезе она разделена на отдельные, местами соединяющиеся друг с другом лопасти (рис. 36). Между ними и по периферии стелы располагается флоэма. Возникновение плектостелы легко представить, если рассечь многолучевую актиностелу на отдельные лопасти. Ксилема сложена трахеидами, флоэма – ситовидными клетками и лубяной паренхимой.

Рассмотрим, с какими морфогенетическими особенностями сопряжен переход от гаплостелы к актино- и плектостеле. Как уже отмечалось, у риниевых на верхушке телом находилась меристема с единственной или небольшой группой апикальных клеток. Ее производные формировали сплошной тяж прокамбия, клетки которого дифференцировались в проводящие ткани. Поскольку на оси, в которой происходили эти процессы, отсутствовали какие-либо боковые структуры (листья и почки), ничто не влияло на ход дифференциации, носившей симметричный характер. При этом флоэма располагалась по периферии стелы – ближе к хлоренхеме, из которой в нее поступали продукты фотосинтеза. Ксилема же находилась в центре оси, что, вероятно, предохраняло от излишних потерь воды.

Характер развития стелы изменился после появления энациев. Обладающим ими растениям, как и риниевым, свойствен апекс с единственной или небольшой группой поверхностных инициалей. Под ним также возникает сплошной тяж прокамбия (рис. 36). Но здесь на дифференциацию из него проводящих элементов существенное влияние оказывают развивающиеся энации. Образование ксилемы начинается в участках приращения к прокамбиальному тяжу их следов, а ее дальнейшая дифференциация протекает центростремительно (рис. 36). Такое формирование тканей представляется рациональным, поскольку в стебле при этом быстрее складывается работающая на обеспече-

ние листьев проводящая система, чем если бы развитие начиналось от центра, вне непосредственной связи с листьями. Следы энациев прилегают к стеле, как уже отмечалось, без образования листовых щелей (рис. 36).

Общим для рассмотренных типов стел является отсутствие сердцевины, на основе чего их объединяют в группу протостел (от греч. *протос* – первый).

Наряду с листьями ключевое влияние на организацию стелы оказывает строение апикальной меристемы. Об этом свидетельствует закономерное изменение стелы у развивающихся спорофитов целого ряда папоротников – щитовника игольчатого, кочедыжника женского, орляка обыкновенного и др. Первоначально в их оси формируется протостела. Ее центральную часть занимает ксилема, вокруг которой располагается флоэма (рис. 36). На уровне 2-го листа в центре стелы дифференцируются клетки сердцевины, чуть выше по стеблю в дополнение к ней появляется примыкающая к ксилеме внутренняя флоэма. При этом следы первых 2–3 самых мелких листьев прилегают к стеле без образования листовых лакун. В результате на смену протостеле приходит сифоностела (от греч. *сифон* – трубка), или трубчатая стела, в которой есть сердцевина, а флоэма и ксилема имеют вид вложенных одна в другую трубок (рис. 36).

В узлах всех последующих, более крупных листьев сифоностела сменяется диктиостелой (от греч. *диктион* – сеть) – сетчатой стелой, имеющей вид рассеченного во многих местах наподобие трехмерной сетки цилиндра проводящих тканей (рис. 36).

Проводящие ткани, как мы знаем, возникают в верхушке стебля из прокамбия. У папоротников, как и у других рассмотренных выше споровых растений, он дифференцируется под апикальной меристемой, объем которой существенно увеличивается в онтогенезе спорофита. Так, апексы кочедыжника женского и щитовника игольчатого на стадии проростка насчитывают всего 4–7 клеток, а в дефинитивном состоянии – несколько десятков клеток. В зависимости от объема апикальной меристемы прокамбий приобретает вид либо узкого сплошного тяжа, либо постепенно увеличивающегося в диаметре цилиндра, формирующего проводящие ткани сифоно-, а затем диктиостелы. В последних типах стел из части клеток апикальной меристемы образуется сердцевина (рис. 36). Стадия, на которой возникает

сифоностела, крайне быстротечна и, как было отмечено выше, коррелирует с заложением и развитием мелких листьев. Типичной же для папоротниковидных является диктиостела. При ее образовании прокамбиальный цилиндр не сплошной, так как напротив закладывающихся листовых зачатков дифференцируется не прокамбий, а паренхимные клетки. В дальнейшем на основе очагов паренхимы формируются листовые щели (рис. 36). Участки стелы, разделенные лакунами, получили название меристел (от греч. *мерис* – часть, доля). Каждая меристела покрыта эндодермой. Под ней лежит слой перicycle. В центральной части меристелы располагается ксилема мезархного типа: она закладывается по бокам прокамбия, из которого образуется меристела и развивается к его центру так, что протоксилема находится по бокам меристелы, метаксилема – в ее центральной части (рис. 36). Вдоль ксилемы располагаются тяжи флоэмы. В состав водопроводящей ткани входят трахеиды и клетки древесинной паренхимы, в состав флоэмы – ситовидные клетки и лубяная паренхима. Процесс возникновения и обогащения в эволюции ксилемы паренхимой получил название витализации (от лат. *виталис* – живой) – оживления этой ткани. Древесинная паренхима образуется из прокамбия, часть клеток которого претерпевает поперечные деления, что приводит к появлению ориентированных вдоль продольной оси цепочек живых клеток.

Следующий этап в эволюции стелы демонстрируют семенные растения. Молодой спорофит развивается у них сначала в семени. Благодаря защите и наличию запасных питательных веществ уже у зародыша формируется многоклеточная апикальная меристема. В таком конусе быстро вакуолизируются клетки центральной части, превращаясь в сердцевину. Затем вакуолизируются клетки коры и возникает образовательное кольцо. Прокамбий появляется в нем под влиянием листьев. Это иная и более экономичная по сравнению с предыдущими типами стелы: возникают только пучки листовых следов. Ксилема в них эндархная, ее развитие центробежное. Двудольным и голосеменным растениям свойственна эвстела (от греч. *эу* – истинный, хороший), в которой пучки располагаются в один круг (рис. 36). Многие из этих растений способны к вторичному росту, обеспечивающему обновление проводящих элементов и их образование в строгом соответствии с запросом со стороны развивающихся листьев.

У однодольных растений в связи с особенностями заложения листьев и строением их следов проводящие пучки располагаются более, чем в один круг, часто – по всей плоскости среза (рис. 36). Это атактостела (от греч. *атактос* – беспорядочный). Некоторые виды с таким типом строения стелы способны к особой форме вторичного роста.

Таким образом, в эволюции растений происходило закономерное изменение стелы, которое было тесно связано с преобразованием их вегетативного тела. К числу организменных факторов, сыгравших важную роль в эволюции стелы, относят, во-первых, появление листьев – сначала энациев, затем теломных листьев. Энации повлияли на возникновение актино- и плектостелы, теломные листья – диктио-, эв- и атактостелы. При этом в эволюции возрастала роль листа. На первых этапах решающая роль в дифференциации прокамбия принадлежала оси. Он возникал выше зачатков листьев. Последние влияли на дифференциацию из него проводящих элементов. Позднее сам прокамбий возникал под влиянием листьев. Во-вторых, увеличение объема апикальной меристемы и количества производимых ею клеток обеспечило возможность большего числа клеточных дифференцировок, в частности появление сердцевины.

В процессе эволюции менялись конструктивные особенности стелы, происходило ее насыщение живыми паренхимными клетками, увеличивалась поверхность соприкосновения мертвых трахеальных элементов и живых клеток. Последнее достигалось благодаря увеличению площади поверхности ксилемы в результате образования лучевых выступов (актиностела) и ее рассечения на лопасти (плектостела), возникновения древесинной паренхимы (сифностела, диктиостела, эвстела, атактостела), контакта ксилемной части проводящих пучков с клетками сердцевины и межпучковой паренхимы (эвстела, атактостела). Паренхиматизация стелы в целом и ее проводящих тканей в частности способствовала более эффективной работе транспортных систем, отложению и мобилизации запасных веществ.

Эволюция стелы сопровождалась преобразованием ее структурных элементов. Водопроводящая система ряда древнейших наземных растений была сложена вытянутыми клетками, одревесневшие оболочки которых не имели свойственных типичным трахеидам неравномерных утолщений и несли на внутренней поверхности многочисленные узкие углубления. Обычно их сравнивают с водопроводящими элементами

части мхов – гидроидами – вытянутыми и более или менее скошенными на концах мертвыми клетками, имеющими тонкие или слегка утолщенные целлюлозные стенки, лишенные пор.

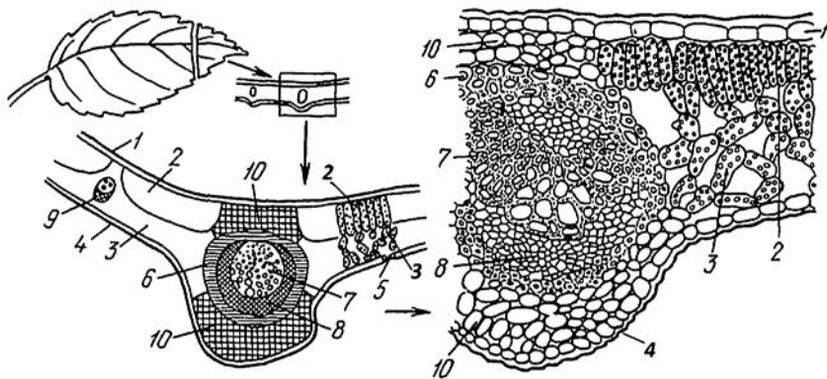
Появившиеся трахеиды эволюционировали в двух направлениях. В одном из них происходило изменение структуры оболочек трахеид: от кольчатого и спирального типов у риниевых до точечного у многих голосеменных; образование сосудов, типичных для цветковых растений. Эволюция в ином направлении привела к возникновению механических элементов: волокнистых трахеид и древесинных волокон. При этом специализированные формы волокон свойственны растениям с наиболее специализированными трахеальными элементами.

Эволюционировали и элементы флоэмы. Первоначально возникли ситовидные клетки. Позднее появились функционально связанные с ними альбуминовые клетки (клетки Страсбургера). Цветковые растения уже обладают ситовидными трубками и клетками-спутниками.

### Глава 3. АНАТОМИЯ ЛИСТА

Лист – уплощенный боковой орган растений, имеющий билатеральную симметрию. Вместе со стеблем, на котором расположен, лист составляет единую структурную систему – побег. В отличие от последнего лист имеет ограниченную способность к верхушечному росту. После дифференциации клеток меристемы в постоянные ткани лист нарастает за счет интеркалярной меристемы основания листа. У большинства растений деятельность этой меристемы быстро заканчивается и лишь у немногих (таких, как кливия, амариллис) продолжается достаточно долго.

Основные функции листа – фотосинтез, транспирация и дыхание – хорошо отражаются в его анатомическом строении. Типичный ассимилирующий лист покрыт покровной тканью, под которой располагается основная ткань мякоти листа – мезофилл, пронизанный проводящими пучками (рис. 37).



**Рис. 37.** Схема анатомического строения типичного ассимилирующего листа. Лист камелии в поперечном разрезе. 1 – верхний эпидермис; 2 – столбчатый мезофилл; 3 – губчатый мезофилл; 4 – нижний эпидермис; 5 – устьице; 6 – склеренхима; 7 – ксилема; 8 – флоэма; 9 – проводящий пучок; 10 – обкладка пучка

Покровная ткань листа представлена однослойной эпидермой. В редких случаях в процессе развития клетки эпидермы делятся периклинально (параллельно поверхности) и эпидерма становится

многослойной. Такая многослойная эпидерма встречается, например, у олеандра (рис. 51, 60). У листьев с широкими листовыми пластинками основные клетки эпидермы обычно многоугольные с ровными или извилистыми, особенно на нижней стороне, боковыми (антиклинальными) стенками, устьица обычно расположены диффузно. У линейных и продолговатых листьев основные клетки вытянуты вдоль оси листа, устьица располагаются продольными рядами. Устьичные клетки могут располагаться на одном уровне с основными клетками либо быть немного приподнятыми, либо немного погруженными. По расположению устьиц выделяют:

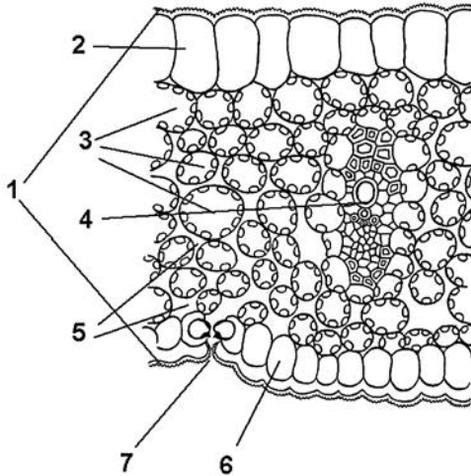
- амфистоматические (греч. *amphi* – с обеих сторон, *stoma* – рот, устье) листовые пластинки – устьица встречаются с обеих сторон листовой пластинки на верхнем и нижнем эпидермисе;
- гипостоматические (греч. *hypo* – внизу) листовые пластинки – устьица расположены только на нижней стороне (нижнем эпидермисе);
- эпистоматические (греч. *epi* – сверху, над) листовые пластинки – устьица расположены только на верхней стороне (верхнем эпидермисе).

Число устьиц на единицу поверхности (1 мм<sup>2</sup>) зависит как от вида, так и от условий внешней среды и варьирует в широких пределах, в среднем от 40 до 400.

Все пространство между верхней и нижней эпидермой, помимо проводящих и механических тканей, занимает мезофилл, представленный в типичном случае *хлоренхимой* – фотосинтезирующей тканью (рис. 37). У многих папоротников и некоторых покрытосеменных, особенно однодольных, мезофилл большей частью однородный, состоящий из более или менее одинаковых клеток с межклетниками (рис. 38). У некоторых растений (борец, ветреница, бузина) слой мезофилла, расположенный под верхней эпидермой, состоит из дланевидных клеток. Внешние стенки этих клеток имеют глубоковдающиеся внутрь складки.

У большинства покрытосеменных мезофилл (хлоренхима) дифференцирован на два типа – *столбчатый* (*палисадный*) и *губчатый*, которые различаются по форме и размерам клеток и величине межклетников. Клетки столбчатого мезофилла вытянуты перпендикулярно поверхности листовой пластинки и располагаются в один или не-

сколько слоев обычно под верхней эпидермой (рис. 37). Палисадная хлоренхима содержит в 3–5 раз больше хлоропластов, чем губчатая (3/4–4/5 от общего числа в листе), а вытянутая форма клеток, находящихся под верхней эпидермой, облегчает проникновение света на всю глубину ткани. Это позволяет рассматривать столбчатый мезофилл в качестве основной ассимиляционной ткани.



**Рис. 38.** Продольный срез фрагмента листа хлорофитума.

1 – кутикула, 2 – верхняя эпидерма, 3 – клетки мезофилла, 4 – проводящий пучок, 5 – межклетники, 6 – нижняя эпидерма, 7 – устьичный комплекс

Клетки губчатого мезофилла округлые или вытянуты в плоскости пластинки, зачастую с многочисленными выростами, рыхло расположенные, с множеством межклетников, связанных через устьица в нижней эпидерме с внешней средой. Основная функция губчатого мезофилла – газообмен, важную роль он играет и в транспорте веществ. В губчатом мезофилле могут располагаться лизигенные вместилища с эфирными маслами, например у лимона, апельсина, эвкалипта, а также млечники (рис. 39).

Иногда между столбчатым и губчатым мезофиллом наблюдается слой собирательных клеток, участвующих в отведении продуктов фотосинтеза. Собирательные клетки имеют воронковидную форму, их широкие стенки примыкают к нескольким столбчатым клеткам, а узкие – к губчатым клеткам.

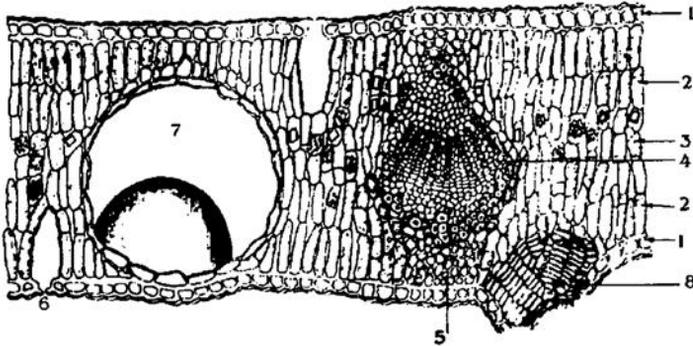
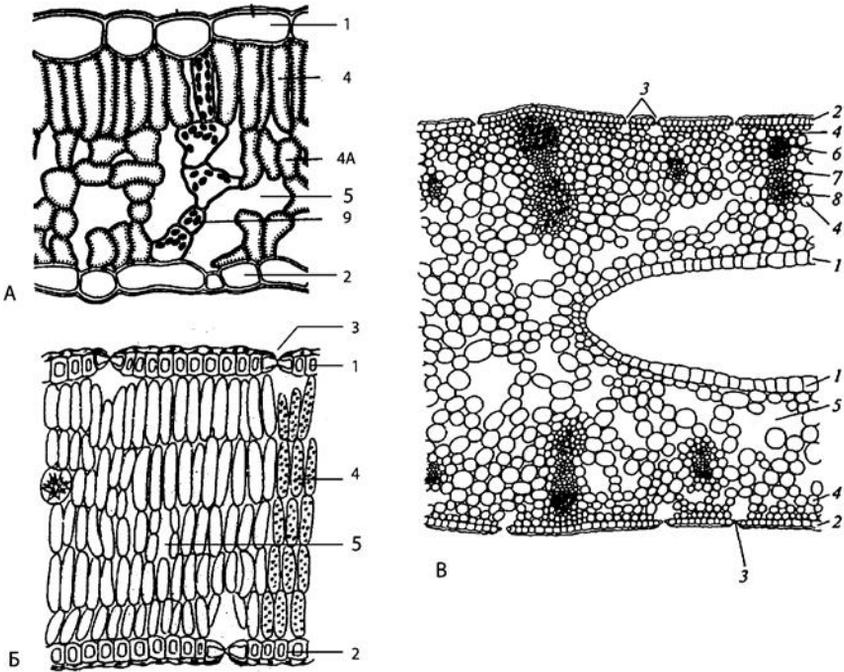


Рис. 39. Фрагмент поперечного среза листа эвкалипта прутовидного.

1 – верхняя эпидерма; 2 – палисадная хлоренхима; 3 – губчатая хлоренхима; 4 – проводящий пучок; 5 – нижняя эпидерма; 6 – пробковое пятно; 7 – эфирно-масличноеместилище; 8 – колленхима

Листья, столбчатый мезофилл которых расположен под верхний эпидермой, а губчатый под нижней, получили название бифациальные (лат. *bi* – двойной, *facies* – поверхность), или дорсовентральные (лат. *dorsum* – спина и *venter* – живот). Такое расположение двух типов мезофилла, характерное для многих двудольных, обуславливает разность в окраске верхней и нижней стороны листа. В листьях, ориентированных параллельно направлению солнечных лучей, столбчатый мезофилл расположен с обеих сторон листовой пластинки (рис. 40). Такие листья называются изолатеральные (гр. *isos* – равный, лат. *lateralis* – боковой), например листья эвкалипта, гладиолуса, ириса, нарцисса. Иногда мезофилл представлен только клетками столбчатой ткани, тогда говорят о *изопалисадных* листьях (например, листья фисташки) (рис. 40). В цилиндрических или трубчатых листьях, например листьях лука, столбчатый мезофилл расположен под всей поверхностью эпидермы. Такие листья называются унифициальные.

Мезофилл пронизан жилками, представляющими собой пучки проводящих тканей из первичной ксилемы и флоэмы. По расположению, соотношению и степени выраженности средней и боковых жилок выделяют разные типы жилкования. Если жилки не связаны между собой и слепо заканчиваются близ края листовой пластинки, говорят об открытом жилковании (папоротники). Если между боковыми жилками возникают анастомозы, говорят о закрытом жилковании. У покрытосеменных растений различают сетчатое и параллельное жилкование.



**Рис. 40.** Поперечные срезы фрагментов листьев с различными типами и расположением мезофилла. А. Лист дуба черешчатого (бифациальный). Б. Лист фисташки (изополисадный). В. Лист ириса болотного (изолатеральный). 1 – верхняя эпидерма; 2 – нижняя эпидерма; 3 – устьица; 4 – столбчатый мезофилл; 4А – губчатый мезофилл, 5 – воздухоносная полость; 6 – склеренхима; 7 – флоэма; 8 – ксилема, 9 – хлоропласты (показаны не во всех клетках)

При *сетчатом* жилковании хорошо выражена главная жилка, боковые жилки, ветвясь и соединяясь ответвлениями, образуют сеть. Участки мезофилла, ограниченные мельчайшими ячейками такой сети, получили название *ареол*. Часть жилок слепо заканчивается в мезофилле. Густота жилкования варьирует в широких пределах. Например, у древесных двудольных различных природных зон она колеблется от 150 до 1900 мм/см<sup>2</sup>, составляя в среднем более 800 мм/см<sup>2</sup>. При сетчатом жилковании возможны различные варианты размещения жилок на листовой пластинке. В одном случае выделяется одна крупная главная (средняя) жилка, идущая от основания пластинки до ее верхушки, от нее отходят в стороны более мелкие боковые жилки. Такое

жилкование называют *перистым* (ива, дуб, ольха). В другом случае может быть выражено сразу несколько равноценных крупных жилок, которые расходятся от основания пластинки к ее краям. Такое жилкование называют *пальчатое* (клен, виноград, манжетка). У разных видов неодинаково и расположение жилок по периферии пластинки. Жилки могут доходить до ее края (перисто-краевое и пальчато-краевое жилкование), а могут, не доходя до края пластинки, петлевидно изгибаться и соединяться с вышерасположенными боковыми жилками, которые, в свою очередь, также петлевидно изгибаются и т. д. (перисто-петлевидное и пальчато-петлевидное жилкование) (рис. 41).

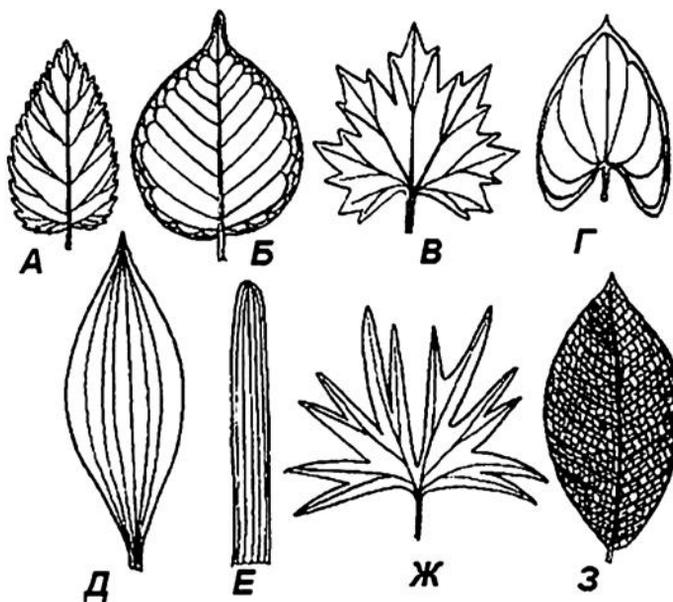


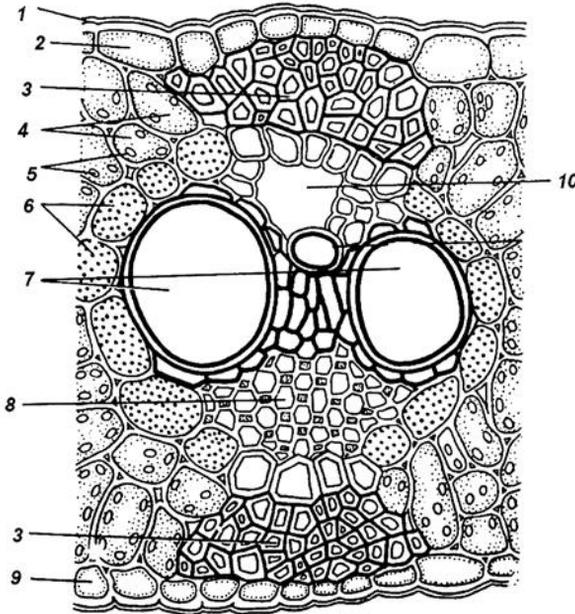
Рис. 41. Типы жилкования.

А – перисто-краевое, Б – перисто-петлевое, В – пальчато-краевое, Г – пальчато-петлевое,  
 Д – дуговое, Е – параллельное, Ж – дихотомическое, З – перисто-сетчатое

При *параллельном жилковании*, характерном для листьев однодольных растений, жилки располагаются параллельно друг другу вдоль всей пластинки, сходясь на ее верхушке и образуя между собой пере-

мычки – анастомозы. Такое положение жилок свойственно линейным листьям, т. е. листьям, длина пластинки которых во много раз превышает ширину, а ее края практически на всем протяжении параллельны, как у многих злаков (рис. 41). В широких листьях однодольных жилки, идущие от основания пластинки, дуговидно изгибаются перед тем как слиться на ее верхушке. Такой тип жилкования назван *дуговидным* (ландыш, купена) (рис. 41).

Двудольные и однодольные растения нестрого разграничены по типу жилкования. Дуговидное жилкование встречается у двудольных (подорожник, козлобородник), сетчатое – у однодольных (ароидные, орхидные).



**Рис. 42.** Поперечный срез листа кукурузы в области крупного проводящего пучка.

- 1 – кутикула, 2 – верхняя эпидерма, 3 – склеренхима, 4 – клетки мезофилла,  
5 – хлоропласты, 6 – клетки обкладки, 7 – ксилема, 8 – флоэма, 9 – нижняя эпидерма,  
10 – воздушная полость

Центральные жилки листа содержат флоэму и ксилему (рис. 42) и связаны с проводящей системой стебля. Если проводящие пучки в стебле, являющиеся листовыми следами, относятся к коллатеральному типу,

то и жилки листа имеют коллатеральное строение. Ксилема располагается с верхней (адаксиальной) стороны листовой пластинки, флоэма – с нижней (абаксиальной). Проводящие пучки в листьях большинства семенных растений коллатеральные, закрытые. Если же пучки стебля биколлатеральные, то с верхней стороны крупных жилок формируется флоэма. Биколлатеральные пучки встречаются в листьях редко. В крупных жилках, особенно у долгоживущих листьев, помимо первичных, может образовываться и небольшое количество вторичных проводящих тканей.

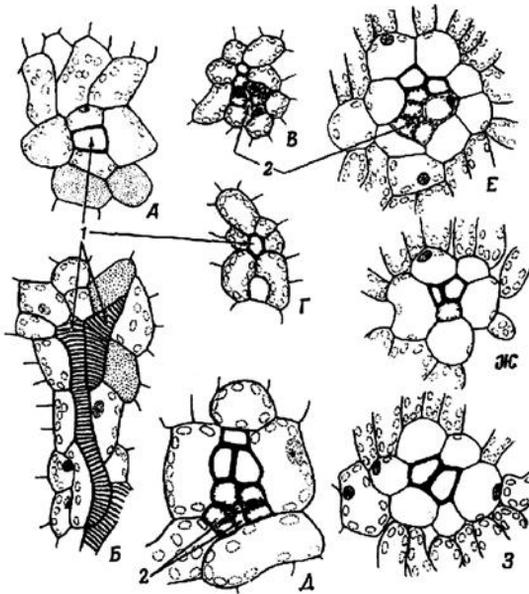
Мелкие жилки проходят по самой толще мезофилла, образуя между крупными жилками густоразветвленную сеть. Если они располагаются в средней части мезофилла, обычно под палисадной хлоренхимой, то находятся в верхнем слое губчатой паренхимы. В окончаниях мелких жилок ксилема и флоэма обычно представлены в равной мере. Это характерно, например, для многих растений умеренной зоны. У растений, произрастающих в засушливых условиях, способных к интенсивной транспирации, в самых мелких жилках нередко присутствует только ксилема. Напротив, у видов с пониженной транспирацией в этой части проводящей системы листа редуцирована ксилема и развита флоэма.

Боковые жилки различаются строением. Самые крупные боковые жилки сходны с пучками средней жилки. Самые мелкие имеют лишь несколько трахидальных и ситовидных элементов и крупные сопровождающие клетки. Ксилема состоит преимущественно из элементов со спирально утолщенными оболочками, чаще всего трахеид. Их число постепенно уменьшается к окончанию проводящего пучка. Иногда на конце пучка расположены гидроциты – крупные паренхимные клетки с сетчатым, спиральным или другим типом утолщения клеточной стенки.

