

Лекция
Вегетативные органы высших растений.
для студентов специальности «Биология» профили «Биохимия»,
«Генетика»

План

- 1. Понятие об органах растений. Общие закономерности, свойственные всем органам растений: симметрия, геотропизм, полярность...**
- 2. Корень. Виды корней и корневых систем. Строение корневого окончания (зоны корня). Первичное анатомическое строение корня. Переход ко вторичному строению.**
- 3. Побег. Строение побега. Метамерия.**
- 4. Стебель осевая часть побега. Первичное строение стебля. Вторичное строение стебля. Типы заложения камбия. Строение стеблей древесных растений**
- 5. Лист – боковой орган побега. Части листа. Анатомическое строение листа.**

Органы высших растений подразделяют на вегетативные и репродуктивные. *Вегетативные* органы составляют тело растения и выполняют основные функции его жизнедеятельности, включая вегетативное размножение. К ним относят корень, стебель и лист. Стебель с листьями и почками называют побегом. *Репродуктивные (генеративные)* органы предназначены для полового или собственно бесполого размножения. У покрытосеменных к ним относят цветок и его производные — семя и плод.

Органам растений свойственны некоторые общие закономерности.

Симметрия. Орган может иметь одну плоскость симметрии (например, лист), или более одной плоскости симметрии (например, стебель, корень).

Полярность. Вегетативный орган (или его часть) имеет два полюса: верхний (терминальный) и нижний (базальный). В верхней части образуются только побеги, а в нижней — только корни.

Геотропизм. Это способность органов растения ориентироваться в пространстве определенным образом. В каком бы положении ни лежало семя в почве, корень всегда растет вниз под действием земного притяжения (*положительный геотропизм*), а стебель — вверх (*отрицательный геотропизм*). Осевые органы — стебель и корень — располагаются вертикально к

поверхности земли (*ортотропные органы*), а листья — под углом (*плагитропные органы*). Если взрослое растение каким-либо внешним воздействием будет выведено из правильно ориентированного положения, оно изгибает свои молодые части так, что они принимают прежнее положение в пространстве. Злаки способны приподнимать свои стебли после полегания почти целиком в связи с тем, что меристема у них находится в основаниях междоузлий.

Метаморфизированные (видоизмененные) органы — это такие, у которых под действием среды обитания или в зависимости от определенной функции произошло наследственно закрепленное усиление одной функции, сопровождающееся резким изменением формы, и потеря других. Метаморфизированные органы — это реальное выражение приспособительной эволюции. Их подразделяют на аналогичные и гомологичные.

Аналогичными называют органы, имеющие одинаковое строение и функции, но различное происхождение. Например, колючка барбариса листового происхождения и колючка боярышника побегового происхождения, усик гороха листового происхождения и усик винограда побегового происхождения.

Гомологичными называют органы, имеющие одинаковое происхождение. По строению они могут быть похожими, например шипы шиповника и крыжовника (оба — выросты поверхностных тканей стебля), но чаще не имеют сходства, например луковица лука и клубень картофеля (оба побегового происхождения).

Основные вегетативные органы заложены уже в зародыше семени.

КОРЕНЬ

Корень в типичных случаях — осевой подземный орган с радиальной симметрией, который неопределенно долго нарастает в длину верхушкой, защищенной чехликом, и никогда не образует листьев, ветвление и заложение почек происходят эндогенно (из внутренних тканей). Корень выполняет разные функции: поглощает воду, минеральные и органические вещества из почвы и проводит их в стебель, закрепляет растение в субстрате, синтезирует некоторые органические вещества, осуществляет связь с микроорганизмами почвы — грибами, бактериями; накапливает запасные продукты, служит для вегетативного размножения.

Разнообразие корней. В зависимости от происхождения различают главный корень, придаточные и боковые. *Главный* корень образуется только из зародышевого корешка. *Придаточные* корни берут начало от стебля и листа или их видоизменений. От главного и придаточного корней отходят *боковые* корни — оси второго и последующих порядков ветвления. По фор-

ме корни исключительно многообразны: *нитевидные, шнуровидные, конусовидные, веретеновидные, реповидные, клубневидные и др.*

По отношению к субстрату различают корни: *земляные, водяные, воздушные* и *гаустории* (присоски растений-паразитов).

Приведенная классификация не охватывает всего разнообразия корней. Так, выделяют *сокращающиеся (контрактильные)* корни, которые втягивают в почву основания побегов с почками возобновления, и *корневые мочки* — кратковременные нитевидные корни, образующиеся близко к поверхности почвы в связи с сезонным увлажнением или поливом.