Различна и функциональная нагрузка, выполняемая жилками разного порядка в пределах пластинки. Так, продукты фотосинтеза аккумулируют только жилки 3–5-го порядка. При этом на долю мелких жилок приходится до 95% общей протяженности жилок листа. Более крупные жилки низких порядков выполняют проводящую и опорную функции.

Мелкие проводящие пучки окружены плотно сомкнутыми тонкостенными паренхимными клетками, вытянутыми вдоль пучка, – об-

*кладкой пучков*, т. е. проводящие ткани непосредственно не граничат с межклетниками. Обкладки пучков в листьях двудольных обычно состоят из клеток, удлинённых в направлении, параллельном ходу пучка, и имеют такие же тонкие оболочки, как и оболочка примыкающих к ним клеток мезофилла (рис. 43). Клетки обкладки иногда содержат такое же количество хлоропластов, как и окружающие их клетки хлоренхимы (рис. 43, В–Д). В других случаях в них отмечаются единичные хлоропласты или они отсутствуют вовсе (рис. 43, Е–З). Отдельные клетки обкладки могут содержать кристаллы. Обкладки простираются до окончания жилок и полностью окружают конечные трахеиды (рис. 43, Б). Вероятно, клетки обкладки выполняют функцию промежуточного накопления сахаров перед их поступлением во флоэму, участвуют в организации транспортных потоков, увеличивают поверхность контактов между мезофиллом и проводящими элементами.



**Рис. 43.** Строение мелких жилок листа двудольных. Поперечный и продольный тангентальный разрезы мелкой жилки листа. А, Б. Виноград. Окончания жилок состоят из трахеид, окруженных клетками обкладки. В, Г. Поперечный разрез мелкой жилки листа хмеля. Одна жилка содержит трахеиды, ситовидные элементы и некоторое количество parenхимных клеток, другая – лишь одну трахеиду. Д. Поперечный разрез мелкой жилки листа табака. Е–З. Поперечные разрезы мелкой жилки листа сливы. 1 – трахеиды, 2 – ситовидные элементы

У многих двудольных тяжи клеток, сходных с клетками обкладки пучков, тянутся от обкладки по направлению к одному или к обоим эпидермисам, причем некоторые из них заканчиваются в мезофилле, другие же достигают эпидермиса. Если обкладки пучков и их продолжения связаны с проведением веществ, их наличие существенно увеличивает область контакта между мезофиллом и проводящими клетками.

Наиболее распространены обкладки пучков, состоящие из паренхимных клеток, однако у некоторых двудольных различные по размерам пучки окружены склеренхимой (винтеровые, меластомовые). У некоторых представителей семейства винтеровые склеренхима облекает даже конечные ответвления жилок.

В листьях однодольных также встречаются обкладки пучков. Они лучше всего изучены у злаков. Листья злаков имеют два типа обкладок: 1) паренхимные обкладки, состоящие из тонкостенных клеток с хлоропластами (рис. 44, Б–Д); 2) обкладки, состоящие из относительно толстостенных клеток, не содержащие хлоропластов (рис. 44, А). Второй тип обкладок называют местомными, так как термин «местом» ранее использовался для обозначения проводящих элементов пучка. Если местомная обкладка имеется, она располагается в непосредственном соседстве с проводящей тканью, а с наружной ее стороны находится вторая обкладка, состоящая из тонкостенных клеток, содержащих хлоропласты.

Плотная сеть жилок в сочетании с эпидермой, покрытой кутикулой, предохраняют пластинку листа от разрывов под действием ветра или дождя. В ее состав входят также механические ткани. Крупные жилки часто выступают с нижней стороны пластинки, играя роль ребер жесткости. В этих выступах, под эпидермой, обычно формируются тяжи колленхимы напротив средней жилки и наиболее крупных проводящих пучков. Колленхима встречается только у двудольных растений. Помимо этого, крупные жилки нередко сопровождаются волокнами склеренхимы. Они могут располагаться как под флоэмой, так и над ксилемой, а у ряда растений, особенно из однодольных, окружают проводящие ткани, формируя *механическую обкладку* (рис. 45). Пучки с обкладкой получили название *сосудисто-волокнистых*. У ряда растений, в частности гнетума, волокна в пластинке формируются вне связи с жилками и располагаются без видимого

порядка. У некоторых растений (ирис, синеголовник) тяжи склеренхимы располагаются по краю листовой пластинки, под эпидермой или немного глубже. В мезофилле разных растений (чай, камелия) развиваются склереиды, служащие опорой для его клеток (рис. 46). Для наглядности можно сравнить жилки и механические ткани с арматурой, предотвращающей разрывы пластики; тургоризированные клетки мезофилла – с наполнителем между элементами арматуры, препятствующим сдавливанию; клетки эпидермы – с внешней обвязкой, повышающей общую прочность конструкции.

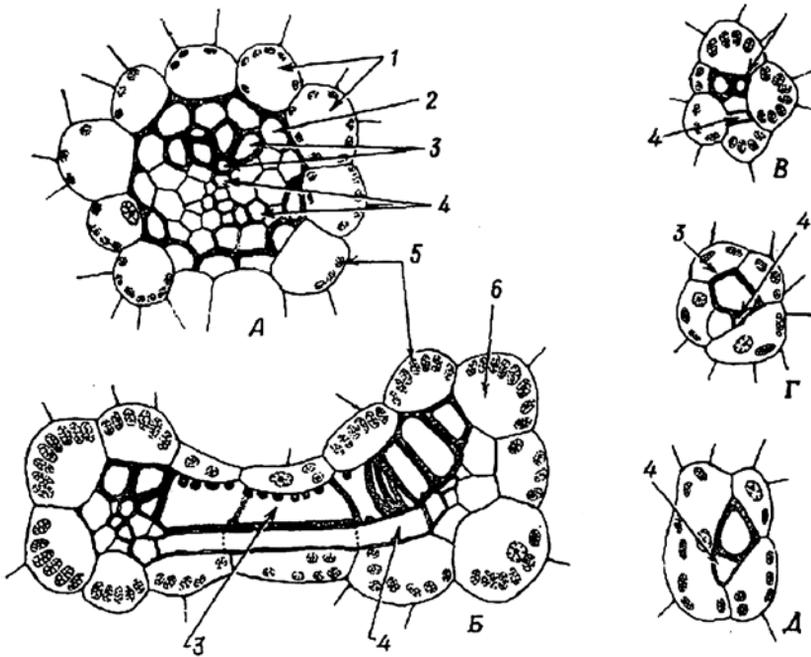
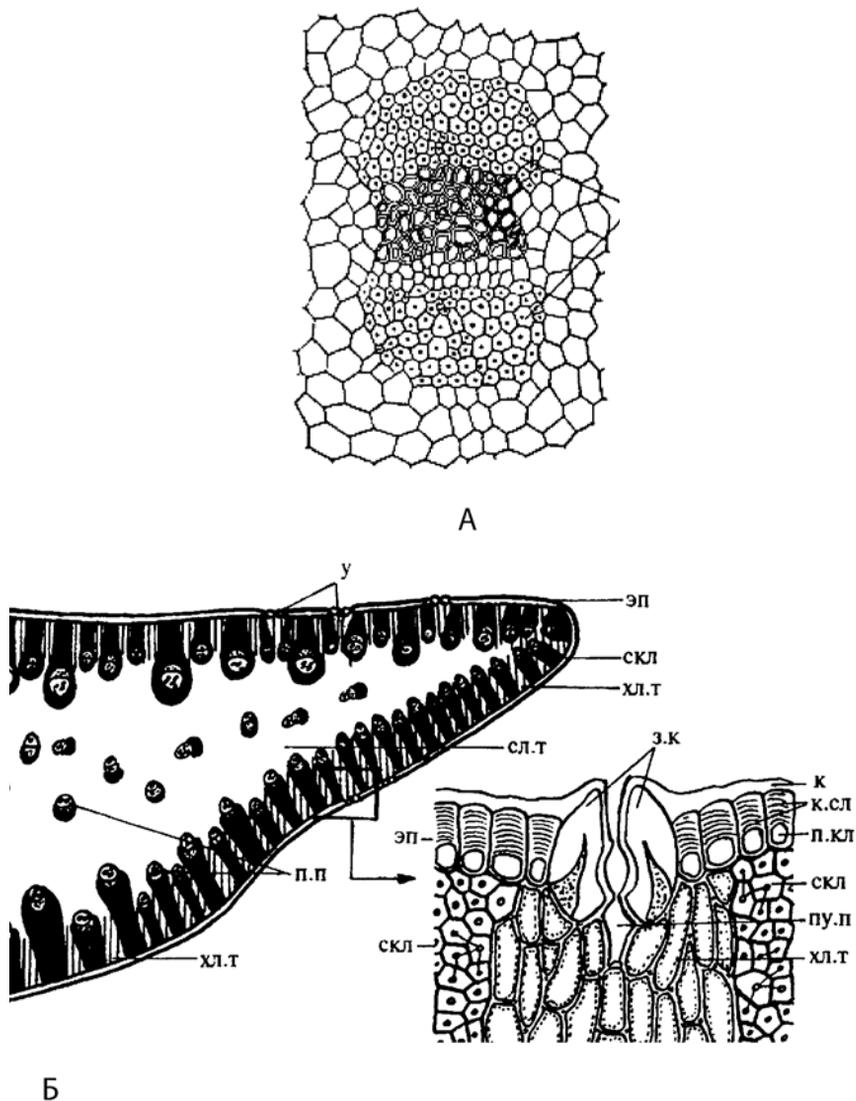


Рис. 44. Небольшие проводящие пучки в листьях злаков.

А. Продольный пучок на поперечном разрезе листа пшеницы. Б. Два продольных пучка, связанных поперечно расположенным пучком на поперечном разрезе листа кукурузы.

В. Один из мельчайших продольных пучков кукурузы. Г, Д. Поперечные анастомозы у кукурузы. 1 – наружная обкладка пучка; 2 – внутренняя, или местомная, обкладка пучка; 3 – трахеальный элемент; 4 – ситовидные элементы; 5 – хлоропласты; 6 – клетка обкладки пучка



**Рис. 45.** Механические обкладки проводящих пучков листа. А. Фрагмент поперечного среза листа юкки с механической обкладкой. 1 – склеренхимная обкладка пучка.

Б. Схема поперечного среза и фрагмент листа дазилириона (агавовые) со склеренхимными обкладками пучка. эп – эпидерма, скл – склеренхима, сл.т – слизистая ткань, хл.т – хлорофиллоносная ткань, п.п – проводящий пучок, к – кутикула, к.сл – клеточные слои, п.кл – полость клетки, пу.п – подустычная полость

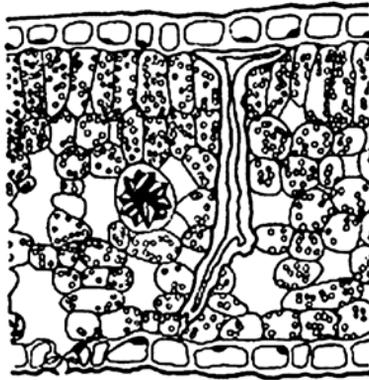


Рис. 46. Склеренхимы в листе чая. Фрагмент поперечного среза

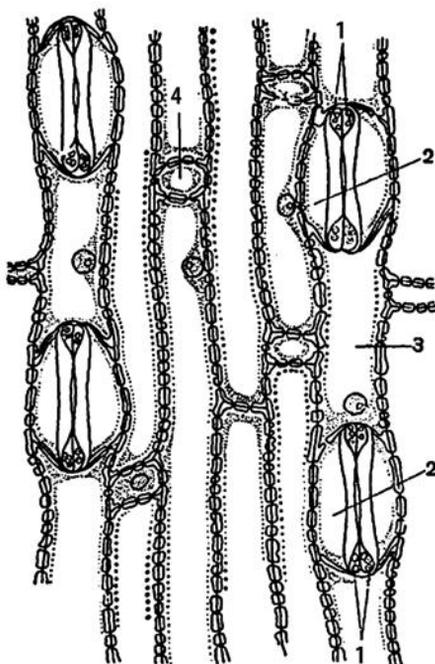
Строение черешка имеет много общего со строением стебля. Он покрыт эпидермой, под которой располагаются коровая часть черешка и комплекс проводящих тканей. По периферии флоэмы располагаются волокна склеренхимы, по краю коровой части – клетки колленхимы. В коровой и сердцевинной частях черешка у ряда видов образуются склеренхимы. В черешке, как и в крупных жилках пластинки, возможен вторичный рост, а также образование перидермы.

В состав мезофилла могут входить и другие ткани: гиподерма, гидренхима, аэренхима (см. экологическую анатомию листа). *Гиподерма* – ткань, расположенная под эпидермой, сложенная одним или несколькими слоями клеток, которые характеризуются сильной вакуолизацией и отсутствием или наличием небольшого числа хлоропластов. Может располагаться со стороны нижней, верхней или с двух сторон эпидермы. Гиподерма выполняет функцию запасаания воды и защиты клеток хлоренхимы от сильной инсоляции. *Гидренхима* – водозапасающая ткань, сложенная, подобно гиподерме, сильно вакуолизированными клетками без сформированных хлоропластов, но занимающая в отличие от нее центральное положение в мезофилле. *Аэренхима* – воздухоносная ткань, характеризующаяся наличием системы сильно развитых межклетников, обычно имеющих вид воздухоносных полостей. Ее клетки могут содержать полноценные хлоропласты, но могут быть и лишены их. К этому необходимо добавить, что соотношение перечисленных тканей мезофилла варьирует в широких пределах.

Листья некоторых групп растений отличаются особенностями анатомического строения от типичных листьев. Две наиболее крупные группы представляют злаки и хвойные.

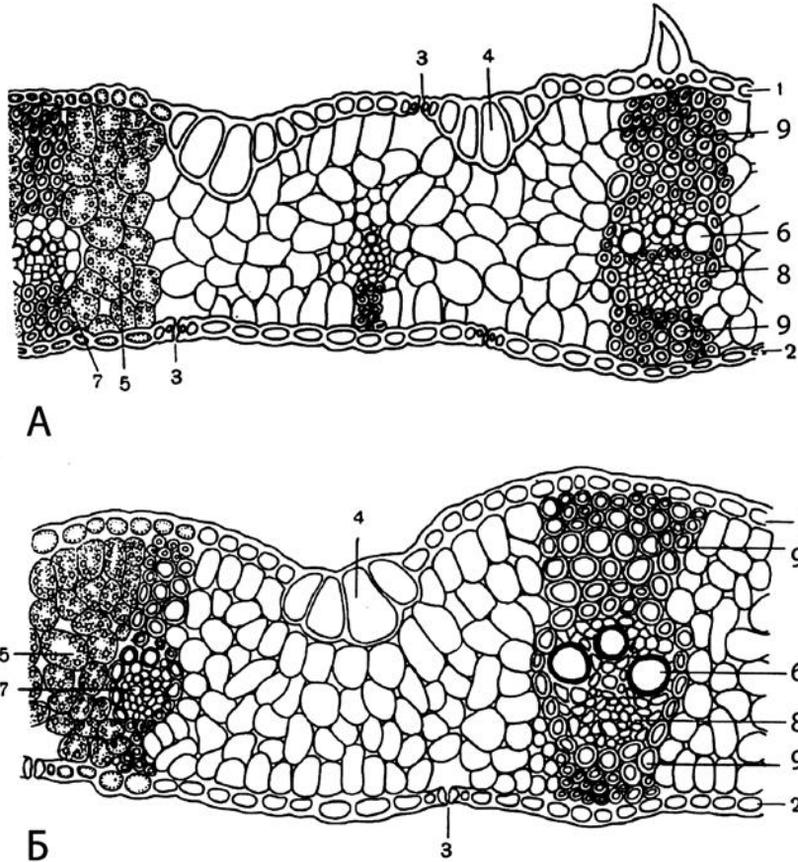
### 3.1. Анатомическое строение листьев злаков

Большая часть злаков имеет линейные листья с влагалищами и часто выраженным на нижней стороне листовой пластинки килем. Эпидерма злаков имеет более сложное строение. Основные клетки представлены двумя типами – длинными, вытянутыми по длине листовой пластинки клетками и короткими, вставочными клетками (рис. 47). Иногда встречаются пузыревидные клетки – крупные, овальной или грушевидной формы, которые участвуют в процессе свертывания листовой пластинки (рис. 48). Стенки клеток эпидермы у злаков, особенно наружные, часто инкрустированы кремнеземом. Устьица расположены продольными тяжами по всей длине листовой пластинки.



*Рис. 47.* Эпидерма листа злаков. 1 – замыкающие (гантелевидные) клетки устьиц, 2 – побочные клетки, 3 – основные эпидермальные клетки, 4 – вставочные клетки

Мезофилл у злаков однородный, состоит из крупных, угловатых клеток. Проводящие пучки идут вдоль всей листовой пластинки, сближаются у ее верхушки, где обычно находится гидатода. Механическая ткань, представленная склеренхимой, сильно развита, формирует обкладку пучка, а также может располагаться тяжами на верхней или нижней стороне листовой пластинки (рис. 48). Особенно сильного развития достигает склеренхима во влагалище листьев.



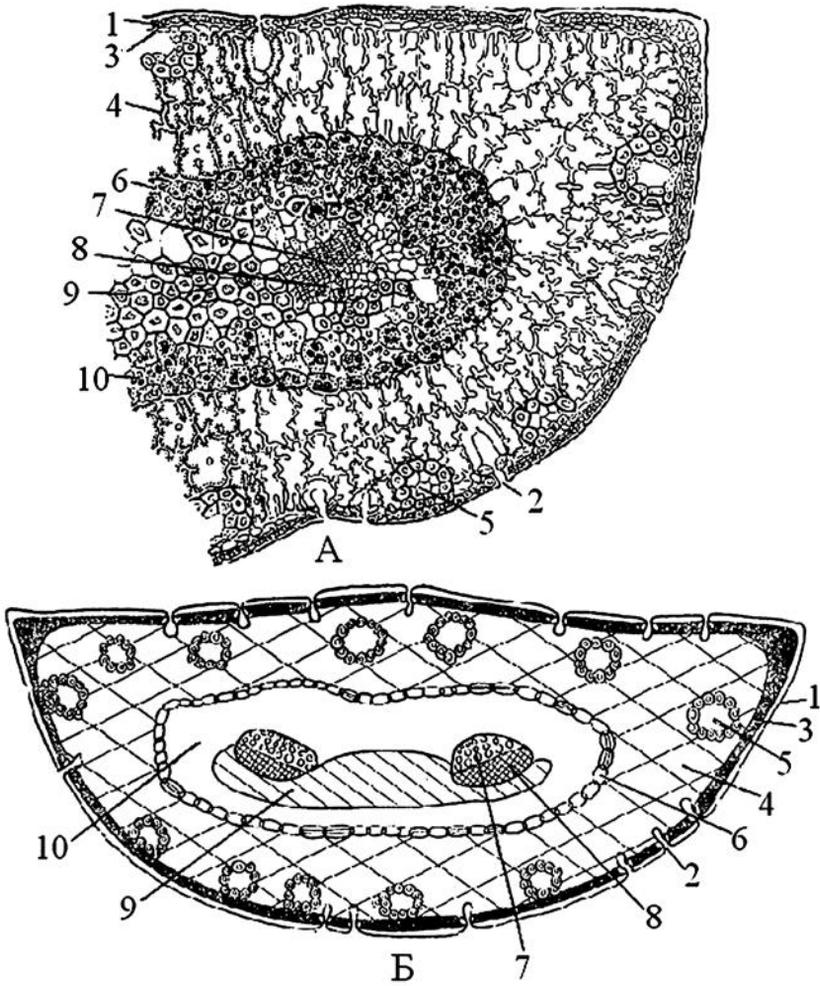
**Рис. 48.** Фрагменты поперечных срезов листьев злаков.

А. Пырей. Б. Пшеница. 1 – верхняя эпидерма, 2 – нижняя эпидерма, 3 – устьица, 4 – моторные клетки, 5 – мезофилл (хлоропласты показаны не во всех клетках), 6 – ксилема, 7 – флоэма, 8 – механическая обкладка пучка, 9 – тяжи склеренхимы

### 3.2. Анатомическое строение листьев хвойных

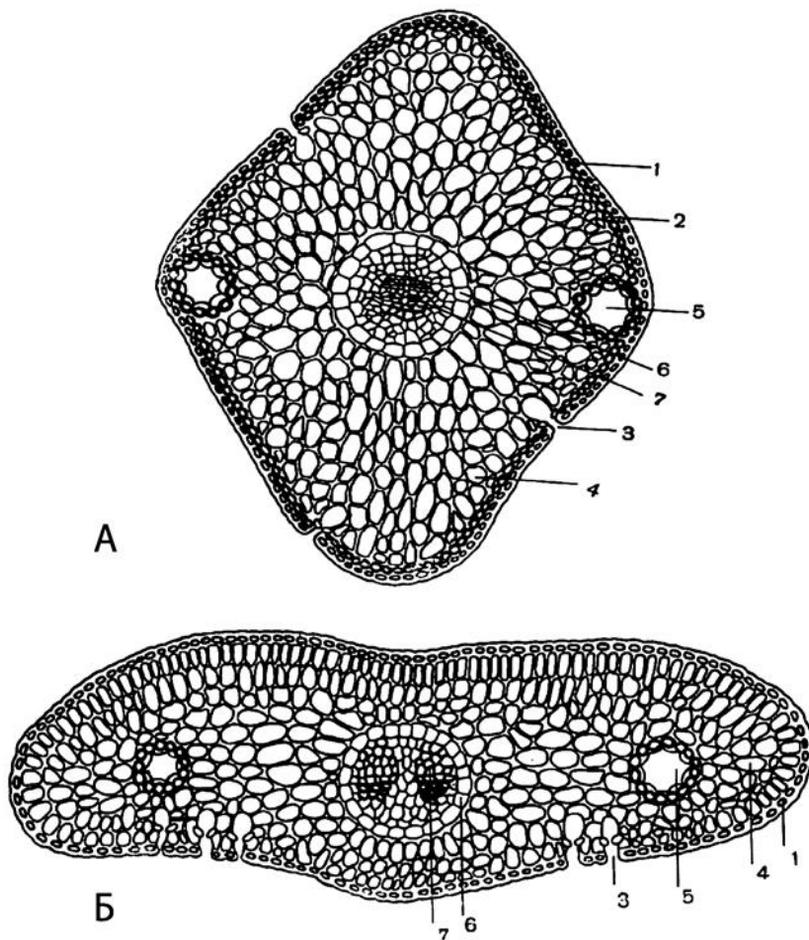
Листья хвойных – хвоинки – отличаются от листьев покрытосеменных наличием только одной средней жилки, состоящей из одного или двух проводящих пучков. Только у некоторых примитивных хвойных, имеющих довольно широкие листья, несколько проводящих пучков. Строение листа хвойных можно рассмотреть на примере хвоинки сосны обыкновенной. Клетки эпидермы вытянуты по длине листа, в поперечном сечении практически квадратные, все стенки сильно утолщены. Устьица расположены параллельными рядами по всей длине хвоинки ниже уровня эпидермы. Стенки замыкающих клеток устьиц, так же как и стенки основных эпидермальных клеток, одревесневают. Под эпидермой расположена гиподерма, состоящая из клеток с равномерно утолщенными одревесневающими клеточными стенками, особенно сильно гиподерма развита в ребрах. Эпидерма и гиподерма обуславливают жесткость и прочность листа. Мезофилл однородный, складчатый. На внутренней поверхности клеточных стенок формируются выросты – складки. В мезофилле расположены смоляные ходы, высланные эпидермальными клетками. Центральная часть хвоинки отделена от мезофилла эндодермой, клеточные стенки имеют пояски Каспари и содержат два коллатеральных проводящих пучка, между которыми расположен тяж склеренхимы. Остальное пространство занято трансфузионной тканью, участвующей в проведении веществ (рис. 49).

Листья других представителей хвойных имеют сходное строение (рис. 50).



*Рис. 49.* Хвоинка сосны.

А. Фрагмент поперечного среза. Б. Схема поперечного среза. 1 – эпидерма, 2 – устьичный аппарат, 3 – гиподерма, 4 – складчатая паренхима, 5 – смоляной ход, 6 – эндодерма, 7 – ксилема, 8 – флоэма, 7–8 – проводящий пучок, 9 – склеренхима, 10 – паренхима



*Рис. 50.* Поперечные срезы листьев хвойных.

А. Ели. Б. Пихты. 1 – эпидерма, 2 – гиподерма, 3 – устьица, 4 – складчатый мезофилл, 5 – смоляной ход, 6 – эндодерма, 7 – проводящий пучок

## Глава 4. ЭКОЛОГИЧЕСКАЯ АНАТОМИЯ ЛИСТА

Экологически обусловленное многообразие анатомического строения листьев покрытосеменных растений обусловлено потребностями обеспечения оптимального функционирования этого органа в разных условиях внешней среды. Типичный лист представляет собой специализированный орган фотосинтеза. Процесс фотосинтеза в естественных условиях зависит главным образом от характера светового и водного режимов и особенностей газообмена. Поэтому именно с разнообразием значений этих параметров в разных биотопах связано наибольшее число анатомических особенностей листьев у разных видов цветковых растений. В то же время у многих видов листья приобретают иные функции либо наряду с основной функцией фотосинтеза, либо вместо нее. Соответственно этому листья таких растений приобретают и специфические черты анатомического строения, более или менее сильно отличающие их от структуры «обычных» фотосинтезирующих листьев.

### 4.1. Анатомия листа и условия освещенности

Структурные особенности анатомии листьев разных видов растений, связанных с приспособлениями к условиям освещенности, очень трудно выделить в «чистом виде». Так гелиоморфные признаки всегда сочетаются с ксероморфными, поскольку в условиях яркого освещения у растений вследствие перегрева появляется дефицит воды и необходимость снижения процессов транспирации. Погруженные листья водных растений приобретают сциоморфную структуру, обусловленную поглощением света водой. В анатомическом строении листьев приспособления к особенностям светового режима по сравнению с адаптациями к другим факторам среды отражаются обычно нагляднее у мезофитов.

Свет необходим для процесса фотосинтеза и является для фототрофов единственным источником энергии для образования органических веществ, поэтому интенсивность света и возможность его эффективного улавливания важны для растений. С другой стороны, свет вызывает фотохимическую реакцию окисления гликолата, одного из промежуточных веществ цикла Кальвина. Этот процесс

получил название «фотодыхание», так как конечным его продуктом является углекислый газ. В отличие от процесса дыхания при «фотодыхании» энергия не запасается, но происходят потери ассимилированного в ходе фотосинтеза углерода. При этом при увеличении освещенности потери ассимилянтов вследствие фотодыхания возрастают значительно быстрее, чем происходит их прирост в процессе фотосинтеза в тех же условиях. Таким образом, растения должны иметь приспособления как к наиболее полному поглощению света, так и к защите от его избытка. Большая роль в этом принадлежит подвижности хлоропластов, благодаря чему они могут по-разному экспонироваться лучам, падающим на растение.

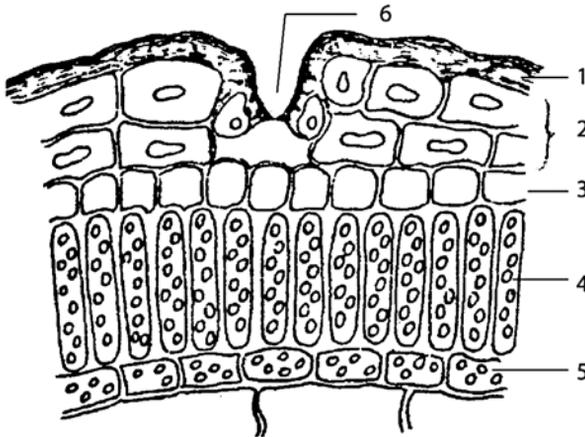
В таких рядах приповерхностные хлоропласты затевают более внутренние, которые, таким образом, оказываются в условиях меньшей яркости света, благодаря чему в них фотосинтетическая ассимиляция углерода преобладает над его диссимиляцией в ходе фотодыхания.

В листьях тропических гелиофитов, обитающих в условиях очень сильной освещенности вследствие высокого стояния солнца над горизонтом, встречаются дополнительные структуры для ослабления света, проникающего к хлоропластам. Листья таких видов часто имеют блестящую, глянцевую верхнюю поверхность, интенсивно отражающую падающий на нее свет. У многих видов отражение света усиливает и специализированная водоносная ткань, представляющая собой производное эпидермы или субэпидермальной ткани (гиподермы).

Листья гелиофитов обычно мельче, но толще, чем у сциофитов, и различаются по своему положению в пространстве. Листья гелиофитов обычно ориентированы вертикально или под большим углом к горизонту. В результате на них падают лишь скользящие лучи высоко стоящего солнца. У сциофитов листья занимают горизонтальное положение, часто выражена листовая мозаика. Это обеспечивает максимальное поступление к ним рассеянного солнечного света, проникающего сквозь полог крон. У ряда видов положение листьев может меняться в зависимости от интенсивности светового потока.

Эпидерма листьев гелиофитов сложена мелкими, лишенными хлоропластов клетками, имеющими утолщенные наружные стенки, с хорошо развитой кутикулой и восковым налетом. У ряда видов клетки эпидермы содержат отложения кристаллов оксалата кальция

и кремнезема, играющие роль экрана для солнечного света (у растений меловых отложений, у липы при избытке освещения). У некоторых представителей, например у олеандра, анабазиса и др., эпидерма состоит из нескольких слоев клеток (рис. 51). Многослойная эпидерма образуется благодаря делению клеток протодермы и их производных параллельно поверхности. В эпидерме гелиофитов высокое число устьиц на единицу площади, устьица часто погруженные. Листовая пластинка с густой сетью жилок, с хорошо развитыми механическими тканями. Клетки мезофилла также мелкие, палисадная паренхима хорошо развита (рис. 52), двухслойная или многослойная (у некоторых саванных растений Западной Африки может быть до 10 слоев столбчатой ткани). Нередко столбчатый мезофилл развит под верхней и нижней эпидермой. У части видов развита гиподерма (рис. 51, 52). Последняя, как и эпидерма, выполняет экранирующую функцию, защищая хлоренхиму от яркого света.

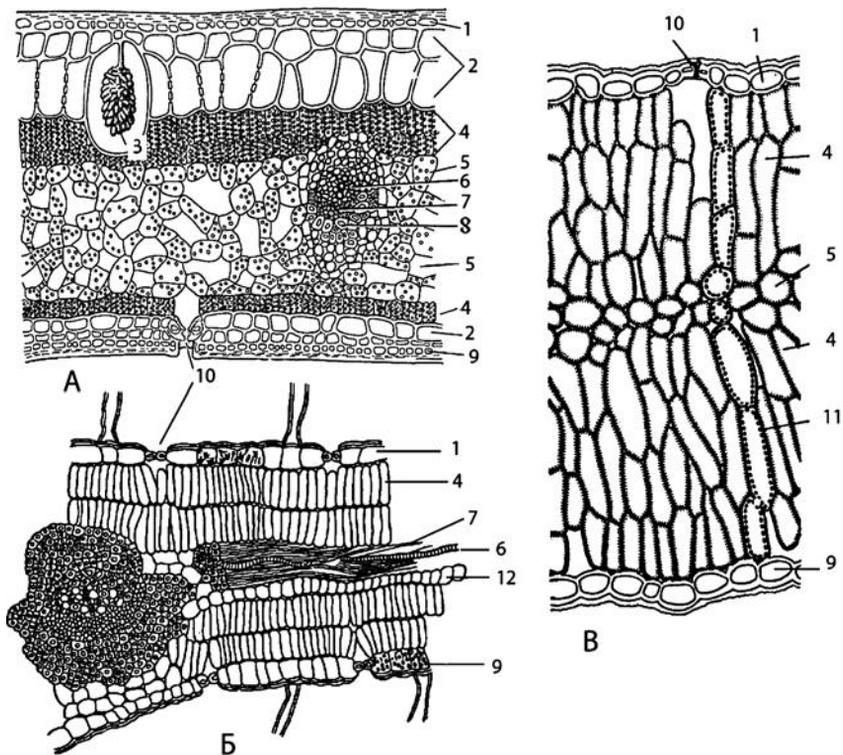


*Рис. 51.* Многослойная эпидерма анабазиса безлистного.

Фрагмент поперечного среза листа. 1 – кутикула, 2 – эпидерма, 3 – гиподерма, 4 – хлоренхима, 5 – нижняя эпидерма с хлоропластами, 6 – погруженные устьица

Оптический аппарат гелиофитов развит лучше, чем у сциофитов, приспособлен к более полному поглощению света. Хлоропласты мелкие, многочисленные (до 200 и более на клетку), имеют хорошо развитую гранальную структуру. Они расположены вдоль продольных стенок, при интенсивном освещении ребром к падающему свету,

что позволяет экранировать хлоропласты от слишком яркого света. Необходимость располагать хлоропласты вертикальными рядами обуславливает большую толщину листовых пластинок и форму клеток палисадного мезофилла.

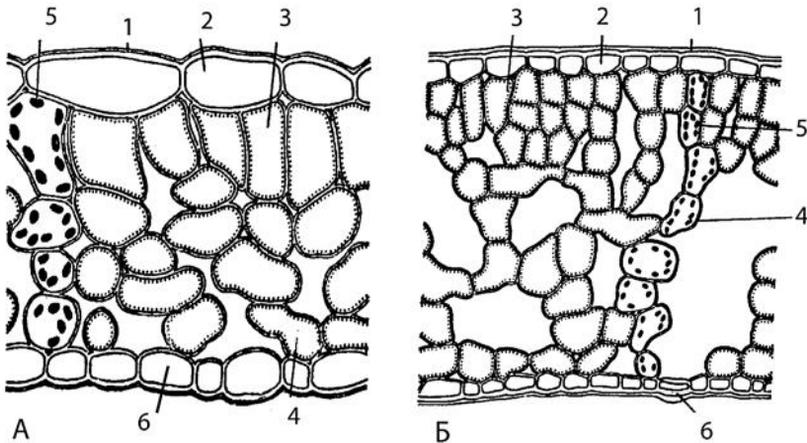


**Рис. 52.** Фрагменты поперечных срезов листьев гелиофитов.

А. Лист фикуса Б. Лист песчаной акации. В. Лист иссопа мелового. 1 – верхняя эпидерма, 2 – гиподерма, 3 – цистолит, 4 – столбчатая хлоренхима, 5 – губчатая хлоренхима, 6 – ксилема, 7 – флоэма, 8 – склеренхима, 9 – нижняя эпидерма, 10 – устьичный аппарат, 11 – хлоропласты (показаны не во всех клетках), 12 – обкладка пучка

Клетки эпидермы сциофитов крупнее, но с более тонкими наружными стенками и тонкой кутикулой, часто содержат хлоропласты. Она пропускает до 98% достигающего ее поверхности света. Клетки мезофилла также крупнее, чем у гелиофитов, палисадная

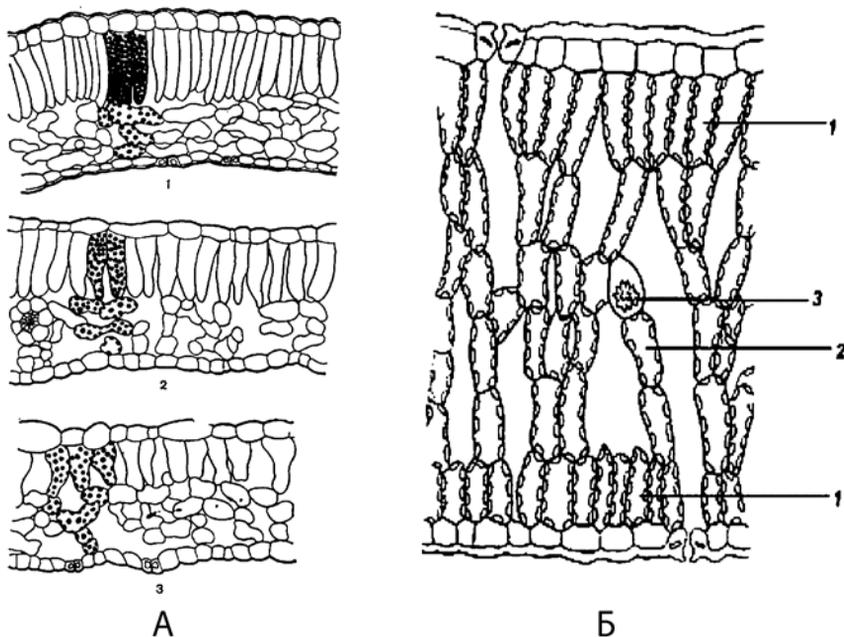
паренхима однослойная или имеет нетипичное строение и состоит не из цилиндрических, а из трапециевидных клеток (рис. 53). Зачастую в хлоренхиме отсутствует четкая дифференциация на палисадную и губчатую ткани. В последнем случае мезофилл нередко составлен более или менее вытянутыми в плоскости пластинки клетками. Площадь жилок вдвое меньше, чем у листьев гелиофитов, число устьиц на единицу площади меньше. Хлоропласты крупные, но число их в клетках невелико, их положение в клетке обеспечивает максимальное освещение каждого из них.



**Рис. 53.** Фрагменты поперечных срезов листьев факультативных сциофитов.  
 А. Лист черники. Б. Лист брусники. 1 – кутикула, 2 – верхняя эпидерма, 3 – палисадная хлоренхима, 4 – губчатая хлоренхима, 5 – хлоропласты (показаны не во всех клетках), 6 – нижняя эпидерма

У гелиофитов количество хлорофилла составляет 1,5–3 мг на 1 г листа, у сциофитов хлорофилла значительно больше – 4–6 (иногда 7–8 мг) на 1 г. Этим обусловлена более темная окраска листьев последних. При этом соотношение Хл «а» и Хл «в» у гелиофитов выше, чем у сциофитов, и равно примерно 5 : 1 (у сциофитов 3 : 2). Этим объясняется высокая фотосинтетическая способность гелиофитов. Интенсивность фотосинтеза у них достигает максимума при полном солнечном освещении.

Облигатными сцио- или гелиофитами являются относительно немногие виды покрытосеменных растений. Огромное же большинство цветковых растений способно нормально развиваться в широком диапазоне освещенности, являясь факультативными сциофитами. Соответственно с условиями освещенности у растений одного вида может варьировать анатомическое строение листьев. Теневые и световые листья встречаются у особей одного вида, произрастающих в разных экотопах и на разных побегах одного растения (рис. 54). Различия могут проявляться и на разных стадиях онтогенеза: молодые, формирующиеся листья имеют структуру, сходную с теневой, которая с возрастом может заменяться типичной световой структурой (рис. 54).



**Рис. 54.** Внутривидовое разнообразие анатомической структуры листьев.  
 А. Фрагменты поперечных срезов световых (1, 2) и теневого (3) листа герани.  
 Б. Молодой лист эвкалипта (сравнить с рис. 3). 1 – столбчатый мезофилл, 2 – губчатый мезофилл, 3 – друза

У деревьев и кустарников листья, развивающиеся по периферии кроны, как правило, имеют более гелиоморфную (и одновременно

ксероморфную) структуру, чем листья нижней и внутренней ее части. Эта особенность строения разных листьев на одном растении получила название закона Заленского.

#### 4.2. Анатомия листа и особенности водного режима

Гидрофиты (от греч. *гидор*, род. падеж *гидатос* – вода) – водные растения. Группа неоднородна, представители различаются по степени погруженности растений в воду.

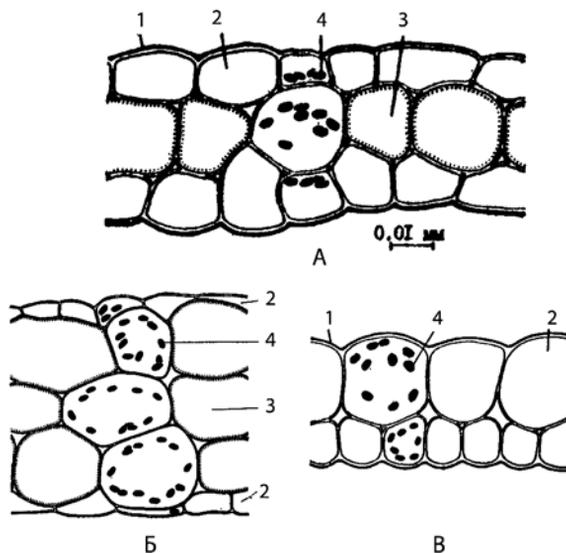
Водные и околководные растения имеют различные приспособления, связанные с избытком воды во внешней среде.

Погруженные в воду листья гидатофитов поддерживают водный баланс главным образом путем непосредственного поглощения и выделения воды во внешнюю среду либо всей поверхностью эпидермы, либо через специализированные структуры – гидропоты. Интенсивность поглощения  $\text{CO}_2$  растениями в водной среде лимитируется очень медленной его диффузией, которая происходит в 1000 раз медленнее, чем в воздухе, поэтому погруженные листья гидрофитов характеризуются низким отношением объема фотосинтезирующей ткани к площади поверхности листа.

Листья гидатофитов либо очень тонкие, либо рассечены на многочисленные нитевидные доли. Благодаря такому строению достигается большое отношение их поверхности, контактирующей с водой, к объему внутренних тканей. У гидатофитов с толстыми подводными листьями основной объем листа занимают огромные межклетники, заполненные воздухом. Клетки эпидермы имеют слабо развитую кутикулу или вовсе лишены ее, что облегчает газообмен и поглощение солей. Состав и количество растворимых веществ в воде существенно отличается от их состава в теле растения, поэтому растения должны противодействовать как поступлению внутрь тела избытка веществ и воды, так и вымыванию веществ во внешнюю среду. Выщелачивающему действию воды препятствует покрывающая растения слизь и тонкая кутикула, неспособная предохранять лист от высыхания, но существенно ограничивающая неуправляемую диффузию воды и растворенных в ней веществ между тканями листа и окружающей его водой.

Слабое развитие хлоренхимы в мезофилле сочетается с наличием в эпидерме функционирующих хлоропластов (рис. 55). Например,

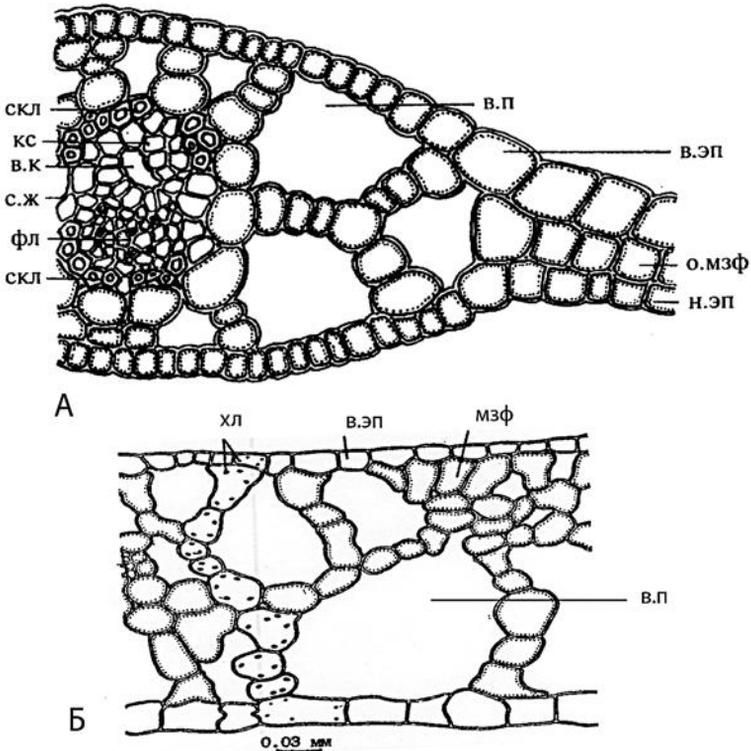
у элодеи большая часть пластинки сложена только двумя слоями клеток эпидермы (рис. 55).



**Рис. 55.** Фрагменты поперечных срезов листовых пластинок гидатофитов. А. Лист рдеста блестящего. Б. Лист апоногетона. В. Лист элодеи. 1 – кутикула, 2 – эпидерма, 3 – мезофилл, 4 – хлоропласты (показаны не во всех клетках)

Для гидатофитов типична *аэренхима* – воздухоносная ткань, характеризующаяся наличием крупных межклетников, имеющих вид полостей (рис. 56). Согласно одной из версий она возникла в эволюции в результате редукционных процессов, обусловленных голоданием, в результате которого некоторые клетки рано переставали делиться, что привело в ходе последующего растяжения оставшихся клеток к образованию воздухоносных полостей, приобретших со временем упорядоченный характер. Появление аэренхимы оказалось ценным приспособлением для живущих в воде растений. Газообмен растения и его разных органов, полностью погруженных в воду, затруднен из-за слабой диффузии  $\text{CO}_2$ . Поэтому система воздухоносных ходов, по которой необходимые для жизнедеятельности их органов газы диффундируют с гораздо большей скоростью, играет важную роль. У гидрофи-

тов по аэренхиме кислород от клеток мезофилла передается к другим тканям нефотосинтезирующих органов,  $\text{CO}_2$ , выделяемый тканями корней и стеблей, по системе межклетников подается к мезофиллу. Состав газовой смеси в межклетниках гидатофитов претерпевает в течение суток закономерные изменения. Ночью в них накапливается выделяющийся при дыхании  $\text{CO}_2$ , использующийся днем в процессе фотосинтеза. Образующийся при этом кислород вновь идет на дыхание, в том числе погруженных в грунт корней. Благодаря наполненной газом воздухоносной ткани растения обладают хорошей плавучестью и взвешены в расплавленном состоянии в толще воды.



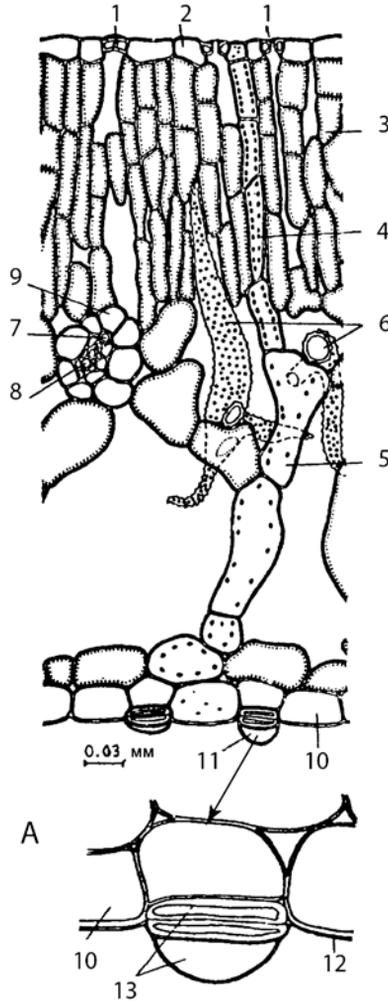
**Рис. 56.** Фрагменты поперечных срезов листовых пластинок листьев гидрофитов.  
 А. Лист рдеста пронзеннолистного. Б. Подводный лист водокраса. в.эп – верхний эпителий, в.п – воздухоносная полость, о.мзф – однослойный мезофилл, мзф – мезофилл, кс – ксилема, фл – флоэма, скл – склеренхима, в.к – водоносные каналы, с.ж – солевые железы, хл – хлоропласты (показаны не во всех клетках), н.эп – нижний эпителий

Механические ткани у гидатофитов редуцированы, слабо развита ксилема. Стенки ее сосудов не одревесневают или одревесневают незначительно. Иногда ксилема замещается воздухоносными полостями.

Растения, у которых, по крайней мере, часть листьев плавает на поверхности воды, выделяют в группу *нейстофиты* (от греч. *нейстос* – плавающий). Плавающим листьям свойствен ряд признаков листьев гелиофитов: толстые наружные стенки клеток эпидермы, мощная кутикула и восковой налет, развитый столбчатый мезофилл (рис. 57). Листья эпистоматные, т. е. их устьица расположены в верхней эпидерме. Заливанию устьиц водой препятствуют отложения эпикутикулярного воска, на котором она собирается в скатывающиеся с поверхности листьев капли. Под устьицами располагаются полости, граничащие с подстилающей столбчатую ткань аэренхимой пластинки листа. У закрепленных в грунте нейстофитов аэренхима пластинки и черешка листа, корневищ и корней составляет единое целое. Таким образом, у нейстофитов, в отличие от гидатофитов, пронизывающая все тело растения аэренхима связана через устьица с воздушной средой. На нижней стороне плавающих листьев возможно наличие *гидропот*, которые способны как выделять, так и поглощать воду с растворенными в ней веществами. Каждая гидропота представляет собой комплекс из двух базальных толстостенных сплюснутых клеток и тонкостенной полусферической терминальной клетки, через которую выделяется вода (рис. 57).

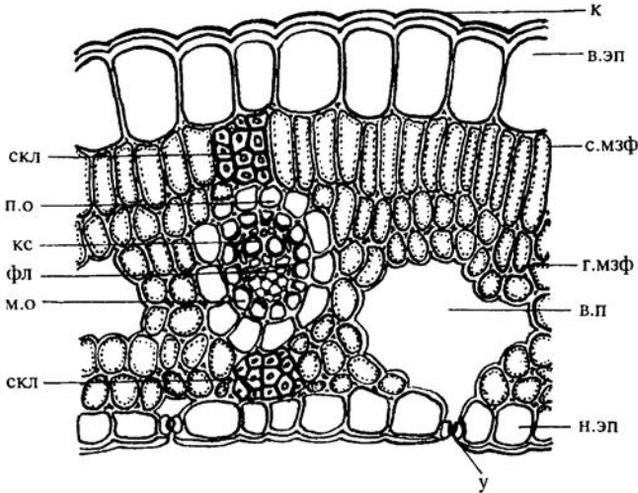
Земноводные растения, произрастающие на мелководьях, в прибрежных зонах, на регулярно заливаемых и избыточно увлажненных, плохо дренированных участках, относятся к собственно гидрофитам, или гелофитам (от греч. *гелос* – болото). К числу типичных представителей этой группы относятся стрелолист обыкновенный, сусак зонтичный, частуха подорожниковая, поручейник широколистный, ежеголовник прямой. Их листья большей частью подняты над водой, покрыты толстой кутикулой и восковым налетом, мезофилл дифференцирован на столбчатый и губчатый, опорные ткани и ксилема развиты (рис. 58). При этом в растениях имеется аэренхима, особенно объемная в тех частях, которые погружены в воду и грунт водоемов. Их газообмен неразрывно связан с работой устьиц и дальним транспортом газов по воздухоносной ткани. Показано, что вслед за удалением надводных и плавающих листьев в корнях резко падает содержание кислорода.

Несмотря на хорошее водоснабжение, интенсивная транспирация, вызванная сильной инсоляцией и ветром, может приводить к возникновению в надводных частях дефицита воды.



**Рис. 57.** Фрагмент поперечного среза листа кувшинки.

А. Гидропота кувшинки. 1 – устьица, 2 – верхняя эпидерма, 3 – столбчатый мезофилл, 4 – хлоропласты (показаны не во всех клетках), 5 – губчатый мезофилл, 6 – склереида, 7 – ксилема, 8 – флоэма, 9 – обкладка пучка, 10 – нижний эпидермис, 11 – гидропота, 12 – кутикула, 13 – базальные и терминальная клетки гидропота

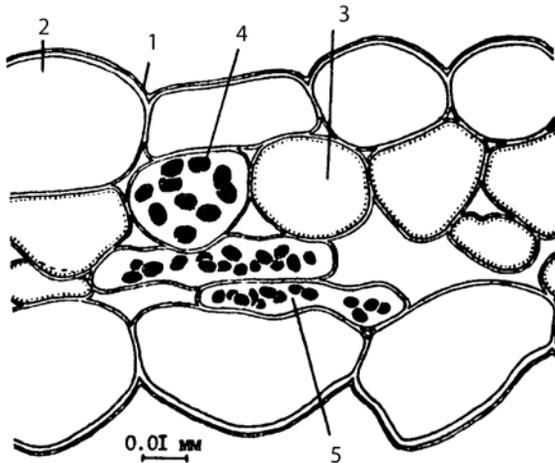


**Рис. 58.** Фрагмент поперечного среза листа гелофита – сыти очереднолистной.  
 к – кутикула, в.эп – верхняя эпидерма, с.мзф – столбчатый мезофилл, г.мзф – губчатый мезофилл, в.п – воздушная полость, кс – ксилема, фл – флоэма, п.о – паренхимная обкладка, м.о – местомная обкладка, н.эп – нижняя эпидерма, у – устьице

Для нейстофитов и гелофитов характерна гетерофиллия, отражающаяся и на анатомическом строении. Подводные листья растений этих групп отличаются от плавающих и надводных листьев и сходны с листьями гидатофитов. Погруженные листья тонкие, пронизаны аэренхимой, с рыхлым мезофиллом, не разделенным на столбчатый и губчатый, эпидерма тонкостенная и лишена устьиц. Надводные листья более толстые, мезофилл дифференцирован, эпидерма с хорошо развитой кутикулой и устьицами.

Растения избыточно увлажненных местообитаний, с высокой влажностью воздуха (близкой к 100%) и почвы включают в группу гигрофитов (от греч. *гигрос* – влажный). Обычно это травянистые растения и эпифиты, произрастающие в сырых и влажных лесах. Влажный и малоподвижный воздух, а также слабая инсоляция существенно понижают их транспирацию. У гигрофитов тонкие листья с крупными пластинками, с рыхлым немногослойным, слабодифференцированным мезофиллом, что облегчает дыхание и увеличивает свободную поверхность клеток, с которой вода испаряется в межклетники (рис. 59). Клетки эпидермы слабокутинизированы и имеют тонкие

стенки, у части видов испаряющая поверхность увеличена за счет живых кроющих трихом и папилл. Устьица у гигрофитов на уровне поверхности пластинки или приподняты над ней, что облегчает диффузию через них водяного пара, они почти всегда открыты. Существенную роль в удалении воды у гигрофитов играют гидатоды, выделяющие капельно-жидкую воду путем гуттации. В типичном случае в состав гидатоды входят проводящий пучок, связанный с проводящими тканями пластинки, бесцветные живые клетки *эпитемы*, расположенные между пучком и эпидермой, и участок эпидермы, в котором располагаются водяные устьица. Замыкающие клетки последних лишены подвижности, а расположенные между ними устьичные щели постоянно открыты.



**Рис. 59.** Фрагмент поперечного среза листа гигрофита – кислицы обыкновенной.  
1 – кутикула, 2 – верхняя эпидерма, 3 – палисадный мезофилл, 4 – хлоропласты (показаны не во всех клетках), 5 – губчатый мезофилл

Особую группу составляют световые гигрофиты – растения, заселяющие сырые, часто заболоченные луга, травянистые топи, выходы ключей и т. п. Их листья отличаются более толстыми, чем у гигрофитов затененных местообитаний, наружными стенками клеток эпидермы и сильнее развитой кутикулой. Мезофилл у них многослойный, дифференцирован на столбчатую и губчатую ткани, как и у теневых гигрофитов, очень рыхлый, часто с выраженной аэренхимой.

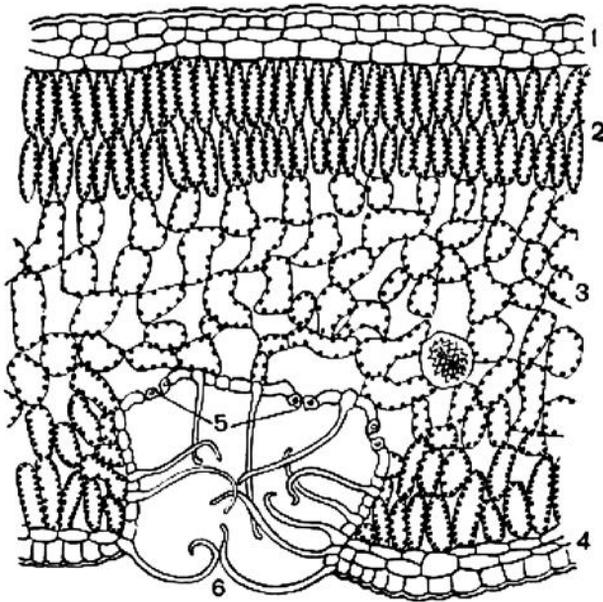
Растения-гигрофиты сильно оводнены. Основную опорную функцию выполняет у них не склеренхима, а находящиеся в тургесцентном состоянии клетки. Это, а также слабая водоудерживающая способность приводят к тому, что, будучи сорванными, они быстро вянут.

Значительно чаще растения должны приспосабливаться не к избытку воды, а к более или менее длительному ее недостатку в листьях. В зависимости от характера водного дефицита растения выработали разные адаптации к его перенесению.