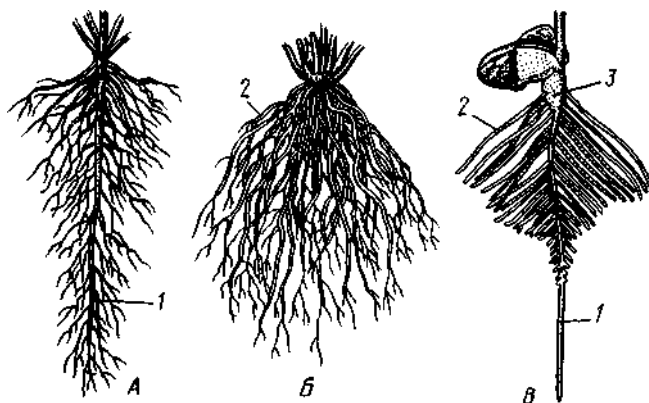


Рис. 1. Типы корневых систем:

A — стержневая, *B* — мочковатая, *B* — смешанная; / — главный корень, 2 — придаточные корни, 3 — корневая шейка.

Корневая система. Это совокупность всех корней растения, образующихся в результате их нарастания и ветвления. По происхождению корневые системы делят на три основных типа. Корневые системы: **стержневая (главного корня)**, образующаяся из корешка зародыша и состоящая из главного корня (ось первого порядка) и боковых корней разных порядков; **мочковатая (придаточных корней)**, образующаяся из любой части стебля или листа; **смешанная**, состоящая из одновременно функционирующих систем главного корня и придаточных корней (рис 1).

Размеры корневой системы зависят как от жизненной формы растений (дерево, кустарник, трава), так и от внешних условий. У водяных и болотных растений корневая система небольшая. Растения засушливых местообитаний, например степных или пустынных, имеют очень мощную корневую систему. Так, у пшеницы, произрастающей на не поливаемом поле, подземная масса в 140 раз превышает надземную.

Корень, как и стебель возник в результате выхода растений на сушу и приспособления их к новым условиям среды. В процессе эволюции корень возник позднее побега. Из высших растений корней не имеют моховидные и псилоотовидные. Кроме того встречаются также вторично бескорневые растения, утратившие корни из-за водного образа жизни (например сальвиния, пузырчатка, роголистник и др.)

Функции корня.

1. Минеральное и водное питание.
2. Закрепление растения в почве.
3. Синтез органических веществ.
4. Синтез алкалоидов, фитогормонов и других активных соединений.
5. Накопление веществ.
6. Вегетативное размножение.
7. Симбиоз с бактериями.
8. Симбиоз с грибами (микориза)

Зоны молодого корня (корневого окончания).

На продольном срезе молодого корневого окончания четко выражены 4 зоны

1. Зона деления
2. Зона растяжения
3. Зона всасывания
4. Зона проведения.

Зона деления. 1-2 мм верхушки конуса нарастания, состоящей из верхушечной образовательной ткани (апикальной меристемы), в которой происходят интенсивные митотические деления. Клетки ее имеют тонкие оболочки, крупное ядро, не имеют вакуолей и пластид. В результате активности апикальной меристемы формируются все прочие зоны и ткани корня. Клетки зоны деления покрыты корневым чехликом. Верхушечная меристема откладывает клетки не только внутрь но и наружу. Внутрь - клетки массы корня, наружу - корневого чехлика. В образовании боковых органов апикальная меристема корня не участвует.

Корневой чехлик - защитное образование растущего кончика корня, представляет собой конусовидный колпачок из живых паренхимных клеток с ослизняющимися оболочками и крахмальными зернами (предполагают что эти зерна служат статолитами, то есть способны перемещаться в клетке при изменении положения кончика корня в пространстве, благодаря чему корень изгибается и растет в прежнем направлении). По размерам корневой чехлик сопоставим с конусом нарастания и лишь не намного меньше него. Корневой чехлик защищает апикальную меристему корня и облегчает рост корня в почве, благодаря ослизнению его наружных клеток. При этом периферийные клетки слущиваются или «сползают» по поверхности корневого чехлика, иногда весь поверхностный слой отделяется в виде колпачка. Слущивание периферических слоев не приводит к утончению корневого чехлика, по-

сколькx его масса постоянно возобновляется апикальной меристемой. Ослизняющиеся клетки не только притягивают воду, но и обеспечивают тесный контакт корня с почвой. Содержащиеся в них кислоты растворяют почвенные частицы, благоприятствуя продвижению корня вглубь почвы, а ферменты, осуществляющие гидролиз находящихся в ней веществ, облегчают их использование корнем. Отделяющиеся от корня клетки содержат и некоторые вещества, подлежащие удалению из растения.