Ксерофиты (от греч. *ксерос* – сухой) – растения сухих мест обитания, способные благодаря ряду приспособлений переносить значительный недостаток влаги, почвенную и атмосферную засуху. Ряд ксерофитов сбрасывает листья на засушливый период и переживает его в состоянии покоя. Существуют и различные структурные приспособления, связанные в первую очередь с уменьшением устьичной транспирации: уменьшение размеров листьев, развитие специальных покровов, водозапасающих тканей и т. п. Известен целый ряд структурных приспособлений, обеспечивающих снижение подвижности воздуха над устьицами и соответственно увеличение его сопротивления диффузии водяного пара из устьиц во внешнюю среду. Так, у большого числа ксерофитных видов устьица погружены в эпидерму листа и располагаются ниже ее поверхности, на дне небольших углублений (рис. 51). У некоторых видов возникли специальные углубления в мезофилле – крипты, выстланные эпидермой с устьицами и кроющими трихомами, прикрывающие вход в крипту (рис. 60). На участках эпидермы между криптами устьица отсутствуют. У многих видов отмечается развитие густого опушения, также снижающего подвижность воздуха возле листовой пластинки.

У ксерофильных злаков устьица нередко располагаются по краям ребер, развитых на адаксиальной стороне пластинки, т. е. находятся в углублениях поверхности листа. Более того, при недостатке воды листья злаков, произрастающих в аридных условиях (типчак, ковыль и др.), зачастую сворачиваются в трубку, внутри которой и оказываются устьица. Скручивание листа обычно связывают с потерей воды расположенными на дне углублений моторными клетками, которые отличаются от соседних клеток эпидермы более крупными размерами, сильной вакуолизацией, меньшей толщиной наружных стенок

(рис. 14). По другой версии, скручивание вызвано изменением напряжения в склеренхиме листа. При достаточном водоснабжении листья вновь разворачиваются. Несмотря на значительное разнообразие ксерофитов, их можно разбить на несколько групп, в пределах каждой из которых растения обладают едиными чертами структурной адаптации к аридным условиям: пикнофиты, склерофиты, афилльные растения и суккуленты.



**Рис. 60.** Фрагмент поперечного среза листа олеандра с криптами.

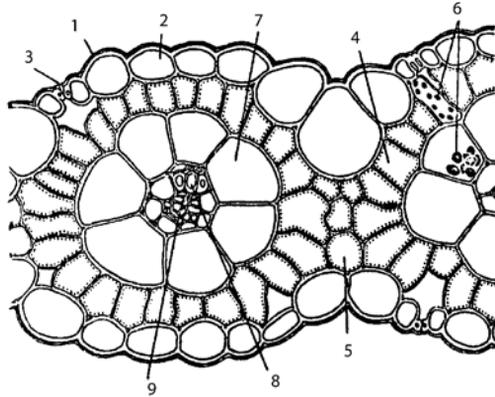
1 – многослойная верхняя эпидерма, 2 – столбчатый мезофилл, 3 – губчатый мезофилл, 4 – многослойная нижняя эпидерма, 5 – устьица на дне крипты, 6 – трихомы, закрывающие вход в крипту

Пикнофиты (от греч. *пикно* – плотный) – растения с более или менее развитой пластинкой листа, обладающей разного рода приспособлениями защитного типа. Нередко листья войлочно опушены или имеют мощный восковой налет. Эпидерма с толстыми наружными стенками, покрытыми мощной кутикулой и восковым налетом. Вакуоли ее клеток часто содержат танины и слизи. У некоторых ксерофитов

(олеандр, анабазис и др.) эпидерма состоит из нескольких слоев клеток (рис. 51, 60). Клетки внутренних слоев эпидермы являются водозапасающими. Многие ксерофиты имеют гиподерму (греч. *gupo* – под) – один или несколько слоев клеток, расположенных непосредственно под эпидермой (рис. 51). В отличие от многослойной эпидермы гиподерма имеет иное происхождение. Она образуется из основной меристемы конуса нарастания. Функции этой ткани различны: водозапасающая, изолирующая (предохраняет нижележащие слои клеток от перегрева), механическая и др. Хлоренхима отличается значительным развитием столбчатой ткани и относится к изолатеральному или изопалисадному типу, клетки мезофилла расположены плотно, что и дало название всей группе. Вследствие компактного расположения клеток, малого объема межклетников сильно сокращается внутренняя испаряющая поверхность. Листья часто амфистоматные. Расположение устьиц на обеих сторонах пластинки облегчает газообмен плотно лежащих клеток хлоренхимы. Сами устьица нередко погружены в эпидерму, сильно завоскованы.

Значительное развитие палисадной ткани и плотная упаковка ее клеток до некоторой степени компенсируют сокращение ассимиляционной поверхности, обусловленное редуцией листьев. Строение эпидермы и подстилающая ее гиподерма обеспечивают отражение и поглощение части падающих на лист лучей. Избыток поглощенной энергии, не использованной в фотосинтезе, играет негативную роль, так как приводит к повышению температуры листьев. Ее понижение достигается у растений благодаря высокому уровню транспирации.

Ряду ксерофитов свойственно особенное анатомическое строение листьев, получившее название кранц-анатомия (от нем. *Kranz* – венок, венец). Их ассимиляционная ткань состоит из клеток типичной хлоренхимы и клеток обкладки, окружающих проводящие пучки (рис. 61). Клетки обкладки крупные, часто кубической формы. Их стенки пронизаны многочисленными плазмодесмами, в хлоропластах слабо развиты или отсутствуют граны и содержатся многочисленные крахмальные зерна. Располагающаяся вокруг обкладки хлоренхима сложена клетками палисадной или изодиаметрической формы, хлоропласты в которых имеют развитые граны и практически лишены крахмальных зерен.



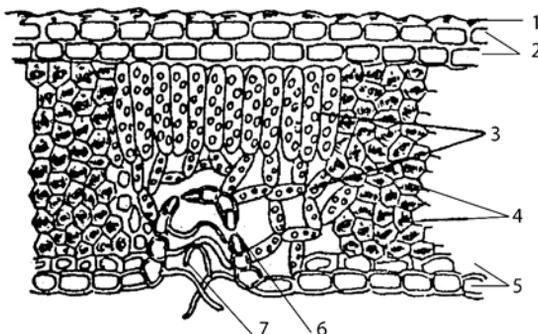
**Рис. 61.** Фрагмент поперечного среза листа проса. Кранц-анатомия.

1 – кутикула, 2 – эпидерма, 3 – устьица, 4 – кранцевый мезофилл, 5 – мезофилл, 6 – хлоропласты (показаны не во всех клетках), 7 – кранц-обкладка, 8 – скислема, 9 – флоэма

Кранц-анатомия указывает на особенности фотосинтеза – данные растения осуществляют  $C_4$ -путь фотосинтеза. В клетках типичной хлоренхимы происходит фиксация  $CO_2$ , завершающаяся образованием либо яблочной, либо аспарагиновой кислот. Эти кислоты имеют по четыре атома углерода, что и определило название пути фотосинтеза. Кислоты транспортируются в клетки обкладки, где происходит их декарбоксилирование и высвобождение углекислого газа, используемого в цикле Кальвина ( $C_3$ -путь фотосинтеза). Таким образом, фиксация углекислого газа происходит в хлоренхиме, а образование органических продуктов фотосинтеза в клетках обкладки, именно поэтому только последние содержат зерна крахмала. Это позволяет  $C_4$ -растениям более эффективно поглощать углекислый газ по сравнению с  $C_3$ -растениями.  $C_4$ -растения могут некоторое время осуществлять фотосинтез даже при закрытых устьицах.

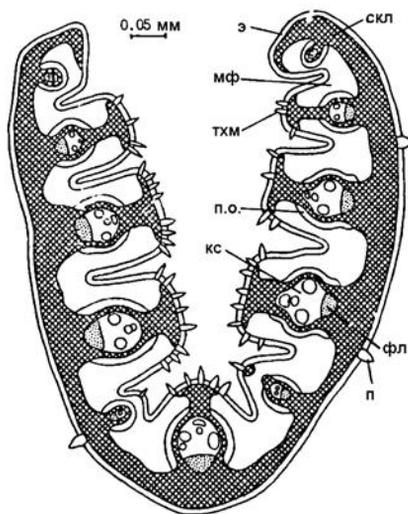
Растения с более или менее развитыми жесткими листьями называются склерофиты (от греч. *склеро* – твердый). Эпидерма образована мелкими клетками с толстыми стенками, мощной кутикулой и восковым налетом, содержит большое число устьиц (около 450 на  $mm^2$ ). Склерофитам свойственна густая сеть жилок. Жесткость и прочность листьев склерофитов определяется в первую очередь мощным развитием склеренхимы (рис. 62), а также мелкоклеточностью тканей и часто их сильной склерификацией. Хорошо выражены склеренхимные

обкладки проводящих пучков. Например, большую часть листа ковыля занимает одревесневшая склеренхима, расположенная сплошным слоем под нижней эпидермой и простирающаяся в ребра листа в виде балок вплоть до верхней эпидермы, армируя проводящие пучки (рис. 63). Плотная и жесткая структура листовой пластинки предохраняет ее от деформации при потере влаги.



**Рис. 62.** Фрагмент поперечного среза листа дриандры.

1 – кутикула, 2 – многослойная верхняя эпидерма, 3 – мезофилл, 4 – склеренхима, 5 – многослойная нижняя эпидерма, 6 – устьица на дне крипты, 7 – трихомы, закрывающие вход в крипту



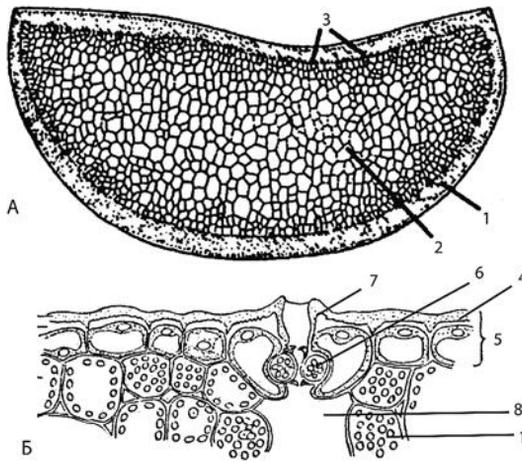
**Рис. 63.** Поперечный срез листа ковыля. э – эпидерма, тхм – трихомы, мф – мезофилл, скл – склеренхима, кс – ксилема, фл – флоэма, п.о. – паренхимная обкладка, п – папилла

Крайнюю степень редукции листа демонстрируют так называемые афилльные растения. Их листья имеют вид пленчатых чешуй длиной 2–3 мм или небольших валиков (эфедра, гребенщик, саксаул). Функцию фотосинтеза у этих растений выполняет хлорофиллоносная кора стеблей.

Растения, обладающие комплексом приспособлений, обеспечивающих накопление, сохранение и экономное расходование воды, относят к суккулентам (от лат. *succos* – сочный). Им свойственно обильное развитие тонкостенной паренхимы, составляющей водозапасающую ткань – *гидренхиму*, оводненность которой составляет 95–98%.

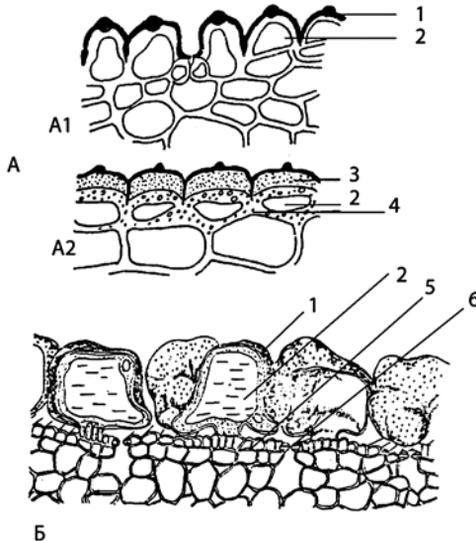
В зависимости от места ее локализации в теле растения различают стеблевые и листовые суккуленты. Листья листовых суккулентов сочные, мясистые, своеобразной формы – цилиндрической, булаво-видной, вальковатой и др. Их анатомическое строение весьма специфично. Клетки эпидермы имеют толстую наружную стенку с мощной кутикулой и восковым налетом, устьица часто погруженные. Хлоренхима однородная или слабодифференцированная. Внутренняя часть мезофилла – водозапасающая паренхима – состоит из крупных тонкостенных клеток, в вакуолях которых накапливается вода и слизи, удерживающей воду (рис. 64). Хлоропласты в этих клетках редуцированы. Проводящие пучки большей частью слабо развитые, не выступают на поверхность листьев в виде жилок, в основном не армированы.

У некоторых суккулентов имеются уникальные структуры, например водозапасающие трихомы аизовых и других представителей. Это огромные пузырчатые клетки, производные эпидермальных, стенки которых утолщены незначительно, но транспирация почти отсутствует, так как их блестящая поверхность отражает солнечный свет. Специальный состав их клеточного сока удерживает воду в течение длительного времени. При сильной засухе происходит отток воды из пузырчатых трихом к обезвоженной хлоренхиме. Мезембриантемум хрустальный из-за покрывающих поверхность листа водозапасающих трихом сверкает на солнце как кристаллики льда, почему и получил название ледяной травы (рис. 65, А). Водоносные трихомы есть и у некоторых южноафриканских толстянковых. Эти пузыревидные клетки, смыкаясь, образуют над устьищем дополнительный покров (рис. 65, Б).



**Рис. 64.** Поперечный срез листа алоэ.

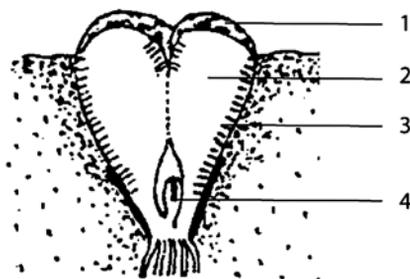
А. Лист. Б. Фрагмент листа с устьичным аппаратом. 1 – хлоренхима, 2 – гидрэнхима, 3 – проводящие пучки, 4 – кутикула, 5 – эпидерма, 6 – погруженные замыкающие клетки устьиц, 7 – кутикулярный валик, 8 – подустычная полость



**Рис. 65.** Водозапасающие трихомы.

А. Эпидерма литопса хрустального на поперечном срезе. А1. Молодые листья. А2. Старые листья. Б. Эпидерма рошеи серповидной на поперечном срезе. 1 – кутикула, 2 – водозапасающие трихомы (пузыревидные клетки), 3 – кутикулярные слои, 4 – целлюлозные слои, инкрустированные кристаллами оксалата кальция, 5 – эпидермальные клетки, 6 – устьица

В семействе айзовых встречаются необычные «оконные растения» (виды литопса, конофитума, титанописса, фенестрарии), главная особенность которых – своеобразная структура мезофилла. Эти мелкие растения (3–5 см) имеют всего одну пару, реже несколько, сочных, толстых листьев, сросшихся друг с другом иногда почти до верхушки. Устьиц мало или они отсутствуют. У большинства видов листья во избежание прямого воздействия солнечных лучей практически полностью погружены в грунт, выставлена только срезанная плоская верхушка. Эпидерма покрыта микроскопическими пузырчатými трихомами (рис. 65). Под эпидермой в центральной части листа находится водозапасающая паренхима. На верхушке листа, где водозапасающая паренхима прилегает вплотную к эпидерме, образуется прозрачное «окно» обычно линзовидной формы. Хлоренхима расположена на боковой стороне листьев, образуя ассимиляционные поля (рис. 66). Интенсивность солнечного света при прохождении сквозь «окно» и водоносную паренхиму снижается до оптимальной. Этому способствуют и кристаллы оксалата кальция в стенках клеток эпидермы, которые делают «стекло мутным». Окно отражает значительную часть ультрафиолетовых лучей.



*Рис. 66.* Поперечный срез литопса.

1 – эпидерма «светового окна», 2 – водозапасающая паренхима, 3 – хлоренхима (ассимиляционные поля), 4 – бутон

У растений, испытывающих сезонный дефицит воды в период вегетации, ее потери происходят в основном вследствие устьичной транспирации. Это обусловлено тем, что процесс фотосинтеза возможен только при постоянном притоке внутрь листа углекислого газа из окружающего воздуха. Следовательно, процесс фотосинтеза сопряжен с открыванием устьиц. Однако через открытые устьица одновременно с поглощением углекислого газа происходит и существенная потеря

паров воды. Одним из способов уменьшения устьичной транспирации, сочетающимся с простейшими адаптациями на уровне анатомической структуры, является изменение суточного режима открывания и закрывания устьиц, наблюдаемое в первую очередь у суккулентов.

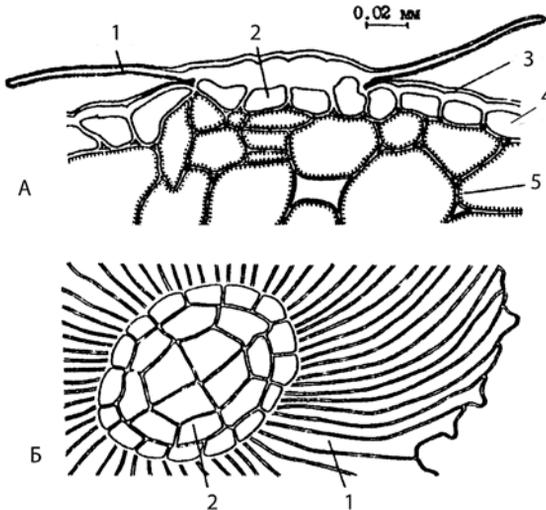
Днем в засушливый период устьица закрыты. Это помогает суккулентам сберечь накопленную влагу, но зато ухудшает газообмен, затрудняет поступление  $\text{CO}_2$  внутрь растения. Поэтому многие суккуленты из семейств лилейных, бромелиевых, кактусовых, толстянковых поглощают  $\text{CO}_2$  ночью, когда температура воздуха снижается. Поглощенный  $\text{CO}_2$  переводится в малат (яблочную кислоту) и только на следующий день перерабатывает его в процессе фотосинтеза. Кроме того, ночью при дыхании углеводы разлагаются не до углекислого газа, а до органических кислот, которые так же накапливаются в клеточном соке. Днем на свету малат и другие органические кислоты расщепляются с выделением  $\text{CO}_2$ , который используется в процессе фотосинтеза. Таким образом, крупные вакуоли с клеточным соком запасают не только воду, но и  $\text{CO}_2$ . Так как у суккулентов ночная фиксация углекислоты и переработка ее днем в ходе фотосинтеза разделены во времени, они обеспечивают себя углеродом, не подвергаясь риску чрезмерной потери воды, но объем поступления углекислого газа при этом невелик, что отражается на скорости роста суккулентов.

Растения, ассимилирующие углекислый газ таким способом, получили название «САМ-растения» от “*crassulacean acid metabolism*”, так как первоначально этот тип ассимиляции был обнаружен у представителей семейства *Crassulaceae*, а его основной чертой является периодическое накопление в клетках мезофилла кислот. Вследствие того что САМ-растения накапливают дикарбоновые кислоты в вакуолях клеток мезофилла, эти клетки обычно имеют очень крупные, подчас даже гигантские размеры.

Поглощение  $\text{CO}_2$  клетками хлоренхимы идет у большинства растений до концентрации последнего в межклетниках 50–88 мкл/л, что в среднем в 3–6 раз ниже, чем в окружающем растению воздухе. Первичным акцептором  $\text{CO}_2$  у САМ-растений выступает фосфоенолпируват. Это вещество обладает значительно большим сродством к углекислому газу, чем рибулозо-1,5-дифосфат, благодаря чему использующие его растения могут усваивать  $\text{CO}_2$  до тех пор, пока его концентрация в межклетниках не опустится до 5–20 мкл/л, что в 15–60 раз ниже, чем в окружающем растению

воздухе. Такие растения способны значительно интенсивнее поглощать углекислый газ. К числу САМ-растений относятся настоящие суккуленты, многие эпифиты и некоторые гидрофиты.

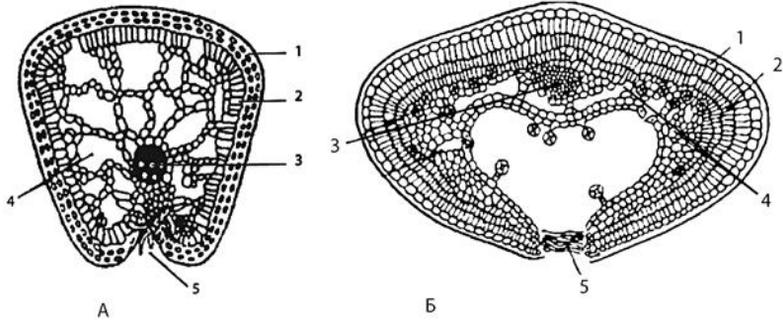
Некоторые виды покрытосеменных растений перешли к использованию не почвенной влаги, а влаги, конденсирующейся из воздуха на поверхности растения. Поглощение воды выполняют специализированные воздушные корни, а в ряде случаев и типичные наземные органы: стебли и особенно листья. Так как доступность конденсата растениям ограничена во времени, необходимы приспособления для его быстрого впитывания, что возможно только при наличии структур, устроенных по типу «губки». Подобные структуры можно наблюдать у эпифитных бромелиевых, в частности у тилландсии. Лист густо покрыт структурами, всасывающими воду (рис. 67). Водовсасывающий комплекс листа представлен группой видоизмененных эпидермальных клеток. По периферии комплекса расположена оторочка из спавшихся выростов оболочек клеток, которая достаточно плотно прилегает к эпидерме. Между выростами краевых клеток и эпидермой остается капиллярный зазор, по которому вода поступает к центральным тонкостенным клеткам комплекса. Оторочки соседних комплексов широко перекрываются.



**Рис. 67.** Водовсасывающие трихомы тилландсии.  
 А. Поперечный срез. Б. Вид сверху в сечении. 1 – краевые клетки комплекса, 2 – центральные клетки, 3 – кутикула, 4 – эпидерма, 5 – мезофилл

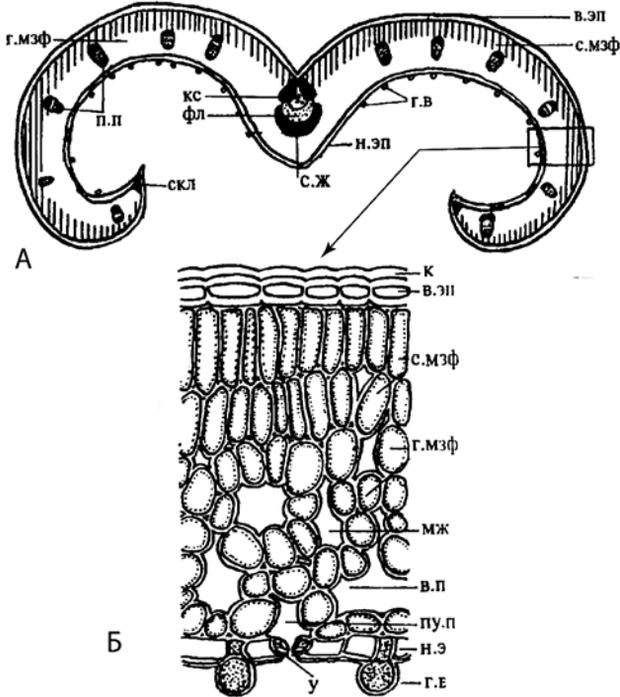
### 4.3. Анатомия листа и особенности субстрата

Особые условия произрастания складываются в местах с обедненными почвами (на песках, верховых болотах) или на почвах с повышенным содержанием каких-либо веществ (засоленных, меловых и т. д.). Если структура почвы в первую очередь влияет на особенности корневой системы, то содержание минеральных веществ отражается и на строении листьев. Растения, произрастающие на бедных минеральными солями почвах, относят к ксероморфным олиготрофам (от греч. *олигос* – малый, *трофос* – питание) вследствие проявления у них признаков, присущих некоторым группам ксерофитов. Особенно резко олиготрофные условия (нехватка минерального питания) выражены на верховых торфяных болотах. Часто на болотах, в первую очередь тундровых, и на холодных влажных почвах (в условиях вечной мерзлоты) сочетаются факторы бедности почвы и ее низкой температуры. Адаптационные особенности, связанные с произрастанием при пониженных температурах и олиготрофных почвах, так же как и приспособления к другим факторам, проявляются комплексно, в первую очередь сочетаются с приспособлениями к дефициту влаги. Растения холодных и бедных переувлажненных почв – психрофиты (греч. *psychrós* – холодный) – совмещают признаки ксерофитов и гигрофитов. К ним относятся такие растения, как водяника черная, багульник болотный, подбел многолистный, вереск обыкновенный, клюква болотная и др. Психрофиты имеют мелкие кожистые листья и развитую воздухоносную ткань. Для них характерны крупные межклетники в мезофилле и для части видов – крупные воздухоносные полости (рис. 68). Часто встречаются листья так называемого «эрикоидного» типа – мелкие, с сильно завернутыми на нижнюю сторону краями, с устьицами и опушением из кроющих и железистых волосков на нижней стороне (рис. 69). Верхняя эпидерма сложена клетками с толстыми наружными стенками, которые покрыты мощной кутикулой и восковым налетом, а также нередко содержат слизь. Более широкие листья (брусника) могут сворачиваться с наступлением засушливого периода. При погружении листа в воду в желобке на его нижней поверхности остается пузырек воздуха, который не удаляется даже встряхиванием. Устьица остаются сухими и могут транспирировать даже под водой.



**Рис. 68.** Поперечный срез листа вереска.

1 – эпидерма, 2 – мезофилл, 3 – проводящий пучок, 4 – воздушная полость, 5 – кроющие трихомы

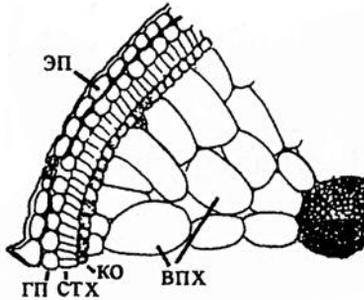


**Рис. 69.** Поперечный срез листа багульника.

А. Схема. Б. Фрагмент среза. в.эп – верхняя эпидерма, к – кутикула, с.мзф – столбчатый мезофилл, г.мзф – губчатый мезофилл, п.п – проводящий пучок, с.ж – средняя жилка, кс – ксилема, фл – флоэма, мж – межклетник, в.п – воздушная полость, пу.п – подустьичная полость, н.эп – нижняя эпидерма, г.в – головчатые волоски

Присутствие у этих растений, живущих в условиях достаточного увлажнения, ксероморфных признаков говорит о наличии водного дефицита. Его часто связывают с «физиологической жаждой», вызванной не отсутствием воды, а ее недоступностью для растений из-за низкой температуры почвенного раствора и наличия в нем гуминовых кислот. Но некоторые исследования показали, что облик криофитов обусловлен азотной недостаточностью и низким содержанием других минеральных солей в болотных почвах. Если эвтрофные, низовые болота содержат 100–300 мг солей в 1 л раствора, то олиготрофные, верховые – от нескольких миллиграммов до нескольких десятков миллиграммов. Определенную роль играет и наличие у психрофитов вечнозеленых листьев. Длительная жизнь листьев (2–3 года) уменьшает потребность растений в минеральном питании, необходимом для их полного ежегодного обновления. Этим, вероятно, обусловлена и их толстая кутикула – обычный признак долгоживущих листьев.

Засоленные почвы содержат много легкорастворимых солей (в первую очередь хлоридов натрия, кальция, магния). Соли повышают осмотическое давление почвенного раствора, ухудшая водоснабжение растений, оказывают токсическое воздействие (нарушение азотного обмена, накопление продуктов распада белков). Засоленные почвы делят на солончаки, в которых происходит засоление верхних горизонтов и при их высыхании образуется соляная корка, и солонцы, где засолены глубокие слои почвы. Сочные растения, произрастающие на солончаках (солерос, солянка, сведа, сарсазан и др.), называют галосуккулентами (от греч. *галс* – соль). Их листья – мясистые и сочные – анатомически сходны с листьями настоящих суккулентов, но в отличие от последних они не содержат в листьях слизевых клеток и не запасают воду (рис. 70). Поглощение солей из почвы приводит к накоплению хлоридов и сульфатов в вакуоли специализированной паренхимы, что резко повышает водный потенциал клеточного сока, вызывая приток воды в вакуоль. Сильная оводненность этой ткани и придает суккулентные черты данной группе галофитов. В отличие от истинных суккулентов они обладают высоким осмотическим давлением, имеют более тонкие наружные стенки клеток эпидермы и кутикулу. Способны накапливать большое количество солей – до 45–50% от массы зола. При накоплении избыточного количества солей листья или отдельные членики (сросшиеся со стеблем листья у солероса) отмирают.



**Рис. 70.** Фрагмент среза листа солянки деревцевидной.

эп – эпидерма, гп – гиподерма, стх – столбчатая хлоренхима, ко – крапц-обкладка, впх – водоапасающая паренхима

У других видов избыток солей выводится через специальные желёзки на поверхность листа в виде белого налета, откуда смываются дождем. Подобные растения называют криногалофиты (от греч. *крино* – выделяю).

Располагаются солевывделяющие желёзки в эпидерме листьев и стеблей, где их численность колеблется у разных видов от 500 до 1000 на 1 см<sup>2</sup>. Интенсивность осуществляемой ими секреции очень высока. Жидкость, выделяемая желёзками листа кермека, за сутки составляет почти половину его собственной массы. Состав и концентрация выделений обычно определяются составом и концентрацией почвенного раствора. При небольшом количестве солей в почве желёзки обычно выделяют почти чистую воду. Существует два типа организации солевыводящих структур. Первый тип, встречающийся, например, у видов лебеды, представляют собой трихомы. Соли не выделяются ими непосредственно на поверхность, а выводятся из ассимиляционных тканей в вакуоли клеток волосков. У лебеды волосок состоит из двух клеток: клетки-ножки и пузыревидной клетки-головки (рис. 71, А). Соли в клетку-ножку поступают из ксилемных окончаний проводящих пучков, а в клетку-головку через плазмодесмы. Головка отличается наличием крупной центральной вакуоли, в которой и накапливаются соли. Ионы поступают через тонопласт в вакуоль клетки-головки против градиента концентрации с помощью переносчиков, что требует значительных затрат энергии. Накопление в ней солей продолжается до тех пор, пока не произойдет разрыва клетки, после чего раствор оказывается на поверхности листа.

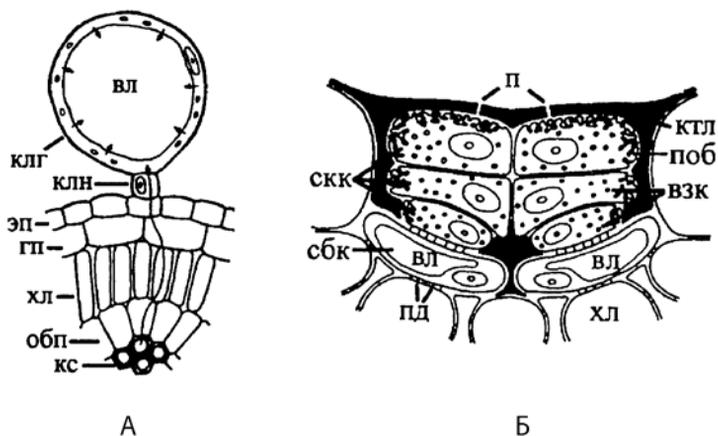


Рис. 71. Солевые структуры галофитов.

А. Солевая трихома лебеда. Б. Солевая железа гребенщика. клг – клетка-головка, клн – клетка-ножка, вл – вакуоль, эп – эпидерма, гп – гиподерма, хл – хлоренхима, обп – обкладка пучка, кс – ксилема, п – поры (кутикулярные), ктл – кутикула, поб – протуберанцы оболочек, взк – везикулы, пд – плазмодесмы, сбк – собирательная клетка, сск – секреторная клетка

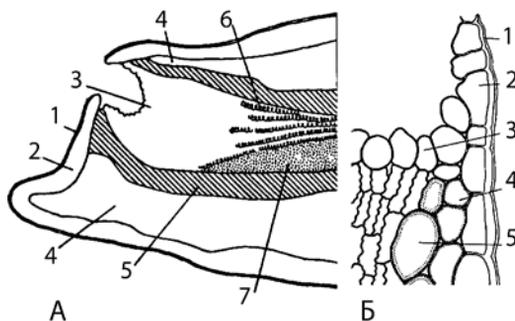
Второй тип желёзок – секретирующие соли непосредственно наружу. Они характерны для кермека, тамариска (гребенщика), растений мангровых зарослей (эгицерас, авиценния, франкения). Желёзки состоят из двух типов клеток: секреторных и собирательных. Вокруг секреторных клеток формируется кутикулярное влагалище за счет отложения кутикулы на боковых и частично на базальных стенках. На границе секреторных и собирательных клеток клеточные стенки пронизаны многочисленными плазмодесмами. Наружная кутикула имеет поры и отслаивается от оболочки клетки, в результате между клеткой и кутикулой возникает заполненная слизью субкутикулярная полость – *собирательная камера*. Секреторные клетки имеют протуберанцы в оболочке, содержат большое число активных митохондрий и аутолитических вакуолей. Собирательные клетки бедны митохондриями, содержат дифференцированные хлоропласты, связаны с клетками мезофилла плазмодесмами. Из секреторных клеток ионы выводятся в апопласт за счет активного транспорта. Этому способствуют протуберанцы оболочки, увеличивающие общую поверхность плазмалеммы. Выделенные ионы осмотически притягивают воду, и гипертонический раствор вытекает через кутикулярные поры наружу. Посту-

пление ионов в обратном направлении, из желёзок в соседние клетки, блокируется кутикулярным влагилицем (рис. 71, Б).

На солончаках произрастают сухие и жесткие растения склерофиты.

Отложения извести, а также солей фосфорной, кремниевой, органических кислот делают почву твердой, каменистой, со щелочной реакцией. Крайний вариант – меловые обнажения, для этих мест характерен большой суточный перепад температур, сухость, повышенная солнечная инсоляция. Адаптивные особенности растений выражаются в ксероморфности листьев и содержании экранирующих веществ в тканях листа (особенно в эпидерме) в виде непрозрачных кристаллов, отражающих солнечные лучи.

Одним из наиболее типичных кальцефитов (растений, произрастающих на меловых субстратах и известняках) является семейство камнеломковые. Листья кальцефитов часто мясистые, с сильно развитой кутикулой. Замечательная особенность камнеломок – способность выделять известь на поверхности листьев. Выделение идет через гидатоды – группы мелких клеток без хлоропластов или с небольшим их количеством, лежащих под эпидермой над проводящим пучком (рис. 72). У выделяющих известь видов гидатоды лежат в углублениях, имеющих вид ямок, которые находятся на верхней стороне листа или по краю, или на поверхности (у основания зубцов). Гидатоды камнеломок представляют собой отверстия в эпидерме, образовавшиеся на месте разрушенных устьиц. Они выстланы особой бесцветной тканью – *эпитемой* и содержат вытянутые вдоль гидатод клетки с извилистыми стенками. Эти клетки передают воду от сосудов проводящего пучка к клеткам эпитемы. К каждой гидатоды подходит по одному проводящему пучку, ксилема которого непосредственно граничит с эпитемой. Обкладка проводящего пучка продолжается в виде обкладки эпитемой ткани. Эпитема состоит из сферических клеток, выделяющих воду с растворенным карбонатом кальция. После испарения воды остается осадок, к нему снизу добавляются новые частицы извести. Постепенно вся ямка заполняется карбонатом кальция и известковый налет оказывается даже за ее пределами. Если гидатоды близко располагаются друг к другу, на листе откладывается сплошная известковая полоса, как у камнеломки метельчатой. Количество выделяющейся извести довольно значительно, при этом налет уменьшает испарение воды и защищает растение от солнечной инсоляции.



**Рис. 72.** Гидатоды камнеломки метельчатой.

А. Схема строения. Б. Фрагмент гидатоды. 1 – кутикула, 2 – эпидерма, 3 – эпитема, 4 – мезофилл, 5 – паренхимная обкладка, 6 – ксилема, 7 – флоэма

Адаптации к недостатку минерального питания в почве, в первую очередь нехватка соединений азота, привела к формированию особой группы растений – «растений-хищников», или насекомоядных (см. Насекомоядные растения).

#### 4.4. Функциональные метаморфозы листа

##### *Насекомоядные растения*

Насекомоядные, или плотоядные, или хищные, растения – специализированная ветвь эволюции, появилась в крайне неблагоприятных условиях азотного и минерального питания, – встречаются на верховых болотах и пресноводных водоемах. Насекомоядные относятся к автотрофным фотосинтезирующим растениям, способным жить и без животной пищи. Из добычи растениями извлекаются в первую очередь соединения азота, а также соли фосфора, калия, натрия, магния и др. Жизненные формы – большинство многолетние травы, лианы, полукустарники, эпифиты, водные растения. Насекомоядные растения возникли в разных группах двудольных растений (в других группах неизвестны). Представители 7 семейств (росянковые, росолистые, саррацениевые, непентосовые, библисовые, пузырчатковые, цефалотовые) входят в такие далекие подклассы цветковых, как магнолиевые, розовые, астровые. Они ловят не только насекомых, но и целый ряд других беспозвоночных. Иногда их жертвами становятся позвоночные животные.

В зависимости от способа ловли добычи можно выделить три группы насекомоядных растений. К первой группе относятся растения, листья которых несут желёзки, секретирующие клейкую слизь (росолист, росянка, жирянка). Насекомых привлекают блеск и запах клейкого секрета, и они прилипают к поверхности листьев. Последние остаются неподвижными (росолист) или сворачиваются вокруг добычи (росянки). Так, например, желёзки росянок обладают высокой чувствительностью к механическому и химическому раздражению. Пытающееся высвободиться насекомое не только сильнее прилипает, но и вызывает изгиб все большего их числа в свою сторону и постепенно обволакивается слизью. Изгиб желёзок заметен уже через 10–15 сек. после воздействия. Установлено, что в секрете содержатся соединения, оказывающие парализующее действие на пойманных насекомых, что снижает вероятность механических повреждений удерживающих их желёзок. Листовая пластинка заворачивается вокруг добычи, которая начинает перевариваться. Спустя несколько дней пластинка разворачивается.

Вторую группу составляют растения, имеющие активные лист-ловушки (венерина мухоловка, альдрованда, пузырчатка). У венериной мухоловки черешок уплощен в филлодий, а листовая пластинка имеет вид двух створок с длинными крепкими зубцами по краям. Насекомых привлекает красноватая окраска листьев и ароматный нектар, который выделяют их нектарники. Каждая створка имеет на своей верхней поверхности три чувствительных волоска, при прикосновении к которым возникает потенциал действия, распространяющийся во все стороны со скоростью 6–20 см/с. Клетки, расположенные в средней части верхней стороны пластинки, теряют тургор, а клетки нижней, напротив, увеличиваются в объеме. В результате ловушка захлопывается. Закрытой ловушка остается, как правило, не менее 40 ч. Ловчий аппарат венериной мухоловки отличается высокой специализацией. Для его срабатывания необходимо либо двойное касание одного и того же чувствительного волоска, либо последовательное, с интервалом не более 20 с, касание двух волосков. Это позволяет избегать смыкания створок при случайном падении на листья песчинок и других частиц.

Пузырчатка, обитающая в пресноводных водоемах, имеет рассеченные листья с пузырьками-ловушками размером 2–5 мм (рис. 73). В стенке пузырька имеется отверстие, прикрытое открывающимся

внутри него клапаном. По краям отверстия располагаются разветвленные чувствительные волоски-антенны. На внешней поверхности клапана находятся многочисленные желёзки, секретирующие приманку для дафний, рачков, циклопов, личинок комаров и т. п. Внутренняя поверхность пузырька несет трихомы, обеспечивающие удаление из него воды, что приводит к возникновению в пузырьке пониженного давления. Прикосновение к чувствительным волоскам вызывает снижение тургора в клетках той части стенки, в которую упирается клапан. Вода вдавливает его в пузырек, и отверстие открывается. Увлекаемое потоком воды животное засасывается через него внутрь пузырька. Попав туда, оно неспособно выбраться наружу, так как клапан закрывается и не может быть открыт изнутри.

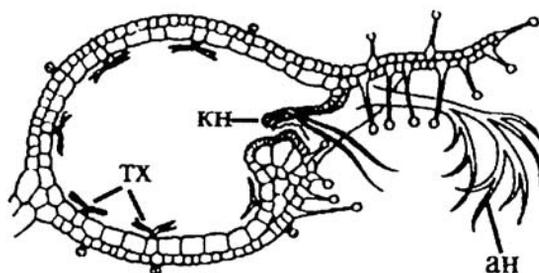


Рис. 73. Разрез ловчего пузырька пузырчатки. ан – антенны, кн – клапан, тх – трихомы

В третью группу объединяются растения, имеющие пассивные ловчие аппараты. Примером подобных ловушек служат кувшинчики цефалотуса и непентесов, представляющие собой видоизмененные листья. У непентесов листья состоят из уплощенного черешка-филлодия, переходящего в тонкий длинный усик, обвивающий опору, и кувшинчика. Кувшинчики прикрыты сверху крышечками, не дающими дождевой воде заливать их.

Насекомых привлекает яркая окраска кувшинчиков – красная, пестрая, матово-белая и др., выделяемый ими нектар, а также специфические запахи, появляющиеся при пищеварении. Нектарники располагаются у входа в кувшинчик – на перистоме (от греч. *peri* – вокруг, около и *stoma* – рот) – толстом ободке по краю отверстия, ведущего в кувшинчик, и на крышечке. Попавшие сюда насеко-

мые соскальзывают внутрь ловушки. Внутренняя поверхность кувшинчиков может быть покрыта легко отслаивающимися чешуйками воска, за которые невозможно зацепиться, или направленными вниз трихомами. Нижняя часть кувшинчиков заполнена жидкостью с пищеварительными соками.

Величина кувшинчиков варьирует в широких пределах. Их длина у цефалотуса колеблется от 0,5 до 3 см, у непентесов от 2,5 до 30 см, а у некоторых особей – до 50 см. Крупные кувшинчики могут содержать до 1–2 л жидкости. На внутренней поверхности ловчих аппаратов располагаются погруженные в стенку пищеварительные желёзки. У цефалотуса их особенно много на находящихся в нижней части кувшинчика выпуклых образованиях – валиках.

Пищеварительные желёзки насекомоядных растений различаются по величине, форме, некоторым деталям строения. Тем не менее все они демонстрируют единые принципы структурной организации. Например, желёзки листа росолиста имеют округлую или овальную форму и состоят из базальных, барьерных и секреторных клеток (рис. 74). Базальные клетки, непосредственно контактирующие с трахеальными элементами окончаний жилок листа, лежат среди основных клеток эпидермы. Они подстилают слой барьерных клеток, отличительной чертой которых является кутинизация или/и суберинизация антиклинальных стенок. Завершают желёзку секреторные клетки. Тангентальные стенки между базальными, барьерными и секреторными клетками пронизаны плазмодесмами. Наиболее специализированы в желёзке секреторные клетки. Их оболочки образуют многочисленные протуберанцы. Кутикула, покрывающая наружные стенки этих клеток, содержит утонченные участки – поры. В протопласте имеются многочисленные митохондрии с крупными кристами, так как функционирование секреторных клеток требует существенных затрат энергии.

Типичная черта секреторных клеток – развитый гранулярный эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи. Степень развития ретикулума особенно сильно возрастает после захвата добычи. При этом наблюдается увеличение парциального объема гранулярного компонента в ядрышках и числа мембраносвязанных рибосом. Перечисленные органеллы непосредственно участвуют в образовании и транспорте пищеварительных ферментов. Синтез гидролаз происходит на связанных с мембранами ретикулума рибосомах. Синтезированный

белок поступает внутрь ретикулярных цистерн, а оттуда в отпочковывающихся от их поверхности пузырьках в цистерны аппарата Гольджи. В цистернах происходит процессинг – созревание гидролаз, включающее их связывание с углеводами. Готовые гидролитические ферменты транспортируются в везикулах к плазмалемме, где выводятся за ее пределы в оболочки клеток, а также в лизосомы, где происходит их временное депонирование. При поимке жертвы содержимое лизосом выводится за плазмалемму в клеточную стенку. На всех этапах перемещения и локализации ферментов протопласт клетки защищен от их разрушающего действия мембранами.

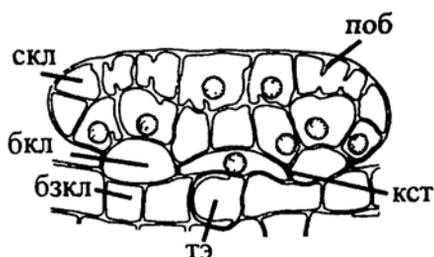


Рис. 74. Секреторная железа листа росолиста.

кст – кутинизированная клеточная стенка, поб – протуберанцы оболочки, тэ – трахидный элемент, бзкл – базальная клетка, бкл – барьерная клетка, скл – секреторная клетка

У росолиста уже через несколько минут после прилипания жертвы к листу на его поверхность начинает выделяться пищеварительная жидкость. Ее выделению предшествует активный транспорт через плазмалемму в оболочки секреторных клеток  $\text{Cl}^-$  и  $\text{H}^+$ . Активному транспорту способствуют протуберанцы оболочки, благодаря которым существенно увеличиваются поверхность плазмалеммы и число ионных каналов в ней. Резкое повышение содержания ионов в оболочках вызывает приток в них воды и последующее вымывание через поры в кутикуле и самих ионов, и ферментов. Их транспорт в ткани листа блокируется кутинизированными или/и суберинизированными стенками барьерных клеток.

Выделяющаяся пищеварительная жидкость заливает жертву. Ее кислая среда оптимальна для работы гидролитических ферментов. Низкомолекулярные продукты пищеварения поглощаются, как полагают, пищеварительными железами и далее поступают по плазмодесмам вглубь листа.

## **Глава 5. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ**

Стебель покрытосеменных растений в типе представляет собой специализированный орган, обеспечивающий размещение в пространстве ассимилирующих и репродуктивных органов и связь между органами – поставщиками ассимилятов и воды и органами – потребителями этих веществ.

В силу специализации стебля условия биотопа сказываются на его строении и функционировании, как правило, опосредованно, через влияние на функционирование листьев и корней. Последние, таким образом, оказываются до некоторой степени буфером между стеблем и внешней средой. По-видимому, именно этим обусловлено значительно меньшее разнообразие экологических вариантов анатомического строения стеблей покрытосеменных, чем их листьев.

Как и листьям, стеблям некоторых видов свойственны расширение и/или смена функций, сопряженные с определенными изменениями внешнего строения и внутренней структуры стебля.

### **5.1. Строение стебля в связи с выполнением опорной функции**

Анатомические особенности стебля как опорного органа отражают приспособление его к определенным, характерным для соответствующего вида механическим нагрузкам, обусловленным типичным для него расположением в пространстве систем побегов и плотностью окружающей растении среды.

Высокая плотность среды, окружающей побег, позволяет использовать ее как опору для тела растения. В этом случае из всех анатомических признаков стебля наибольшее значение приобретает прочность его тканей на разрыв. Именно это мы наблюдаем у побегов гидрофитов, а также у подземных и отчасти наземных стелющихся побегов сухопутных растений и гидатофитов (рис. 75, 76). В то же время вода и почва в качестве опоры для тела растения существенно различаются.

Очень высокая плотность и стабильность большинства грунтов по существу позволяют стеблям подземных побегов почти

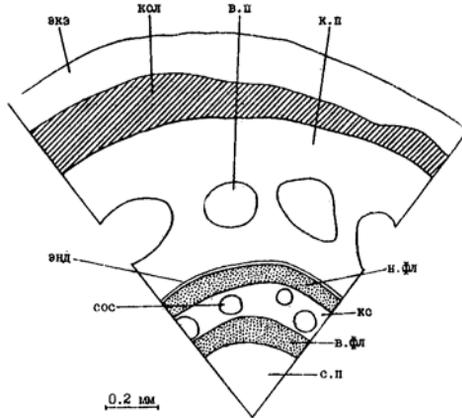
полностью освободиться от опорной функции. Опора же на воду, имеющую значительно меньшую плотность, возможна лишь в том случае, если удельный вес стебля будет меньше удельного веса воды, то есть если стебель будет обладать определенной плавучестью. Кроме того, из-за более низкой, чем у грунта, плотности вода является подвижной средой. Жесткое противодействие токам воды требует развития очень мощной механической ткани и потому имеет крайне высокую энергетическую цену. Поэтому растению оказывается энергетически выгоднее пассивно изменять положение своего тела в пространстве (в определенных, разумеется, пределах), следуя токам воды, чем противостоять им. А это возможно только при высокой гибкости стеблей и прочности их на разрыв.

Совершенно иными средствами должно обеспечиваться положение в пространстве частей растительного тела, находящихся в воздушной среде. Опора на воздух невозможна из-за его малой плотности. Вследствие этого опорная функция стеблей надземных побегов осуществляется только за счет прочностных свойств их тканей.

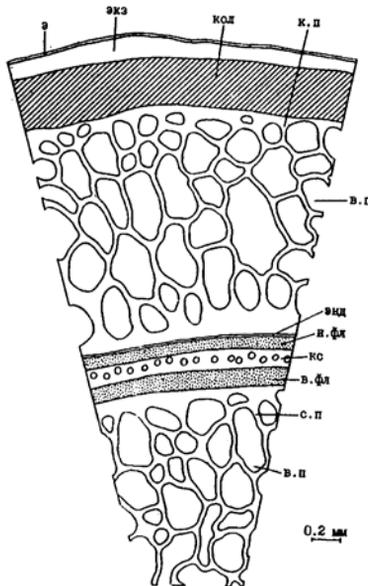
Рассмотрим строение стебля водяного ореха плавающего, или чилима, в удлиненной базальной и укороченной дистальной частях побега.

Водяной орех (рогольник) – однолетний, укореняющийся в грунте гидрофит с плавающей по поверхности воды розеткой листьев, населяющий стоячие и медленно текущие пресные воды субтропической и теплоумеренной зон Евразии и Северной Америки.

Побег дифференцирован на подводную базальную часть с удлиненными междуузлиями (рис. 75) и розеточную дистальную часть (рис. 76). Стебель цилиндрический, покрыт однослойной, слегка одревесневающей эпидермой, которая, однако, на удлиненной базальной части побега быстро разрушается. Под эпидермой располагается многослойная экзодерма, состоящая из однорядных клеток, шестигранных в поперечном сечении, с тонкими суберинизированными стенками. Экзодерму подстилает многослойная угольчатая колленхима. Внутренняя часть коры выполнена паренхимой, самый внутренний слой которой дифференцирован в эндодерму с поясками Каспари на радиальных стенках составляющих ее клеток.



**Рис. 75.** Схема поперечного среза стебля базальной удлиненной части побега водяного ореха, или чилима. в.п – воздухоносная полость, в.фл – внутренняя флоэма, кол – колленхима, кс – ксилема, к.п – паренхима коры, н.фл – наружная флоэма, сос – сосуд, с.п – сердцевинная паренхима, экз – экзодерма, энд – эндодерма



**Рис. 76.** Схема поперечного среза стебля дистальной розеточной части побега водяного ореха, или чилима. в.п – воздухоносная полость, в.фл – внутренняя флоэма, кол – колленхима, кс – ксилема, к.п – паренхима коры, н.фл – наружная флоэма, с.п – сердцевинная паренхима, э – эпидерма, экз – экзодерма, энд – эндодерма

В паренхимной зоне коры проходят продольные схизогенные воздухоносные ходы, располагающиеся кольцом в удлиненной базальной части побега и беспорядочно – в розеточной дистальной части.

Стела имеет непучковое строение, но из-за сближенности узлов в розеточной части побега комплекс проводящих тканей стебля нередко разделяется лакунами на сегменты, несколько напоминающие отдельные пучки. Флоэма развита не только снаружи, но и изнутри от ксилемы. Ксилема состоит из паренхимы и немногочисленных сосудов со спиральными утолщениями стенок члеников.

Сердцевина выполнена паренхимой, в розеточной части побега обильно пронизанной воздухоносными ходами.

Один из факторов, обуславливающих прочность растительных тканей, – это тургорное давление клеток, создающее своего рода гидроскелет стебля. Обычно такой гидроскелет дополнительно усиливается утолщенными стенками клеток особой механической ткани – колленхимы. Однако прочность участков данной ткани все же обусловлена, главным образом, не механическими характеристиками клеточных стенок, а тургорным давлением слагающих ее клеток.

Опора на тургор эффективна только для участков побега небольшого размера, поддержание же над землей крупных частей тела растения требует значительно более мощной опоры. Такая опора создается на базе клеточных стенок путем увеличения их толщины и/или лигнификации. Это проявляется в развитии в стеблях одревесневающей паренхимы или специализированной механической ткани склеренхимы. У многих видов в осуществлении стеблями опорной функции существенную роль играют элементы ксилемы, а иногда и механические элементы флоэмы. Однако в стеблях покрытосеменных растений особые прочные ткани, как правило, не составляют сплошного массива, а представлены отдельными тяжами, составляющими в совокупности, по выражению В. Ф. Раздорского, «раздробленный каркас». Такое строение механических тканей имеет весьма большое значение. Во-первых, оно позволяет без существенного снижения прочностных характеристик стебля обходиться минимальным количеством механических тканей, на построение которых затрачиваются немалые количества пластических веществ и энергии. Во-вторых, именно «раздробленность» каркаса опорных тканей обеспечивает функционирование стебля не только как опорной колонны, но и как пружины из-

гиба. Последнее имеет принципиальное значение. Дело в том, что воздушная среда, не обеспечивая опоры надземным органам растений, в то же время является достаточно плотной для того, чтобы оказывать на растение существенные кратковременные (динамические) нагрузки при порывах ветра. Последние вызывают изгибание стеблей.

При изгибании стебля его элементы деформируются. Те из них, которые располагаются со стороны, в которую направлен изгиб, продольно сжимаются, а с противоположной стороны – растягиваются. Но вследствие того что клетки примерно на 90% состоят из малосжимаемой жидкости, продольное сжатие клеток неизбежно будет вызывать их поперечное расширение. На противоположной стороне стебля клетки, напротив, будут растягиваться продольно и сжиматься поперечно. В результате в стебле при изгибании возникнет сложная картина продольных и поперечных напряжений. Эти напряжения гасятся вследствие деформации составляющих стебель клеток. Однако способность клеток деформироваться обратно пропорциональна жесткости клеточных стенок. Поэтому участки механических тканей, обычно состоящие из толстостенных клеток, малоспособны гасить возникающие в стебле напряжения и должны чередоваться с участками более мягких тканей, которые гасят появляющиеся при изгибании напряжения благодаря легкой деформируемости своих клеток. Чем более толсто- и жесткостойны клетки механических тканей, тем сильнее различаются их участки и прослойки «мягкой» ткани между ними.

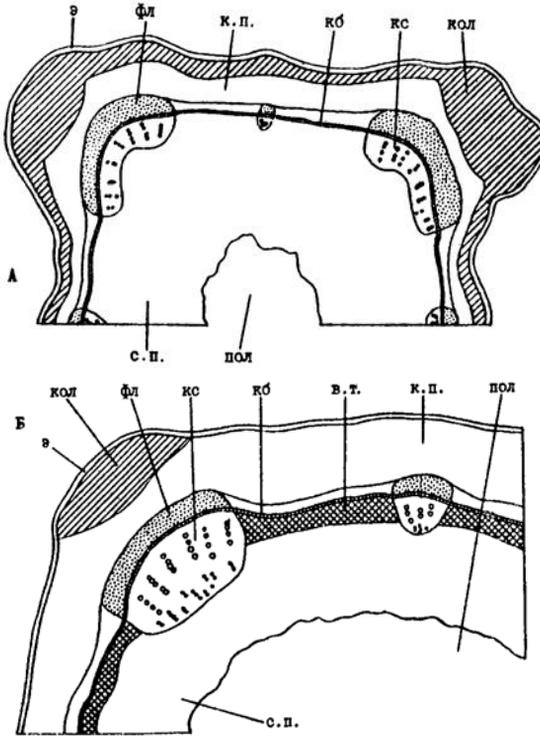
Рассмотрим строение стеблей разного возраста яснотки белой.

Яснотка белая (яснотковые) – многолетний травянистый мезофит с прямостоячими побегам, населяющий опушки, кустарники, разнообразные сорные места внутропической зоны Евразии и Северной Америки.

Стебель четырехгранный, покрытый однослойной эпидермой. Субэпидермально в ребрах стебля проходят тяжи уголковой колленхимы. В гранях колленхима располагается под эпидермой тонким слоем в 1–3 клетки толщиной. Остальная часть коры занята основной паренхимой; эндодерма морфологически не выражена. Стела состоит из 4 крупных пучков, приуроченных к ребрам стебля и чередующихся с ними значительно более мелких пучков, проходящих по граням (обычно по каждой грани проходит по одному мелкому пучку, но иногда – по 2–3 пучка). В пучках и между ними развивается камбий,

в базальных междоузлиях побега откладывающийся между пучками внутрь несколько слоев одревесневающей паренхимы (рис. 77).

Сердцевинная паренхима в центре стебля, как правило, разрушается, давая начало сердцевинной полости (рис. 77).



**Рис. 77.** Схемы поперечных срезов стебля в верхней (А) и нижней (В) частях побега яснотки белой. в.т. – вторичная одревесневшая непроводящая ткань, кб – камбий, кол – колленхима, кс – ксилема, к.п. – паренхима коры, пол – сердцевинная полость, с.п. – сердцевинная паренхима, фл – флоэма, э – эпидерма

Не все виды сухопутных растений используют для опоры надземных органов прочность тканей своего стебля. Многие покрытосеменные для размещения в надземном пространстве своих органов используют в качестве опоры тела других растений. При этом каждое такое растение закрепляется, как правило, на разных ветвях соседнего прямоостоячего растения или на разных растениях. Так как при движениях воздуха, ударах дождевых капель и т. п. разные ветви одного растения,

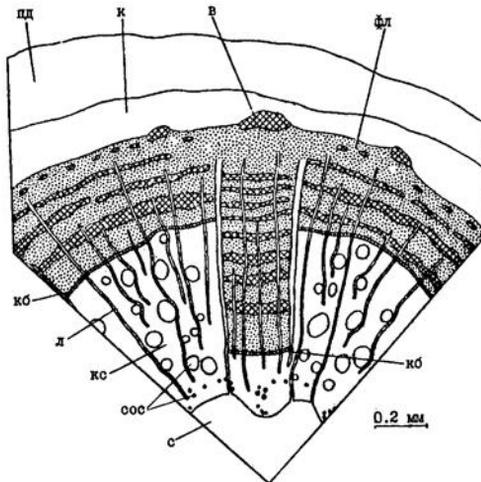
не говоря уже о разных растениях, колеблются с разными частотами и амплитудами, то стебли опирающихся на них растений должны обладать повышенной гибкостью. В противном случае они легко разрушались бы при колебаниях своих опор.

Рассмотрим строение стебля долихандры кошачий коготь (рис. 78).

Долихандра (бигнониевые) – вечнозеленая деревянистая лиана, цепляющаяся посредством листовых усиков; населяет опушки лесов в тропической Америке.

Стебель цилиндрический, покрытый толстой перидермой. Под перидермой сохраняется паренхима коры. Флоэма состоит из чередующихся слоев твердого и мягкого луба. Она составляет сплошное кольцо вокруг ксилемы и четырьмя языками «внедряется» в кольцо ксилемы. Вследствие этого ксилема приобретает в поперечном сечении четырехлопастное очертание. Такая особенность проводящего цилиндра данного вида обусловлена тем, что после некоторого периода обычного функционирования кольца камбия четыре его сегмента перестают продуцировать ксилему и формируют только флоэму.

Сердцевина выполнена неодревесневающей паренхимой.



**Рис. 78.** Схема поперечного среза стебля долихандры.

в – флоэмные волокна, кб – камбий, кс – ксилема, к – паренхима коры, л – луч, пд – перидерма, с – сердцевина, сос – сосуд, фл – флоэма

У некоторых видов покрытосеменных опорная функция становится единственной функцией стеблей некоторых побегов, утрачивая функцию проведения веществ. Такие побеги метаморфозируют в усики. Обычно каждый усик оказывается довольно эфемерным образованием и быстро отмирает, заменяясь более молодыми усиками, развивающимися на растущих неметаморфизировавших побегах. Характер функционирования усика предопределяет такие его свойства, как высокая гибкость и прочность на разрыв. Поэтому усики и морфологически, и анатомически существенно отличаются от стеблей типичных побегов.

Сравним строение однолетнего стебля и усика винограда культурного (рис. 79, 80).

Виноград (виноградные) – листопадная деревянистая лиана, культивируемая в тепломерных и субтропических районах практически всего земного шара. Цепляется за опору посредством усиков побеговой природы.

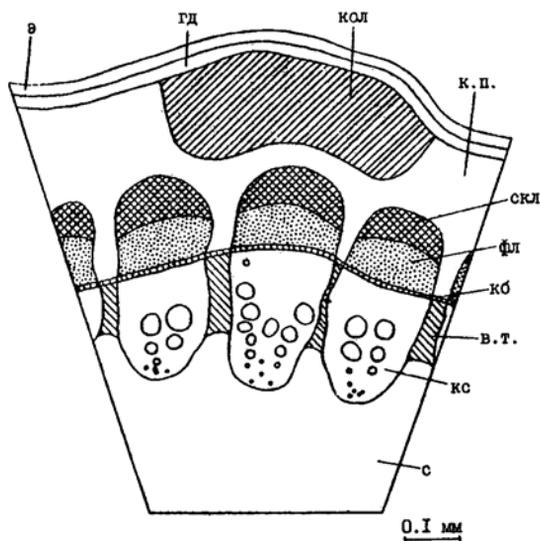
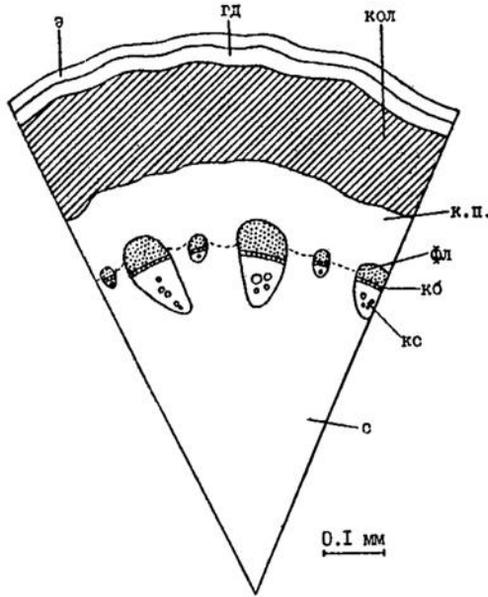


Рис. 79. Схема поперечного среза стебля винограда.

в.т. – вторичная непереводящая одревесневшая ткань, гд – гиподерма, кб – камбий, кол – колленхима, кс – ксилема, к.п. – паренхима коры, с – сердцевина, скл – склеренхима, фл – флоэма, э – эпидерма

Однолетний стебель слаборебристый, цилиндрический, покрытый однослойной эпидермой, под которой находится слой гиподермы. Суб-

гиподермально в ребрах располагаются продольные тяжи угловой колленхимы. Остальную часть коры занимает паренхима. Центральный цилиндр сохраняет пучковое строение, несмотря на интенсивную деятельность камбиального кольца. Проводящие пучки коллатеральные, с мощными склеренхимными «колпачками» снаружи от флоэмы. Между пучками камбий откладывает внутрь одревесневающую паренхиму, клетки которой, однако, остаются весьма тонкостенные. Самую внутреннюю часть стебля занимает широкая паренхимная сердцевина (рис. 79).



**Рис. 80.** Схема поперечного среза усика винограда.

гд – гиподерма, кб – камбий, кол – колленхима, кс – ксилема, к.п. – паренхима коры;  
с – сердцевина, фл – флоэма, э – эпидерма

Усик цилиндрический, покрытый однослойной эпидермой, под которой находится один слой клеток гиподермы. Изнутри к нему при смыкает многослойное широкое кольцо угловой колленхимы, под которой располагается паренхима коры. Центральный цилиндр имеет пучковое строение. Коллатеральные пучки содержат немногочисленные очень узкопросветные проводящие элементы; протофлоэма представлена волокнами с очень тонкими, едва одревесневающими стенками, на поперечных срезах слабоотличимыми от клеток флоэмной

паренхимы. Деятельность камбия очень слабая, причем между пучками камбий зачастую вообще не развивается. Центр усика выполнен сердцевинной паренхимой (рис. 80).

## 5.2. Строение стебля в связи с функцией проведения веществ

По стеблям высших растений осуществляется главным образом продольный транспорт поглощенной растением воды и ассимилятов, и именно к обеспечению этого транспорта приспособлена их проводящая система. Поперечный, радиальный транспорт веществ незначителен, поскольку он обслуживает только жизнедеятельность живых элементов стебля.

Интенсивность транспорта воды по ксилеме, необходимая для обеспечения жизнедеятельности всего организма растения, определяется балансом между поглощением ее корнями и транспирационными потерями в листьях. Как доступность воды для растения, так и интенсивность транспирации в очень большой степени определяются условиями внешней среды, которые растение неспособно регулировать. Кроме того, состояние обводненности растительного организма непосредственно сказывается на всех метаболических процессах. Вот почему растения вынуждены проявлять относительно большую «заботу» о соответствии условиям существования структуры водопроводящего аппарата, чем структуры аппарата, осуществляющего проведение ассимилятов. Именно поэтому в строении ксилемы адаптивные признаки выражены более полно и ярко, чем в строении какой-либо другой ткани стебля.

Транспорт воды в ксилеме осуществляют мертвые элементы (сосуды или трахеиды), состоящие из одних только стенок и неспособные изменять свой диаметр. Поэтому строение водопроводящего аппарата у растений соответствует максимальной возможной пропускной способности стебля, хотя реально пропускная способность его может быть в несколько раз ниже в зависимости от условий среды. Потенциальная проводимость стебля определяется в первую очередь суммарным диаметром водопроводящих элементов.

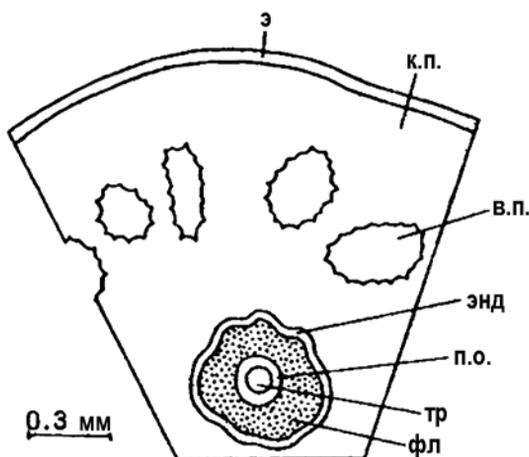
У тех видов, которые приспособлены к минимальным транспирационным потерям воды, суммарный диаметр водопроводящих элементов ксилемы стебля также стремится к минимуму. Это достигается

тремя элементарными путями: 1) уменьшением относительного объема ксилемы в целом; 2) уменьшением диаметра отдельных водопроводящих элементов и 3) уменьшением относительного числа водопроводящих элементов. У разных видов преимущество получает либо один из перечисленных путей, либо сочетание разных путей друг с другом.

Рассмотрим строение стебля элодеи канадской (рис. 81).

Элодея канадская (водокрасовые) – пресноводный погруженный гидрофит, населяющий стоячие и медленно текучие воды умеренной зоны Северного полушария.

Стебель цилиндрический, покрытый однослойной эпидермой и тонкой кутикулой. Наружные стенки эпидермальных клеток слабоутолщенные. Толстая кора состоит из однородной паренхимы и пронизана продольными схизогенными воздухоносными ходами, на поперечном срезе стебля располагающимися более или менее четко выраженным кольцом. Внутренний слой коры представлен эндодермой со слабодревесневшими поясками Каспари на антиклинальных стенках. Центральный цилиндр выполнен единственным амфикрибральным закрытым пучком, флоэма которого окружает ксилему, состоящую из единственной трахеиды с однорядной паренхимной обкладкой.

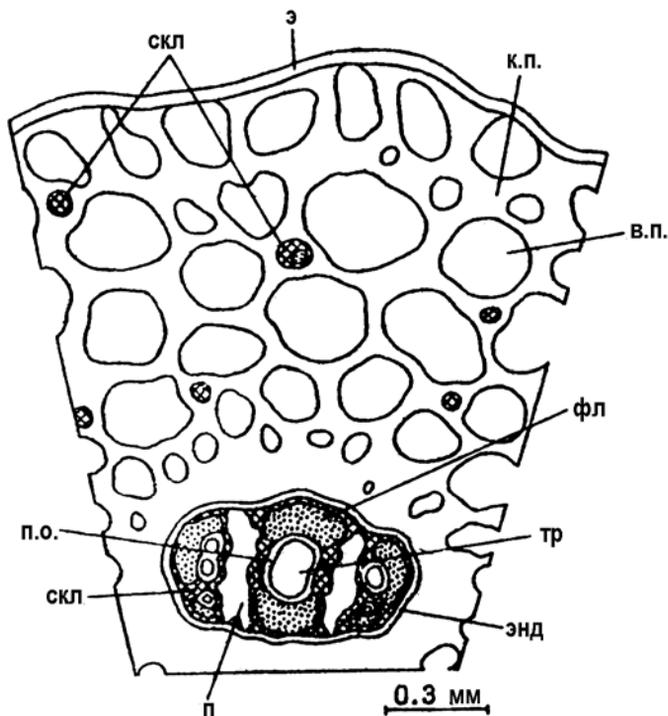


*Рис. 81.* Схема поперечного среза стебля элодеи канадской.

в.п. – воздухоносная полость, кс – ксилема, к.п. – паренхима коры, п.о. – паренхимная обкладка трахеиды, тр – трахеида, фл – флоэма, э – эпидерма, энд – эндодерма

Рассмотрим строение стебля рдеста блестящего (рис. 82).

Рдест блестящий (рдестовые) – пресноводный полностью погруженный гидрофит, обитающий в стоячих или слабопроточных водоемах, заводях рек умеренной зоны Евразии.



**Рис. 82.** Схема поперечного среза стебля рдеста блестящего.

в.п. – воздухоносная полость, кс – ксилема, к.п. – паренхима коры, п – паренхима центрального цилиндра, п.о. – паренхимная обкладка трахеиды, скл – склеренхима, тр – трахеида, фл – флоэма, э – эпидерма, энд – эндодерма

Стебель сплюснуто-цилиндрический, покрытый однослойной эпидермой и тонкой кутикулой. Эпидермальные клетки тонкостенные. Под эпидермой располагается паренхима коры, пронизанная многочисленными продольными схиогенными воздухоносными ходами, которые располагаются нечетко выраженными кольцами. Самая внутренняя часть коры, примыкающая к центральному цилиндру, свободна от воздухоносных ходов. По всей толще

коры без видимого порядка разбросаны мелкие продольные тяжи, состоящие из одревесневших волокон или одревесневших волокон и немногочисленных недревесневших флоэмных элементов. От центрального цилиндра кора отделена однослойной эндодермой, клетки которой имеют утолщенные одревесневшие антиклинальную и внутреннюю тангентальную стенки.

Центральный цилиндр сильноплюснутый. Непосредственно под эндодермой в нем располагаются закрытые коллатеральные проводящие пучки. Каждый пучок снабжен склеренхимной обкладкой, которая может прерываться под эндодермой. Обкладки соседних пучков, как правило, сливаются. Проводящий пучок содержит одну (две) трахеиду, окруженную одним слоем клеток ксилемной паренхимы, и многочисленные элементы флоэмы. Пространство между пучками выполнено паренхимой.

Центральный цилиндр имеет в целом эустелическое строение, но два проводящих пучка, располагающихся с противоположных длинных сторон центрального цилиндра, могут соединяться ксилемными частями. В таком случае центр стебля занят ксилемой, состоящей из единственной трахеиды с однослойной обкладкой из паренхимных клеток.

Виды растений, населяющие биотопы, в которых транспирационные потери воды велики, обладают высокой проводимостью стеблей. Последняя обеспечивается большим относительным объемом ксилемы, значительно превышающим таковой у видов предыдущей группы. Кроме того, у сильно транспирирующих растений значительный объем ксилемы приходится на водопроводящие элементы в ущерб механическим и паренхимным.

Передвижение воды по трахеальным элементам обусловлено двумя силами: а) положительным корневым давлением, возникающим вследствие нагнетания воды корнями в стебель, и б) отрицательным давлением, которое создается сосущей силой клеток листьев и репродуктивных органов. Отрицательное давление, созданное в трахеальных элементах сосущей силой потребляющих воду тканей, обычно во много раз превышает положительное давление, обусловленное деятельностью корней. Поэтому водные нити в трахеальных элементах находятся в состоянии натяжения. А так как они при этом прочно соединены со стенками трахеальных элементов, то передают

на них отрицательное давление, созданное сосущей силой листьев. В результате трахеальные элементы оказываются под действием силы, стремящейся вызвать их коллапс. Именно для предотвращения коллапса в трахеальных элементах развиваются лигнифицированная вторичная стенка, которая может быть почти сплошной (отсутствующей только в местах пор) или иметь вид спирали либо отдельных колец. Чем более высокое отрицательное давление в трахеальных элементах присуще виду, тем мощнее развита в них вторичная стенка. Особенно толстые стенки с мелкими порами встречаются у трахеальных элементов ксерофитов, у ряда видов которых сосущая сила листьев достигает 40–50 атмосфер.

Через смежные стенки трахеальные элементы частично передают отрицательное давление и на окружающие клетки. Последние, таким образом, функционируют как дополнительная арматура, противодействующая коллапсу трахеальных элементов. Особенно велика арматурная роль таких клеток у тех видов растений, у которых листья развивают очень высокую сосущую силу, а также у видов с широкопросветными трахеальными элементами, поскольку сопротивление последних коллапсу обратно пропорционально их диаметру.

С увеличением диаметра водопроводящих элементов растет вероятность не только их коллапса под действием отрицательного давления, но и разрыва водяной нити и развития вследствие этого эмболии, то есть закупорки трахеального элемента пузырьком воздуха. Вероятность эмболии усиливают также высокая сосущая сила ассимилирующих органов и замерзание воды в трахеальных элементах во время морозного сезона.

В проводящей системе стебля, как и во всякой транспортной системе, происходят определенные потери веществ. Часть из них расходуется на метаболизм тканей самого стебля. Это неизбежные потери, необходимые для поддержания жизнедеятельности растения. Поэтому возможность снизить их крайне ограничена. Другая часть потерь веществ, транспортируемых по стеблю, вызвана обменом веществами между стеблем и окружающей его средой. Эти потери не только не необходимы для нормального существования растения, но, наоборот, вредны. Неудивительно, что у растений выработались разнообразные приспособления ко всемерному уменьшению обмена веществами между проводящей системой стебля и внешней средой.

У надземных стеблей для этого оказывается достаточным обычный кутикулярный барьер, создаваемый клетками эпидермы (на многолетних стеблях обычно развивается более мощный барьер феллемы). Вода и почва – значительно более мощные ионообменные системы, чем воздух, и потенциально способны сильно изменять состав перемещаемых по стеблю веществ. Поэтому у водных растений и в подземных стеблях наземных растений мощность эпидермального барьера становится недостаточной и возникают дополнительные барьеры, создаваемые более глубоко расположенными тканями – экзодермой и эндодермой.

Говоря о транспорте веществ по стеблю, обычно имеют в виду только транспорт воды с растворенными в ней веществами по ксилеме и транспорт ассимилятов по флоэме. Однако у некоторых видов гидро- и гигрофитов корни и корневища находятся в грунте в условиях плохой аэрации, и у них большое значение приобретает транспорт по стеблю воздуха к корням и корневищам. Этот транспорт осуществляется по воздухоносным ходам разного происхождения или по специализированной ткани аэренхиме.

Рассмотрим строение стебля ситника развесистого (рис. 83).

Ситник развесистый (ситниковые) – короткокорневищный травянистый многолетник с прямостоячими безлистными стеблями. Населяет травянистые болота, болотистые луга, берега водоемов, мочажины и каналы Европы, Малой Азии и Западной Сибири.

Стебель цилиндрический мелкобороздчатый. Он покрыт кутикулой и однослойной эпидермой. Эпидермальные клетки имеют утолщенные наружные стенки. Под эпидермой находится хлоренхима, нечетко отграниченная от глубже расположенной паренхимы. Центральная часть стебля заполнена аэренхимой, состоящей из многолучевых звездчатых клеток, соединенных друг с другом отростками в сложную трехмерную сеть. Проводящая система стебля представлена закрытыми коллатеральными пучками, которые располагаются двумя кругами по периферии стебля в зоне паренхимы. Каждый пучок снабжен склеренхимной обкладкой. Стебель армирован продольными субэпидермальными тяжами склеренхимы, располагающимися напротив пучков и соединяющимися со склеренхимными обкладками пучков наружного круга. Между пучками наружного круга развиваются крупные рексигенные воздухоносные ходы.

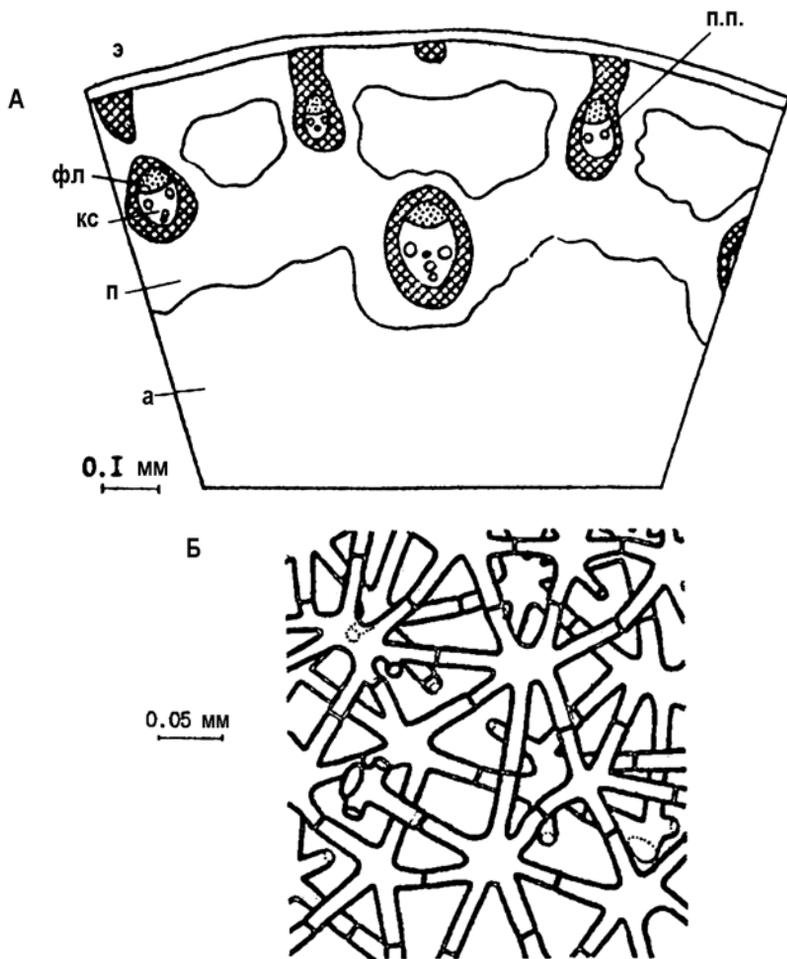


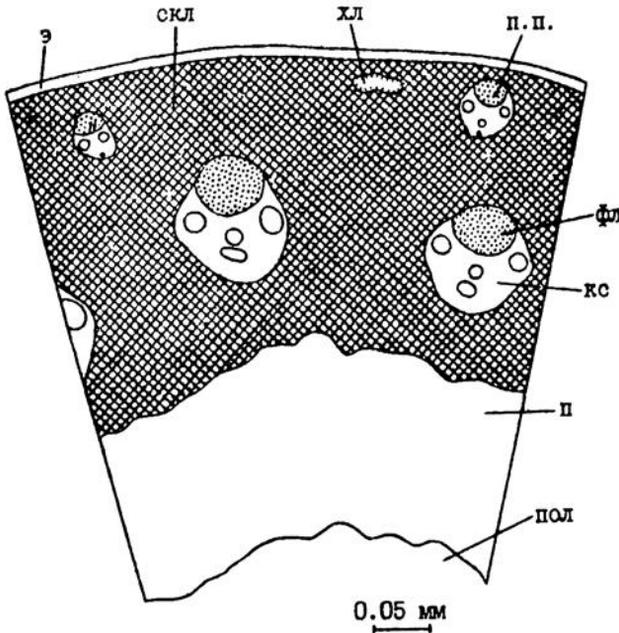
Рис. 83. Строение стебля ситника развесистого.

А – схема поперечного среза; Б – участок аэренхимы. а – аэренхима, в.п. – воздухоносная полость, кс – ксилема, п – основная паренхима, п.п. – проводящий пучок, скл – склеренхима, фл – флоэма, хл – хлоренхима, э – эпидерма

Сравним строение корневища и надземного побега пырея ползучего (рис. 84, 85).

Пырей ползучий (злаки) – длиннокорневищный мезофильный злак, распространенный по лугам, залежам, сорным местам внетропической Евразии и Северной Америки.

Надземный стебель в поперечном сечении округлый, атактостелический, покрытый тонкой кутикулой и одревесневающей однослойной эпидермой из толстостенных клеток. Под эпидермой располагается сплошное кольцо многослойной склеренхимы, клетки которой имеют очень толстые одревесневающие стенки. Местами под эпидермой развиты отдельные участки хлоренхимы разного размера. В склеренхиме двумя кольцами располагаются проводящие пучки обычного злакового типа. Внутри от склеренхимы находится неодревесневающая паренхима, разрушающаяся в центре стебля с образованием обширной полости (рис. 84).



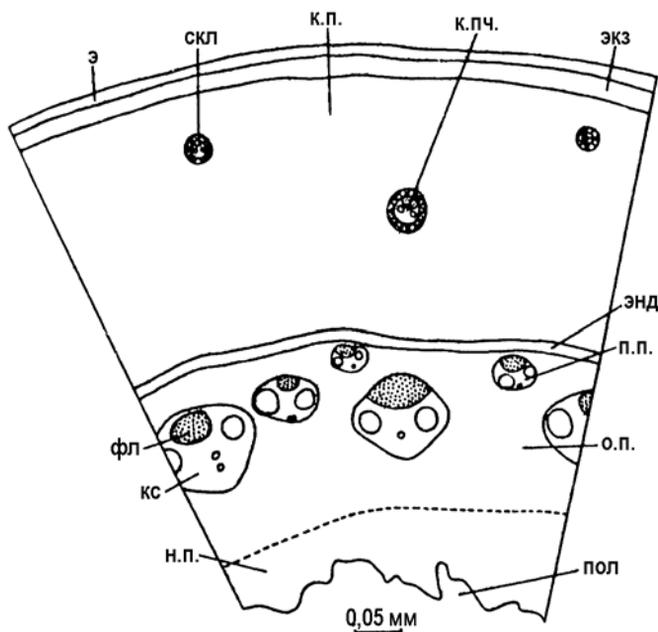
**Рис. 84.** Схема поперечного среза надземного стебля пырея ползучего.

кс – ксилема, п – неодревесневшая паренхима, пол – сердцевинная полость, п.п. – проводящий пучок; скл – склеренхима, фл – флоэма, хл – хлоренхима, э – эпидерма

Корневище в поперечном сечении округлое, атактостелическое, но в отличие от надземного стебля дифференцировано на кору и центральный цилиндр. Кутикула, покрывающая корневище, тонкая. Эпидерма однослойная, ее клетки имеют равномерно утолщенные

лигнифицированные стенки. Под эпидермой располагается двух- или трехслойная экзодерма из толстостенных одревесневших клеток. Глубже находится широкая зона тонкостенных не одревесневших клеток паренхимы коры. По этой зоне в коре проходят мелкие коллатеральные пучки листовых следов, каждый из которых снабжен склеренхимной обкладкой. Внутренний слой коры представлен эндодермой. Она состоит из крупных клеток, имеющих утолщенные и одревесневшие радиальные и внутреннюю тангентальную стенки.

На периферии центрального цилиндра, изнутри примыкая к эндодерме, находится одревесневшая склеренхима. В ней двумя нечеткими кольцами располагаются проводящие пучки злакового типа. Внутрь склеренхима резко или постепенно переходит в недревесневающую паренхиму, тонкостенные клетки которой в центральной части корневища разрушаются, оставляя полость (рис. 85).



**Рис. 85.** Схема поперечного среза корневища пырея ползучего.

кс – ксилема, к.п. – паренхима коры, к.п.ч. – пучок коры, н.п. – недревесневающая паренхима центрального цилиндра, о.п. – одревесневшая паренхима центрального цилиндра, пол – сердцевинная полость, п.п. – проводящий пучок, скл – склеренхима, фл – флоэма, э – эпидерма, экз – экзодерма, энд – эндодерма

### 5.3. Строение стебля в связи с особыми функциями

У всех цветковых растений стебли выполняют наряду с основными, типичными функциями опоры и проведения веществ такие и ряд других, дополнительных функций. Обычно осуществление таких функций очень слабо отражается в строении стебля. У некоторых же видов значение той или иной дополнительной функции резко возрастает и она переходит в разряд главных функций стебля. Возможно также и приобретение стеблем новой функции, ранее не присущей ему даже в качестве дополнительной. Во всех этих случаях структура стебля претерпевает определенные преобразования.

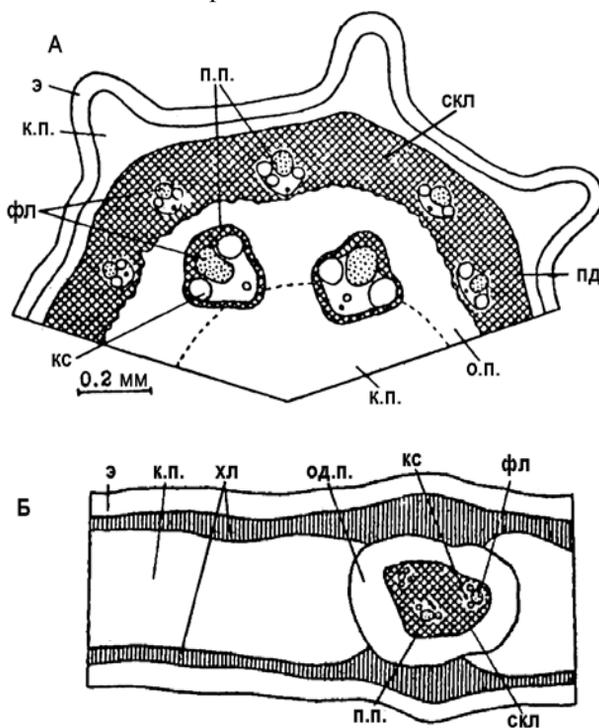
Особенности строения стеблей, выполняющих какие-либо особые функции, существенно зависят от того, как эти функции сочетаются с основными функциями стебля. Если типичные и особые функции стебля могут сочетаться, то происходит расширение функций стебля и некоторое, как правило, небольшое изменение его структуры при сохранении мономорфности побегов в пределах растения. Если же специальная функция по каким бы то ни было причинам несовместима с типичными функциями стебля, то происходит дифференциация побеговой системы таким образом, что часть побегов сохраняет прежнюю специализацию, а часть – преобразуется в соответствии с новой специализацией. У последних, следовательно, происходит смена функций. Необходимость дифференциации побегов вызвана тем, что для растения принципиально невозможно полностью отказаться от функций опоры и проведения веществ, присущих в типе стеблю покрытосеменных.

Стебли любого цветкового растения на определенных этапах своего развития способны к фотосинтезу благодаря наличию хлоропластов в клетках паренхимы коры. У подавляющего большинства видов покрытосеменных фотосинтез не имеет большого значения для жизни растения и крайне слабо отражается на их анатомии. Но у некоторых ксерофитов именно стебли становятся основными, а у ряда видов и единственными органами фотосинтеза. Соответственно этому функция фотосинтеза из состояния дополнительной переходит в состояние главной функции, что сопровождается более или менее глубокой перестройкой анатомии и морфологии стебля.

У стеблей, специализированных к функции фотосинтеза, развиваются многие анатомические черты, напоминающие строение листьев, в особенности мезофилла у сходных по экологии растений, у которых

основными органами фотосинтеза остались листья. Наиболее полное сходство в анатомии между листьями и специализированными стеблями наблюдается тогда, когда фотосинтез становится единственной главной функцией стебля, а функции опоры и проведения веществ утрачивают значение. Такие высокоспециализированные стебли нередко утрачивают листья и сами уподобляются листьям морфологически и анатомически. Они получили название филлокладиев.

Сравним строение стебля скелетного побега и филлокладия у аспарагуса густоцветкового (рис. 86). Аспарагус густоцветковый – кустовидное растение с многолетними плетистыми побегами, несущими мелкие чешуевидные жесткие листья, в пазухе которых развиваются по 1–4 плоских линейных филлокладия.



**Рис. 86.** Схемы поперечных срезов стебля скелетного побега (А) и филлокладия (В) аспарагуса густоцветкового. кс – ксилема, к.п. – паренхима коры, н.п. – неодревесневшая паренхима, пд – перидерма, о.п. – одревесневшая паренхима, од.п. – одревесневшая паренхима филлокладия, п.п. – проводящий пучок, скл – склеренхима, фл – флоэма, хл – хлоренхима, э – эпидерма

Стебель скелетного побега покрыт тонкой кутикулой и толстой однослойной эпидермой, клетки которой имеют утолщенные внешние стенки. Кора выполнена хлоренхимой из округлых в поперечном сечении клеток. Центральный цилиндр четко отделен от коры вследствие развития на его периферии кольца склеренхимы из одревесневающих толстостенных клеток (аналог перицикла двудольных растений). Среди склеренхимы кольцом располагаются мелкие закрытые коллатеральные проводящие пучки. Пучки такого же строения, но значительно более крупные, составляют внутреннее кольцо проводящих пучков под кольцом склеренхимы. Вокруг каждого из этих пучков развивается склеренхимная обкладка, клетки которой имеют тонкие одревесневшие стенки и мало отличаются от клеток межпучковой ткани. Все пространство между пучками внутреннего круга выполнено однотипными изодиаметрическими клетками с тонкими стенками. Периферические клетки этой ткани одревесневают, причем к центру стебля степень лигнификации постепенно уменьшается, так что сердцевина сложена полностью неодревесневшими клетками.

Филлокладий также покрыт тонкой кутикулой и толстой однослойной эпидермой. Эпидермальные клетки имеют толстые внешние стенки и тонкие внутренние и радиальные. В плане они имеют форму прямоугольников, сильно вытянутых вдоль филлокладия. Устьица располагаются полосой по «средней жилке» филлокладия на обеих его сторонах. Устьичные аппараты аномоцитные.

С обеих сторон филлокладия под эпидермой располагается непрерывный слой палисадной хлоренхимы из мелких коротких, почти квадратных на поперечном срезе клеток с многочисленными крупными хлоропластами. По бокам от центрального цилиндра, между слоями палисадной хлоренхимы, находится рыхлая ткань из крупных клеток, сильно вытянутых перпендикулярно центральному цилиндру и содержащих малочисленные очень мелкие хлоропласты. Вероятно, эти клетки выполняют главным образом функцию передачи веществ между хлоренхимой и проводящими тканями центрального цилиндра.

Проводящая система филлокладия представлена только закрытыми коллатеральными пучками, которые в числе 2–3 погружены в массив из одревесневшей склеренхимы из толстостенных клеток. Этот массив со всех сторон окружен несколькими слоями одревесневающих, но тонкостенных клеток, которые возможно сопоставлять с перициклом.

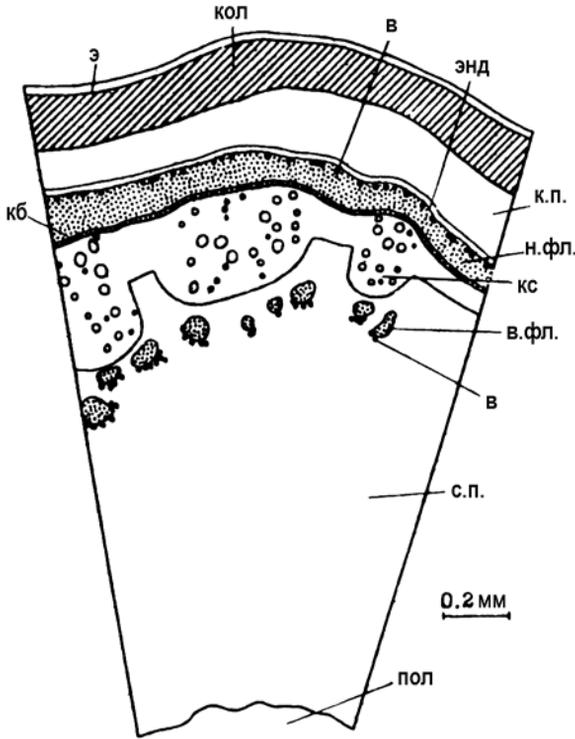
У всех цветковых растений стебли в той или иной степени способны запасать воду и ассимиляты в паренхимных тканях, но у некоторых таксонов эти функции становятся главными функциями стебля.

Запасание ассимилятов сопряжено с сильной паренхиматизацией стебля, так как именно в амилопластах паренхимных клеток откладывается крахмал, у подавляющего большинства видов служащий запасным веществом. Однако крахмал непосредственно не может поступать от ассимилирующих органов в запасящую паренхиму стебля, поскольку по растению возможен транспорт только растворенных в воде низкомолекулярных ди- и моносахаров. Именно в этой форме углеводы и попадают в амилопласты клеток стеблевой паренхимы, где из них уже синтезируется крахмал. Синтез крахмала сопровождается выделением воды, эвакуируемой из запасящей ткани. При мобилизации запасенного крахмала он гидролизуется до соответствующих ди- и моносахаридов. Таким образом, иммобилизация и мобилизация сопряжены с интенсивным латеральным переносом воды между проводящими элементами ксилемы и запасящим тканями. По этой причине водопроводящие элементы в специализированных запасящих стеблях имеют «примитивное строение»: крупные участки неодревесневающей стенки, легкопроницаемые для воды.

Сравним строение стебля надземного побега и клубня у картофеля (рис. 87, 88). Картофель – травянистое растение с прямостоячими надземными побегами и подземными клубнями.

Надземный стебель покрыт однослойной эпидермой. К последней изнутри примыкает многослойная зона уголковой или рыхлой колленхимы. Под колленхимой располагается паренхима коры из округлых рыхло расположенных клеток. Внутренний слой ткани коры представлен крахмалоносным влагалищем, клетки которого располагаются плотно. Внутри от крахмалоносного влагалища находится прерывистый слой волокон, имеющих утолщенные, слабоодревесневшие стенки. Биколлатеральные проводящие пучки располагаются одним кольцом и сильно варьируют по ширине. Кольцевой камбий откладывает наружную флоэму по всему кольцу, а ксилему только в пучках. В результате в стеблях возникает сплошное кольцо наружной флоэмы, тогда как ксилема сохраняет расположение пучками. Между ксилемными участками соседних пучков камбий откладывает внутрь непроводящую ткань из одревесневающих тонкостенных клеток. Внутренняя

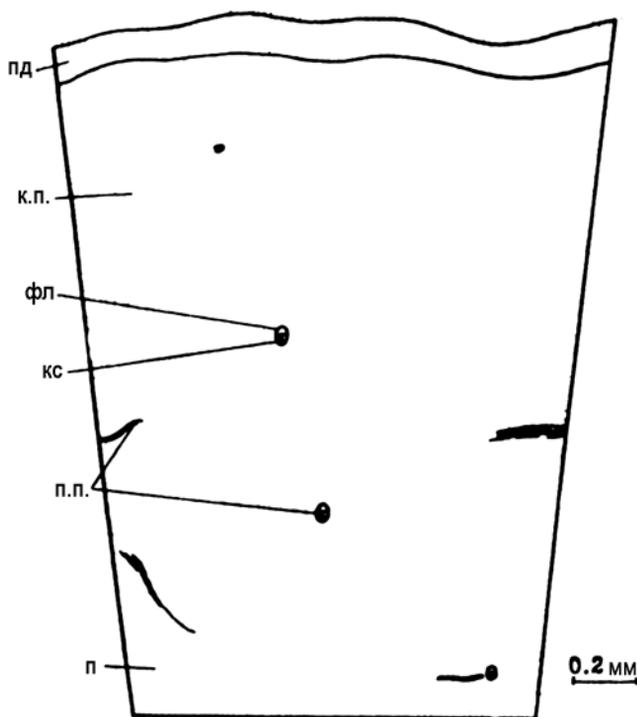
флоэма «островками» располагается против участков ксилемы и отделена от последней паренхимой. По внутреннему краю «островков» внутренней флоэмы формируются такие же волокна, как и под крахмалоносным влагалищем. Сердцевинная паренхима в центре стебля разрушается, в результате чего образуется центральная полость (рис. 87).



**Рис. 87.** Схема поперечного среза стебля надземного побега картофеля.  
 в – волокно, в.фл. – внутренняя флоэма, кб – камбий, кол – колленхима, кс – ксилема,  
 к.п. – паренхима коры, н.фл. – наружная флоэма, пол – полость, с.п. – сердцевинная  
 паренхима, э – эпидерма, энд – эндодерма

Клубень покрыт тонкой перидермой и выполнен однородной паренхимой из изодиаметрических тонкостенных клеток, содержащих многочисленные крупные амилопласты, заполненные крахмалом. Граница между корой и центральным цилиндром не выражена. Проводящая система представлена мелкими закрытыми пучками, содержа-

щими по 1–2 сосуда и 1–3 ситовидных трубки. Пучки ветвятся и анастомозируют друг с другом, составляя трехмерную сеть проводящих тканей на периферии клубня, которая отмечает примерное положение границы между корой и центральным цилиндром (рис. 88).



**Рис. 88.** Схема поперечного среза клубня картофеля.  
 кс – ксилема, к.п. – паренхима коры, п – основная паренхима, пд – перидерма,  
 п.п. – проводящий пучок; фл – флоэма

Специализация стебля к запасанию воды также сопряжена с развитием в нем большого количества непроводящей ткани, сохраняющей воду. У высших растений вода накапливается и хранится в симпласте, то есть в живых клетках, удерживающих воду благодаря развивающейся в них высокой сосущей силе. Последняя создается разными способами, соответственно чему строение водозапасающей ткани сильно различается у разных видов.

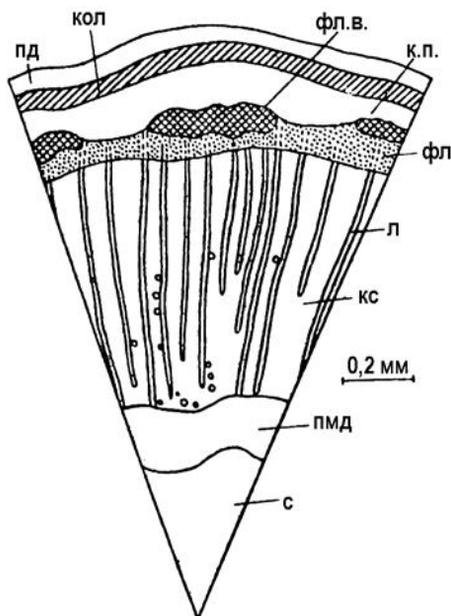
У стеблевых суккулентов вода в клетках водозапасающей ткани сохраняется благодаря высокой сосущей силе клеточного сока, обеспечиваемой растворенными в нем низкомолекулярными веществами. Клетки водоносной ткани крупные, изодиаметрические, сильно вакуолизированные, с тонкими неодревесневающими стенками. Во многих клетках водоносной паренхимы накапливаются большие количества гидрофильных слизей, также способствующих удержанию клетками воды. Накопление воды в тканях стебля сочетается у стеблевых суккулентов с ее экономным расходом на жизненные процессы. Поэтому интенсивность продольного транспорта по стеблям этих растений относительно низка. Напротив, латеральный перенос воды между проводящими и запасающими клетками значительно более интенсивен, чем в стеблях несуккулентных таксонов. Соответственно ксилема в суккулентных стеблях часто довольно скудная или содержащая крайне немного проводящих элементов, а составляющие ее проводящие элементы имеют «примитивное» строение: кольцевые или спиральные утолщения стенок трахеальных элементов, крупные лестничные поры, обеспечивающие интенсивный латеральный транспорт воды.

У некоторых ксерофитов высокая сосущая сила клеток стебля достигается преимущественно за счет упругой деформации клеточных стенок (точно так же, как это происходит в склероморфных листьях). Характерной особенностью таких видов является сильная склерификация ксилемы или всего центрального цилиндра. При этом их стебли приобретают большое сходство со стеблями ксероморфных видов, у которых склерификация стеблей обусловлена высоким натяжением водных нитей в трахеальных элементах. По-видимому, этим объясняется тот факт, что сильную склерификацию тканей стебля у ксерофитов до сих пор рассматривали только как приспособление к высокому натяжению водных нитей в трахеальных элементах, а не как структурную адаптацию к запасанию воды к стебле.

У ряда видов стебли части побегов преобразуются в защитные образования – колючки. В случаях далеко зашедшей специализации такие стебли никогда не несут листья и полностью утрачивают метамерное строение.

Рассмотрим строение двухлетней колючки боярышника (рис. 89).

Боярышник (розоцветные) – листопадное деревцо или кустарник разреженных лесов и кустарниковых зарослей тепломерных зон Евразии, нередко встречающееся в культуре.



**Рис. 89.** Схема поперечного среза колючки боярышника.  
 кол – колленхима, кс – ксилема, к.п. – паренхима коры, л – луч, пд – перидерма,  
 пмд – перимедуллярная зона, с – сердцевина, фл – флоэма, фл.в. – флоэмные волокна

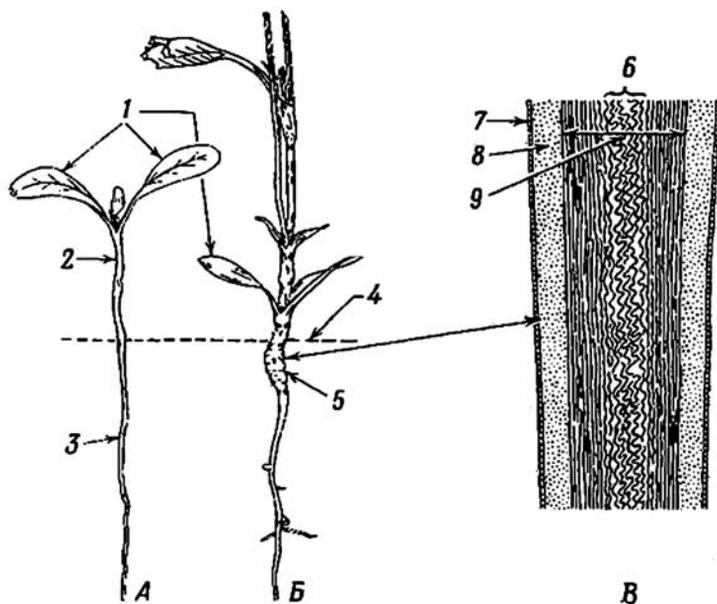
Двухлетняя колючка покрыта перидермой, под которой сохраняется кора. Ее наружная зона представлена 2–3 слоями пластинчатой колленхимы, а внутренняя – паренхимой коры, частично отмершей и облитерированной. Под корой располагается тонкий слой флоэмы, также частично отмершей и облитерированной. Местами флоэма и паренхима коры разделены группами толстостенных волокон. Камбий функционирует один сезон и в двухлетней колючке уже не виден. Ксилема почти нацело состоит из толстостенных одревесневших волокон либриформа; сосуды и тяжи продольной паренхимы крайне малочисленны. Многочисленные однорядные лучи в ксилеме сложены толстостенными одревесневающими клетками. Во флоэме лучи незаметны вследствие облитерации ткани. Сердцевина состоит из изодиаметрических клеток с одревесневшими пористыми стенками. Более мелкие и более толстостенные клетки сердцевины, примыкающие к ксилеме, составляют широкую перимедуллярную зону.

## Глава 6. ФУНКЦИОНАЛЬНАЯ АНАТОМИЯ КОРНЯ

### 6.1. Корень как орган, выполняющий функцию закрепления растения

Одна из основных функций корня – закрепление (заякоривание) растения в почве. Среди анатомических признаков корней, выполняющих в основном опорную функцию, указывают на развитие склеренхимы в старых корнях, что приводит к образованию крепкого и устойчивого закрепляющего органа. Однако функция закрепления растения в почве зависит, главным образом, от развития корневой системы. Мочковатая корневая система, в отличие от стержневой, обычно проникает в почву менее глубоко, но ее корни более плотно переплетают поверхностные слои почвы. Необходимо отметить, что корневые волоски также играют определенную роль в «обволакивании» почвы; они особенно эффективны у молодых растений.

Важной стороной закрепления растения в почве является сокращение корней, благодаря которому верхушка побега оказывается расположенной вблизи поверхности почвы или даже ниже ее уровня, что защищает почки возобновления в неблагоприятные периоды жизни растения и способствует развитию придаточных корней. У луковичных однодольных наблюдается сокращение корней, благодаря чему луковица втягивается глубоко в почву. Сокращение можно наблюдать в главных, боковых, а также придаточных корнях. Установлено, что корни могут укорачиваться на 10–70% от их первоначальной длины. При этом у некоторых растений этот период составляет от 1 до 5 месяцев, а у одуванчика и женьшеня сокращение корней может длиться годами. Контрактильные корни или их части имеют специфические анатомические особенности: слабое одревеснение, большое количество паренхимы; при этом они часто утолщаются. Механизм этого процесса значительно варьируется у разных растений. Так у люцерны и донника при укорачивании корней наблюдается растяжение паренхимных клеток в радиальном направлении (и сжатием в продольном), а клетки одревесневших тканей, особенно центральной части ксилемы, приобретают волнистые очертания (рис. 90).



**Рис. 90.** Сокращение корня у проростков люцерны. А. Семядоли у молодого проростка расположены высоко над поверхностью почвы. Б. В более старом растении семядоли подтянуты к поверхности почвы за счет сокращения гипокотиль и верхней части корня.

Сократившаяся часть оси гипокотиль – корень заметно утолщена.

В. Схематическое изображение продольного среза корня, на котором четко различимы разные его зоны. Центральная часть ксилемы (состоящая из первичной и отчасти вторичной ксилемы) после сокращения корня становится волнистой. 1 – семядоли; 2 – гипокотиль; 3 – корень; 4 – поверхность почвы; 5 – сократившаяся часть оси гипокотиль – корень; 6 – центральная часть ксилемы, ставшая волнистой;

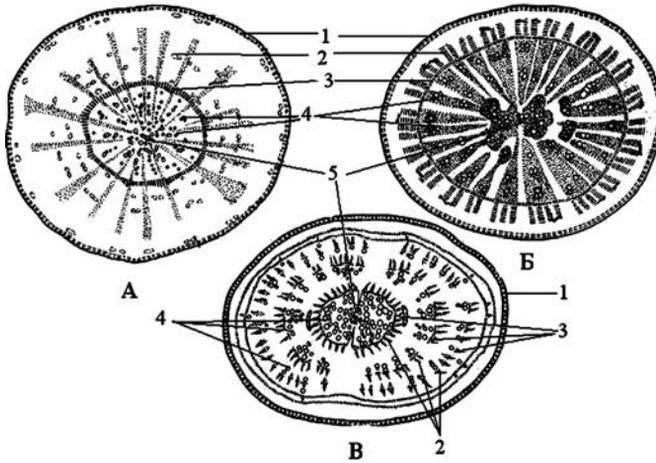
7 – перидерма; 8 – флоэма; 9 – ксилема

## 6.2. Запасяющие корни

Корни, имеющие типичное строение, могут служить важными запасяющими органами растения. У некоторых растений запасяющая функция может превалировать над другими благодаря особенностям их развития. Крахмалом богаты корни батата; сахарами – свекла, морковь; инулином – георгины, девясил высокий и др. У орхидных корни содержат большое количество слизи.

В корнях, имеющих первичное строение, питательные вещества, особенно крахмал, откладываются в первичной коре, которая часто

очень развита. В корнях с ограниченным вторичным ростом кора может сохраняться как запасаящая ткань. У некоторых орхидных мясистые корни состоят главным образом из паренхимы. Во вторичных тканях корня крахмал накапливается в тех же типах клеток, что и в стебле, т. е. в различных паренхимных и некоторых склеренхимных клетках ксилемы и флоэмы. Вообще же для корня, если сравнивать его строение со структурой стебля, характерно большее количество паренхимы.



**Рис. 91.** Поперечные срезы корнеплодов: А – морковь; Б – редька; В – свекла. 1 – перидерма, 2 – вторичная флоэма, 3 – камбий, 4 – вторичная ксилема, 5 – первичная ксилема

Среди запасяющих корней наиболее известны корнеплоды и корневые шишки. Корневые шишки представляют собой сильно утолщенные придаточные корни (георгин, чистяк, любка). В образовании *корнеплода* принимают участие основания главного корня и главного побега. У моркови корнеплод, за исключением самой верхней части, составлен корнем, а у репы корень образует только самую нижнюю его часть.

Для корнеплодов характерно мощное развитие сочной, тонкостенной, неодревесневающей паренхимы во вторичных тканях. В древесине сосуды обычно имеются в виде разбросанных групп, окруженных немногочисленными клетками с одревесневающими стенками. Одревеснение происходит в малой мере и сравнительно поздно. Механические элементы – древесные и лубяные волокна – немногочисленны или вовсе отсутствуют, стенки их мало утолщаются и слабо древеснеют.

У некоторых растений (редьки, репы) камбий откладывает преимущественно древесину, у других (моркови, петрушки) – луб; у некоторых растений камбий производит и луб, и древесину большой мощности (рис. 91).

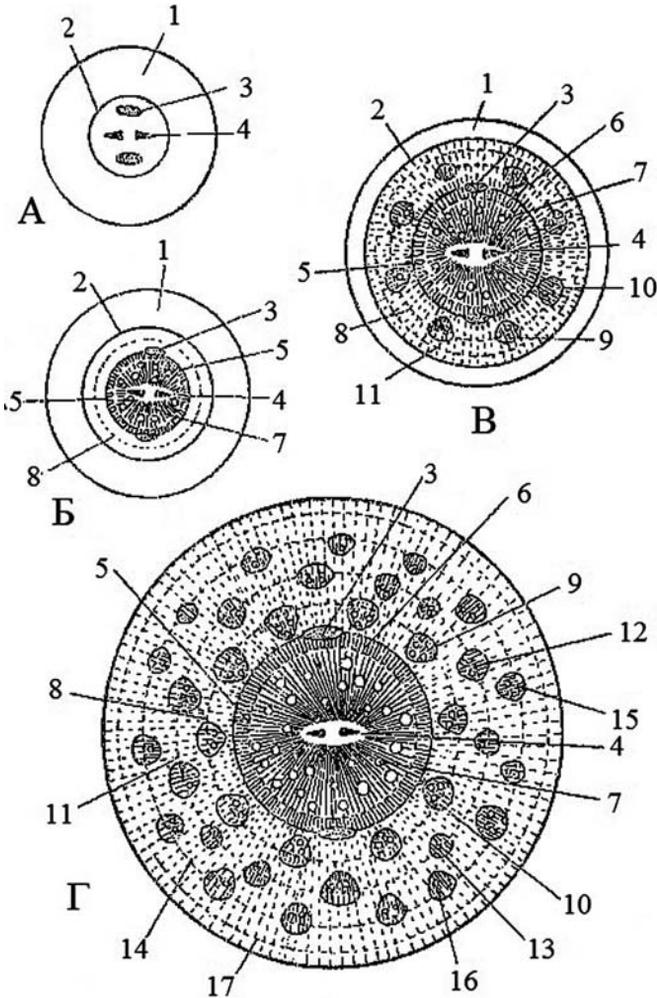
В мясистых корнях некоторых растений функционирует не один, а несколько камбиев, расположенных один за другим. При первичном строении корень свеклы имеет осевой цилиндр с диархным радиальным пучком, со сплошным перициклом (рис. 92). Примерно на десятый день жизни проростка начинается образование первого нормального камбия, производящего луб и древесину. Вскоре после первого камбиального слоя в корне возникают один за другим несколько новых камбиев.

Все это относится к приросту первого года у растений, обычно живущих и функционирующих в течение двух лет. Если в первый год корнеплоды накапливают запасные вещества, то в следующем они расходуются на формирование генеративного побега. В приросте древесины, образующейся в корне моркови во второй год, имеются сосуды с сильно одревесневающими стенками и хорошо развитые волокна.

**Воздушные корни** многих тропических растений – эпифитов (греч. *эпи* – сверх; *фитон* – растение) семейств орхидных, бромелиевых и ароидных имеют характерную поглощающую ткань – *веламен* (от лат. *velum* – перегородка, завеса). Клетки веламена отмирают и поэтому всасывают влагу не осмотическим путем, а капиллярным. Как и ризодерма, веламен образуется из протодермы, клетки которой делятся периклинально (параллельно поверхности); в результате чего образуется многослойная ткань из 2–18 слоев клеток; толщина его может превышать половину радиуса корня. Лишь в немногих случаях (например, у видов ванили) протодерма, дифференцируясь в веламен, остается однослойной (происходят только антиклинальные деления).

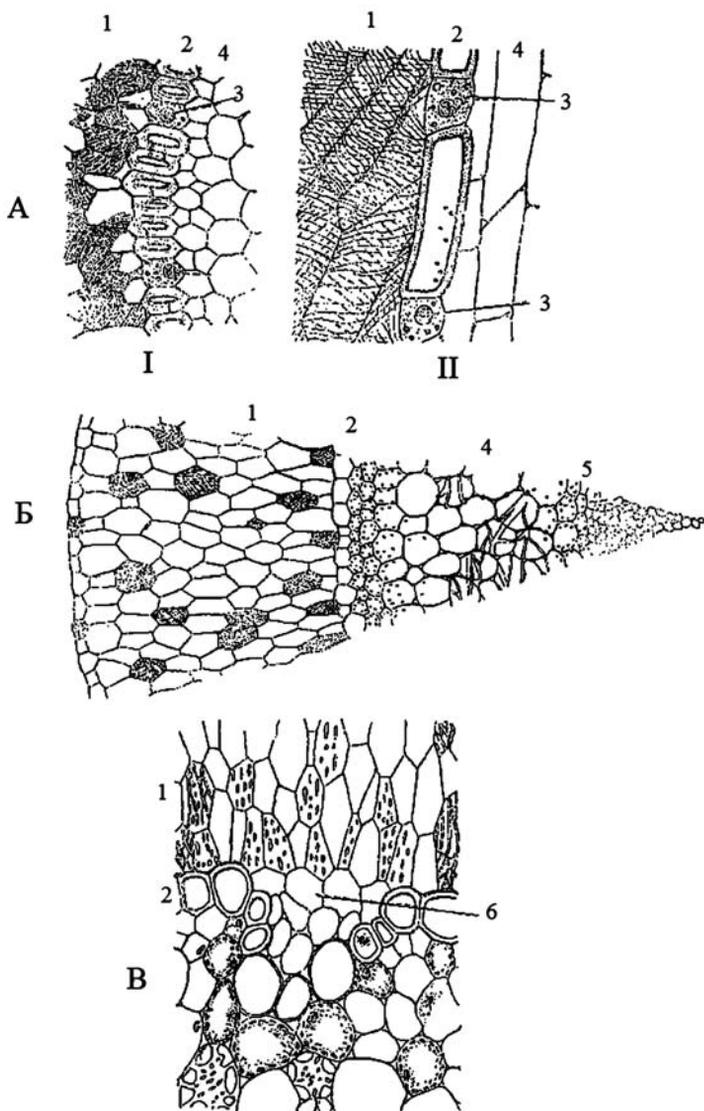
Клетки веламена (рис. 93) чаще многогранны и почти изодиаметричны, реже несколько вытянуты в направлении радиуса или же оси корня. Оболочки остаются равномерно тонкими, или одревесневают и утолщаются с образованием широких щелевидных пор, или образуют внутренние одревесневающие спиральные или сетчатые утолщения, придающие им жесткость. Ленты или валики утолщений в со-

седних клетках примыкают друг к другу и образуют единую систему. Более тонкие участки, замыкающие пленки пор, часто имеют перфорации; последние образуются обычно и в наружных оболочках периферического слоя веламена.



**Рис. 92.** Схема развития вторичных образований в корне свеклы, на поперечных срезах.

А – первичное строение; Б – Г – стадии развития корнеплода. 1 – первичная кора, 2 – эндодерма, 3 – первичная флоэма, 4 – первичная ксилема, 5 – камбий, 6, 9 – луб, 7, 10 – древесина; 8 – первый дополнительный камбий, 11, 14, 17 – дополнительный камбий, 12, 13, 15, 16 – проводящие пучки



**Рис. 93.** Строение воздушных корней эпифитных орхидей. А – пограничная область первичной коры и веламена, дендробиум нобиле: I – поперечный и II – продольно-радиальный разрез: 1 – веламен, 2 – экзодерма, 3 – пропускные клетки, 4 – паренхима коры. Б – сектор поперечного разреза корня стангопей глазастой, 5 – эндодерма. В – часть поперечного разреза корня каттлеи с пневматодами (6)

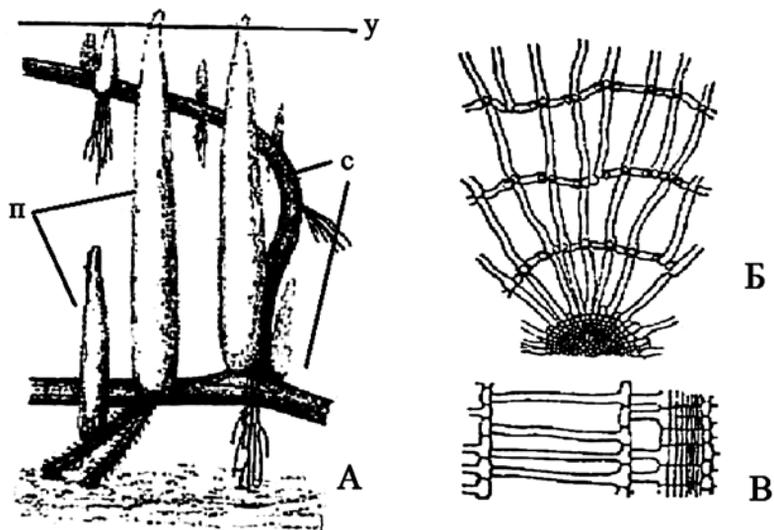
Веламен, подобно губке или фильтровальной бумаге, энергично всасывает дождевую воду и росу; после этого белая или сероватая поверхность корня «представляется» зеленой, так как сквозь веламен просвечивает зеленая кора. Веламен способен удерживать от 40 до 80% воды относительно веса корня, при клетках веламена, лишенных воды.

Наружный слой первичной коры – экзодерма, состоит из мертвых клеток с опробковевшими оболочками, за исключением живых пропускных клеток. Через эти клетки вода попадает во внутреннюю часть первичной коры – мезодерму, состоящую из нескольких слоев живых тонкостенных паренхимных клеток с хлоропластами. Эндодерма имеет более или менее типичное строение и содержит пропускные клетки, расположенные против ксилемных групп стели. Пропускные клетки образуют полосы из одного или нескольких рядов клеток. Некоторые клетки мезодермы, примыкающие к эндодерме, имеют утолщенные стенки.

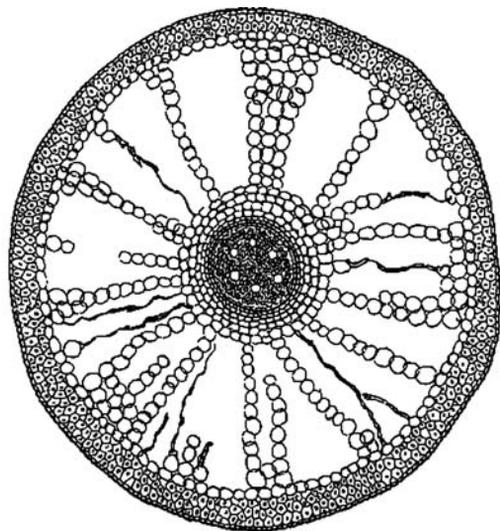
В центральном цилиндре обычно расположен перицикл из одного слоя клеток и несколько групп ксилемы и флоэмы с большим объемом паренхимных клеток.

**Дыхательные корни – пневматофоры** (от греч. *пневма* – дыхание, *форос* – несущий) снабжают подземные органы кислородом у растений (соннератия, авиценния, некоторые виды пальм, болотный кипарис, жюссея корневая, рис. 94), обитающих на заболоченных почвах и в приливно-отливной полосе морских побережий. Они формируются на корнях и корневищах и обладают отрицательным геотропизмом, поднимаясь над водой или почвой. Снаружи пневматофоры покрыты перидермой с многочисленными чечевичками. Внутри них хорошо развитая система воздухоносных межклетников. Аэренхима может составлять до 70% объема корней, что может обуславливать белый цвет пневматофор.

Следует отметить, что в первичной коре у многих растений (у пальм, злаков, осоковых и других) образуются крупные межклетные воздухоносные каналы; их можно видеть, например, в корнях риса (рис. 95). Особенно ярко это проявляется у сортов, культивируемых на площадях, заливаемых водой (чеках). Межклетники возникают близ кончика корня схизогенно – путем расщепления клеточных стенок и имеют вид узких каналов. По мере дифференциации клеток первичной коры они расширяются в силу отмирания клеток, примыкающих к межклетникам; при этом нередко два или несколько межклетников сливаются. Мощность воздухоносной системы находится в обратной зависимости от аэрации субстрата.



*Рис. 94.* Дыхательные корни жюссиеи корневой, покрытые аэренхимой (А) (п – пневматофор, с – стебель; у – уровень воды). Б – поперечный, В – продольный разрез через корень (видны большие воздухоносные полости и проводящий пучок)



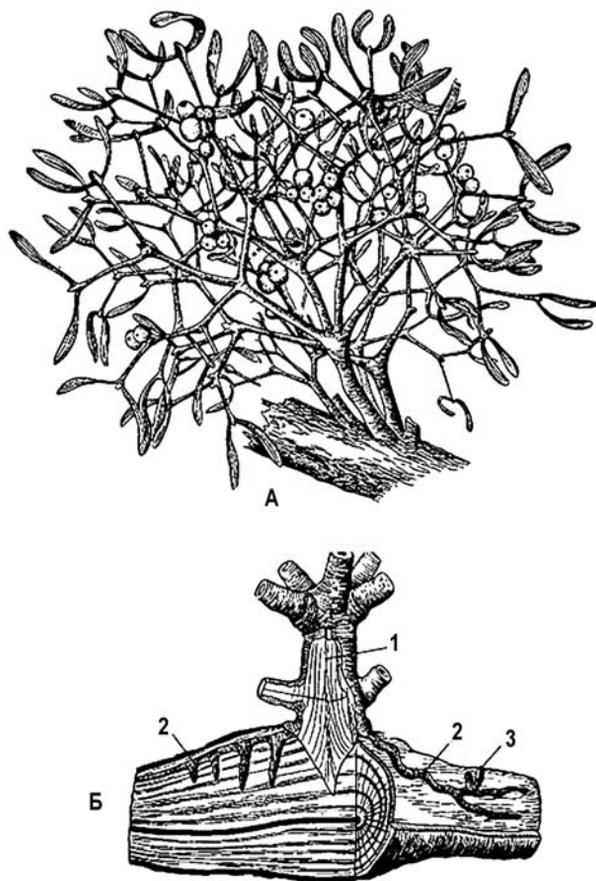
*Рис. 95.* Поперечный разрез взрослого корня риса с крупными воздухоносными межклетниками в области первичной коры

Фитопаразиты – растения, полностью или частично живущие за счет фотосинтезирующих растений, которых они используют в качестве источника воды и пищи, а иногда и среды обитания. Паразитизм у высших растений развит в разной степени. Полупаразиты имеют зеленую окраску (у них остается способность к фотосинтезу) и только часть питательных веществ получают из тела другого растения (растения-хозяина). Многие полупаразиты (погремки, марьянники и др.) обладают корневой системой с дополнительными аппаратами – гаусториями (присосками), благодаря которым питательные вещества поступают в их тело из корней растения-хозяина. Паразиты (заразиха, петров крест и др.) в отличие от полупаразитов – бесхлорофильные организмы, полностью зависимые от растения-хозяина. Эти травянистые бесхлорофильные растения паразитируют на представителях нескольких десятков семейств, прежде всего сложноцветных, бобовых, зонтичных, губоцветных, маревых и др.

*Гаустории* (от лат. *gaustar* – пьющий, глотающий) – присоски, с помощью которых растения-паразиты извлекают необходимые им вещества из растения-хозяина.

Корни полупаразита могут быть даже лишены корневых волосков. На их боковых корнях, входящих в соприкосновение с корнями других растений, образуются вздутия в виде подушечек, которые прилегают к корню хозяина и проникают вглубь него. В центральной части подушечки дифференцируется несколько примыкающих друг к другу продольных рядов клеток со спирально утолщенными стенками, которые функционируют как проводящий пучок. Эта группа клеток передает вещества из корня растения-хозяина в ксилемные тяжи корня полупаразита.

У омелы, паразитирующей на яблонях, тополях и других растениях (рис. 96), видоизменяется вся корневая система. При прорастании из семени сразу образуется гаустория (присоска), врастающая в кору ветви дерева до древесины. Она образует боковые ответвления, тянущиеся между лубом и древесиной; от этих ответвлений отходят конусовидные вторичные присоски, проникающие в молодой прирост древесины ветви. В дальнейшем гаустория окружается древесиной по мере ее нарастания. По истечении нескольких лет присоска оказывается как бы внедрившейся в древесину на глубину нескольких годовичных колец.



**Рис. 96.** Полупаразитное растение омела. А – отдельный куст с плодами на ветке дерева-хозяина; Б – нижняя часть стебля омелы (1) с корнями (2) в теле хозяина и придаточными почками (3), из которых вырастают новые побеги омелы

Повилики паразитируют на разных видах растений: представители некоторых семейств цветковых (коноплевых, пасленовых, крапивных и др.), хвощах, папоротниках и голосеменных растениях. Семена повилик более крупные, чем заразиховых; наличие эндосперма обеспечивают формирование крупного проростка. После набухания семян повилики на влажной почве появляется зародышевый корешок с утолщенным концом с бесцветными волосками. Он врастает в почву и на-

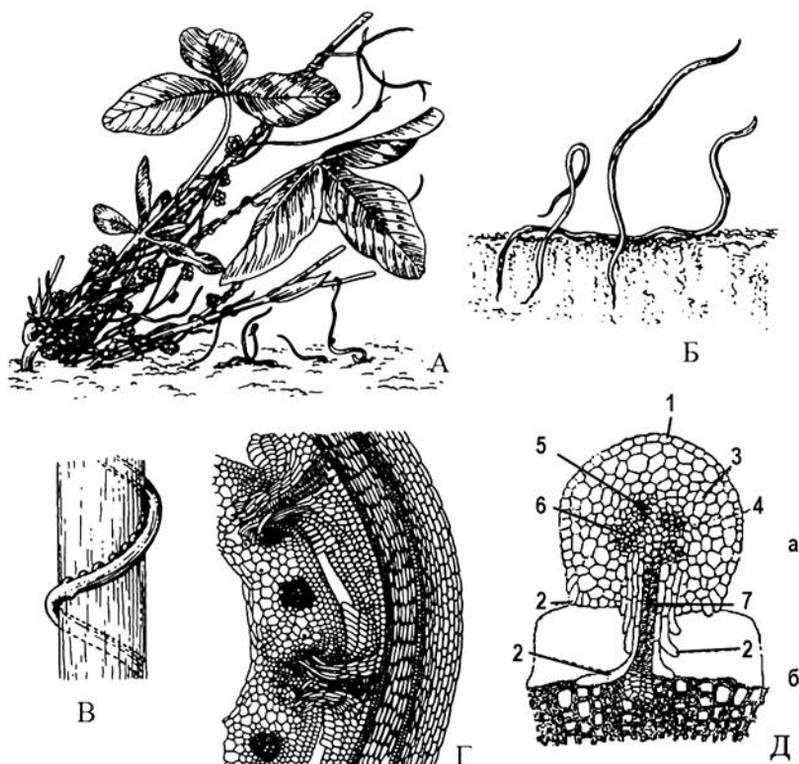
чинает поглощать воду, и проросток поднимается вертикально вверх. Медленно вращаясь по часовой, стрелке проросток «ищет» растение-хозяина (в литературе есть указание, что он может даже «переползать» на небольшое расстояние). Проросток обычно сильно вытягивается; его длина может превышать 30 см. Обнаружив растение-хозяина, паразит закручивается вокруг его стебля и образует гаустории (рис. 97). Базальная часть проростка при этом обычно быстро отмирает. Гаустории повилики – результат радиального разрастания клеток первичной коры стебля паразита и не имеют апикальных меристем. Они внедряются между клетками покровной ткани растения-хозяина, между которыми к этому времени возникают межклетники. Ослабление связи между клетками происходит благодаря выделениям гаусториями гидролитических ферментов. Далее в гаустории происходит дифференциация проводящих элементов и устанавливается связь с проводящей системой хозяина. В ксилеме гаустории дифференцируются типичные трахеальные элементы. Органические вещества поступают к паразиту через своеобразные клетки – клетки контакта («сосальца»), образующие пальцеобразные выросты, обхватывающие ситовидные трубки хозяина. При их дифференциации, как и у члеников ситовидных трубок, исчезают ядро и тонопласт, появляется Ф-белок, но не происходит образования ситовидных пластинок.

Существуют две точки зрения относительно происхождения гаусторий у повилики, как и других стеблевых паразитов.

Гаустории – видоизмененные придаточные корни.

Гаустории не гомологичны корням. Они представляют собой особый орган, возникший в ходе приспособления к паразитическому образу жизни. Их образование происходит не в результате эндогенного заложения в тканях корня, и в отличие от корней, гаустории не имеют апикальной меристемы и корневого чехлика.

**Микориза** (от греч. *микес* – гриб, *ридза* – корень), или грибокорень, – совокупность корней растений и мицелия грибов, находящихся в симбиозе. Растение и гриб извлекают из такого сожительства взаимную пользу (симбиоз). Мицелий гриба доставляет корням воду и минеральные и некоторые органические вещества из почвы. От растения гриб получает углеводы и другие питательные вещества. Симбиотические отношения гриба и растения не исключают того, что гриб на некоторых этапах развития может паразитировать на нем, а растение

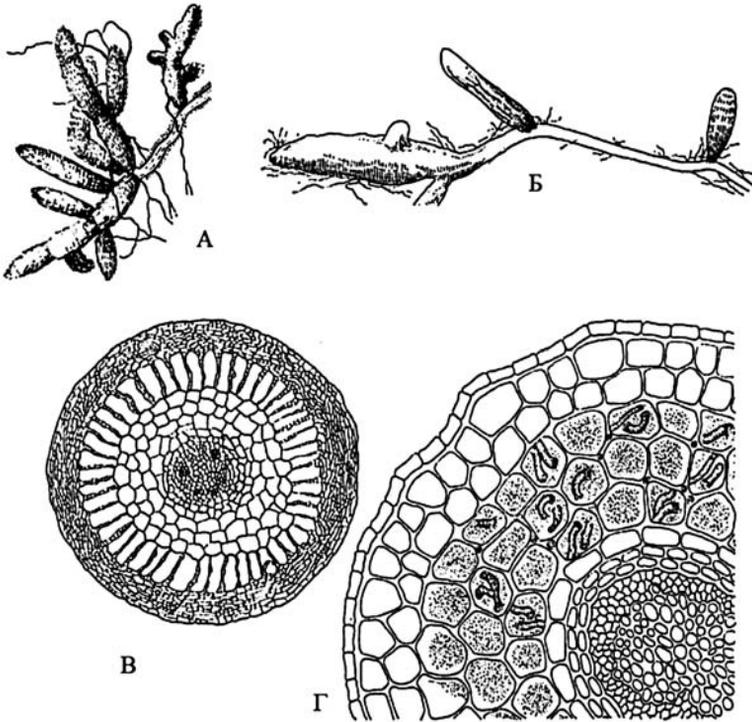


**Рис. 97.** Повилика: А – общий вид растения, паразитирующего на клевере; Б – стадии развития проростков; В – часть стебля с присосками; Г, Д – поперечный срез стебля растения-хозяина и повилики: а – повилика, б – часть поперечного среза растения хозяина (детально изображена только древесина): 1 – эпидерма, 2 – «сосалец», 3 – первичная кора, 4 – зндодерма, 5 – флоэма, 6 – ксилема, 7 – «сосалец», дифференцировавшиеся в трахеальные клетки

способно «переваривать» грибные гифы. Таким образом, описанные взаимоотношения можно рассматривать как хорошо отрегулированный паразитизм. Микориза известна в разных группах сосудистых растений. Некоторые растения, например орхидные, вообще не могут жить без симбиоза с грибами. Микориза бывает двух основных типов: эндо- и эктомикориза, а также нередко выделяют эктоэндомикоризу (рис. 98).

Эктомикориза характерна для некоторых семейств древесных растений умеренных зон (буковых, ивовых, сосновых, а также для неко-

торых групп тропических деревьев). Эктомикоризу образуют в основном базидиомицеты, но иногда и аскомицеты, в том числе трюфели. При эктомикоризе грибы оплетают корень снаружи, образуя мантию, и внедряются внутрь него, где размещаются в межклетниках коры, не проникая в сами клетки. Корневые волоски у растений часто отсутствуют; их функцию выполняют гифы гриба.



**Рис. 98.** Типы микориз. Эктомикоризы: А, Б – у дуба; В – поперечный разрез эктомикоризы бука. Эндомикориза: Г – поперечный разрез эндомикоризы ясена ланцетного

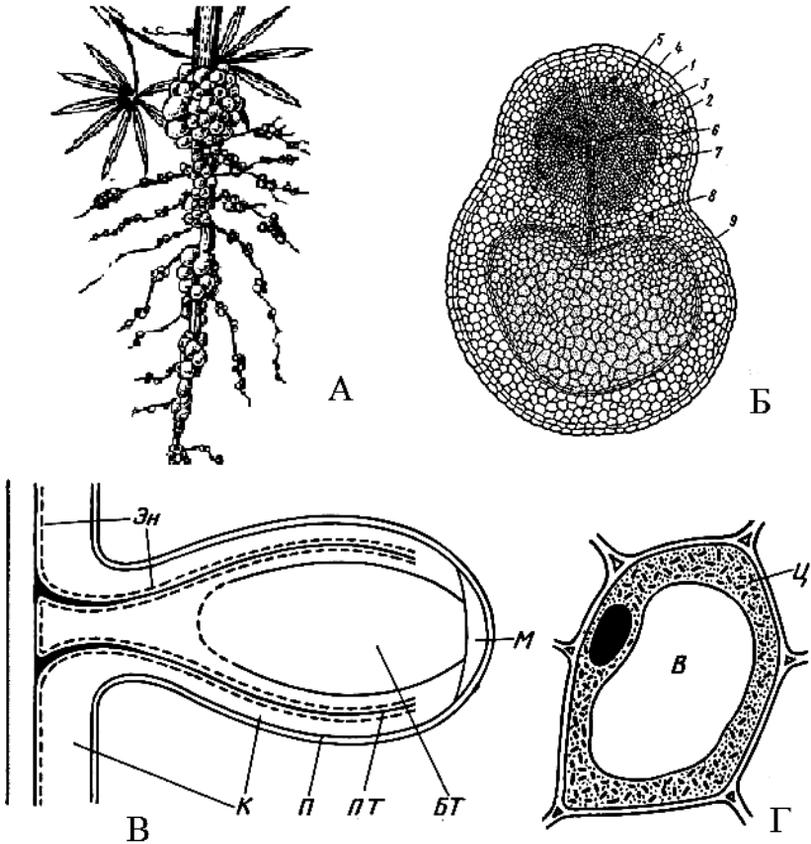
Эндомикориза распространена гораздо шире и встречается примерно у 80% всех сосудистых растений. Грибные гифы проникают в клетки коры корня, где образуют спирали, вздутия или разветвления, а также распространяются в окружающей почве. Для данного типа характерны следующие внутриклеточные гифовые структуры –

везикулы (пузырьки) и арбускулы («деревце»), поэтому эндомикоризу часто называют везикулярно-арбускулярной.

У вересковых и некоторых других растений гриб может составлять до 80% общей массы микоризы. Он образует вокруг корня мощное скопление гиф, формируя чехол вокруг тканей корня, причем тонкие гифы проникают в клетки коры корня. Микоризу с вересковыми образуют и аскомицеты, и базидиомицеты.

**Бактериальные клубеньки** – выросты на корнях растений, образующиеся в результате пролиферации клеток их коры после проникновения в зону будущего разрастания азотфиксирующих бактерий. Наиболее ярко это явление проявляется у бобовых. Выделения корней стимулируют размножение и активные перемещение к ним бактерий из рода *Rhizobium*, их переход из свободноживущего в симбиотическое состояние. Проникновение бактерий в корень осуществляется обычно через корневые волоски. В этих местах происходит локальное разрушение стенки волоска, инвагинация (впячивание) плазмалеммы и проникновение в нее бактерий. Снаружи на плазмалемму откладывается клеточная стенка. В результате образуется инфекционная нить – особая полость, ограниченная по бокам целлюлозной оболочкой и заполненная полисахаридным матриксом, в котором находятся бактерии. Далее нить удлиняется, достигает внутренней стенки ризодермы, проникает через несколько слоев клеток коры, при этом ветвится. Находящиеся внутри нее бактерии делятся и индуцируют деления, а в ряде случаев и полиплоидию клеток коры. Результатом этого становится образование клубеньков. В протопласт клеток растения-хозяина бактерии попадают из инфекционных нитей. Выходя из них, они оказываются окруженными перибактероидными мембранами, возникающими главным образом из плазмалеммы, и лишь часть их компонентов синтезируется бактериями. Такие бактериальные клетки, окруженные общей перибактероидной мембраной, называются симбиосомами.

Клетки с симбиосомами формируют в клубеньке бактериоидную ткань, которую окружают ответвления проводящей системы корня. Клубенек покрыт перидермой и имеет собственную апикальную меристему, обеспечивающую его нарастание в длину (рис. 99).



**Рис. 99.** Клубеньки на корнях люпина: А – корни люпина; Б – поперечный срез клубенька (1 – покровная ткань, 2 – кора, 3 – пучки лубяных волокон, 4 – флоэма, 5 – камбий, 6 – сердцевинный луч, 7 – ксилема, 8 – проводящий пучок, 9 – бактериодная ткань); В – схема продольного разреза через клубенек и материнский корень; Г – клетка с бактериями в цитоплазме (бт – бактериодная ткань, в – вакуоль, с – кора, м – меристема, п – перидерма, пт – проводящие ткани, ц – цитоплазма, эн – эндодерма)

## ЛИТЕРАТУРА

1. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений: Учебник для вузов по специальности «Биология» / Т. И. Серебрякова, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский и др. – М.: Академкнига, 2007. – 543 с.
2. Ботаника. Систематика высших, или наземных, растений: Учебник для высш. пед. учеб. заведений по специальности «Биология» / А. Г. Еленевский, М. П. Соловьева, В. Н. Тихомиров. – 4-е изд., испр. – М.: Academia, 2006. – 456 с.
3. Ботаника: Учебник для вузов: В 4 т. / П. Зитте, Э. В. Вайлер, Й. В. Кадерайт и др. На основе учебника Э. Страсбургера и др. – Т. 1. Клеточная биология. Анатомия. Морфология / Под ред. А. К. Тимонина, В. В. Чуб. – М.: Академия, 2007.
4. Ботаника: Учебник для вузов: В 4 т. / П. Зитте, Э. В. Вайлер, Й. В. Кадерайт и др. На основе учебника Э. Страсбургера и др. – Т. 3. Эволюция и систематика / Под ред. А. К. Тимонина, И. И. Сидоровой. – М.: Академия, 2007.
5. *Гордеева Т. Н., Круберг Ю. К., Письяюкова В. В.* Практический курс систематики растений. – 3-е изд. – М., 1986.
6. *Горышина Т. К.* Экология растений. – М.: Высшая школа, 1979.
7. *Гуленкова М. А., Нехлюдова А. С.* и др. Учебно-полевая практика по ботанике. – Ч. 1. – М.: Просвещение, 1975.
8. *Гуленкова М. А., Красникова А. А.* Летняя полевая практика по ботанике. – М.: Просвещение, 1964.
9. Жизнь растений. – Т. 1–6. – М.: Просвещение, 1974–1982.
10. *Комарницкий Н. А., Кудряшов Л. В., Уранов А. А.* Ботаника. Систематика растений. – М.: Просвещение, 1975.
11. Краткий словарь ботанических терминов / Под ред. проф. А. Г. Еленевского. – Саратов, 1993.
12. *Михайловская И. С.* Строение растений в связи с условиями их жизни. – М.: Просвещение, 1977.
13. Практикум по анатомии и морфологии растений / Под ред. Л. Н. Дорохиной. – М.: Академия, 2004.
14. Практикум по анатомии растений / Под ред. Д. А. Транковского. – М.: Высшая школа, 1979.

- 
15. Практикум по систематике растений и грибов / Под ред. А. Г. Еленевского. – М.: Академия, 2004.
  16. Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С. Современная ботаника. – Т. 1–2. – М.: Мир, 1990.
  17. Серебряков И. Г. Экологическая морфология растений. – М.: Высшая школа, 1962.
  18. Старостенкова М. М., Гуленкова М. А., Шафранова Л. М., Шорина Н. И. Учебно-полевая практика по ботанике. – М.: Высшая школа, 1990.
  19. Тимонин А. К., Нотов А. А. Большой практикум по экологической анатомии покрытосеменных растений. – Ч. 1. – Тверь, 1993.
  20. Шенников А. П. Экология растений. – М.: Советская наука, 1950.
  21. Эзау К. Анатомия семенных растений. – Т. 1–2. – М.: Мир, 1980.

*Учебное издание*

Викторов Владимир Павлович  
Годин Владимир Николаевич  
Куранова Наталия Геннадиевна

## АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ

Часть 2

### ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ

*Учебное пособие*

Редактор *Дубовец В. В.*

Оформление обложки *Удовенко В. Г.*

Компьютерная верстка *Дорожкина О. Н., Ковтун М. А.*

Управление издательской деятельности  
и инновационного проектирования МПГУ  
119571, Москва, Вернадского пр-т, д. 88, оф. 446.

Тел.: (499) 730-38-61

E-mail: [izdat@mpgu.edu](mailto:izdat@mpgu.edu)



Подписано в печать 15.11.2017. Формат 60x90/16.

Бум. офсетная. Печать цифровая. Объем 10,0 п. л.

Тираж 500 экз. Заказ № 734.

ISBN 978-5-4263-0560-1



9 785426 305601