Выше расположена **зона растяжения (роста)** от нескольких мм до нескольких см. В этой зоне клетки меристемы вытягиваются в длину и прекращают деление

Вследствие вытягивания клеток в длину осуществляется рост корня. В зоне роста выделяют краевые клетки: дерматоген - из которого формируется эпиблема, промежуточные - периблема - из которой формируются ткани первичной коры и внутренние - плерома - формирующая центральный осевой цилиндр. Окончание зоны роста заметно по появлению на эпиблеме волосков - трихобластов.

Выше зоны роста находится **зона всасывания или зона поглощения**, ризодерма которой образует корневые волоски. Располагается она на расстоянии 0.1-10мм от корневого окончания. Общая протяженность ее варьирует от одного до нескольких см. У большинства высших растений ризодерма состоит из двух типов клеток: образующих волоски – трихобластов и атрихобластов (без волосков). Длина корневого волоска составляет 0,15-8мм, у травянистых растений они длиннее, чем у древесных. Живут они около 10-12 дней, после чего отмирают. Иногда корневые волоски сохраняются, опробковывают и выполняют механическую функцию закрепляя корень в почве. Число корневых волосков на мм² зависит от индивидуальных особенностей растений и влажности почвы. Волоски очень сильно увеличивают адсорбирующую поверхность корней. Их суммарная длина у одного растения может составлять 3-10 км.

Клетки зоны поглощения не могут передвигаться в почве так как растяжения в этой зоне уже прекратилось, а волоски срослись с почвой, тем не менее зона всасывания все время передвигается в почве по мере нарастания корневого окончания.

Зона всасывания постепенно переходит в **зону проведения**, составляющую большую часть протяженности корня. Роль покровной ткани у одnodольных здесь выполняет экзодерма, а у двудольных - перидерма. В этой зоне полностью формируется проводящая система корня по которой передвигаются вода и растворенные в ней минеральные вещества к стеблям и листьям, продукты ассимиляции – к местам запасаения этих веществ и растущим корневым окончаниям.

Первичное анатомическое строение корня.

Первичное строение корня формируется в зоне поглощения или всасывания и у всех растений сходно. У однодольных первичное строение сохраняется всю жизнь растения. У двудольных впоследствии заменяется вторичным.

В первичном строении корня на поперечном срезе выделяют 3 зоны.

1. Покровная ткань
2. Первичная кора
3. Центральный осевой цилиндр.

1. Эпиблема (ризодерма)

Выполняет покровно-защитную функцию, функцию всасывания воды и растворенных в ней минеральных веществ. Это ткань состоящая из клеток с тонкими целлюлозными оболочками, клетки которой имеют выросты - трихобласты. В зоне проведения эпиблема отмирает и быстро слущивается.

2. Первичная кора. У корней толщина коры превышает объем центрального осевого цилиндра и дифференцирована на 3 зоны: экзодерму, мезодерму и эндодерму.

Клетки экзодермы многоугольные, плотно сомкнутые, с утолщенными оболочками, пропитанными суберином и лигнином. Экзодерма многослойная у однодольных растений и одно-двухслойная у двудольных. Пропитанные суберином клетки непроницаемы для газов и воды, лигнификация обуславливает их прочность. Напротив корневых волосков в экзодерме есть пропускные клетки не пропитанные лигнином и суберином, через которые осуществляется обмен веществ. Экзодерма выполняет функцию защиты корня от потери воды и растворенных в ней веществ, а также от проникновения в корень патогенных микроорганизмов.

Мезодерма состоит из живых паренхимных клеток. В ней могут встречаться механические элементы - склереиды и вместилища: млечники, смоляные ходы или эфирно-масличные ходы, идиобласты. В мезодерме накапливаются запасные питательные вещества. Это наиболее широкая часть первичной коры.

Эндодерма - внутренний однорядный слой клеток первичной коры. Основное назначение - поступление токов воды в горизонтальном направлении из коры к Ц.О.Ц., где расположены проводящие элементы.

Эндодерма состоит из живых, несколько вытянутых в тангентальном направлении тонкостенных клеток с поясками Каспари, опоясывающими клетки посередине радиальных и поперечных стенок. На поперечных срезах пояски Каспари видны крайне редко, но обычно хорошо видны сечения этих поясков на смежных радиальных стенках. Пояски Каспари пропитаны субе-

рином. Так как суберин непроницаем для воды, пояски Каспари препятствуют свободной диффузии ионов по оболочке, а плотное прилегание плазмалеммы к клеточной стенке исключает передвижение веществ между ними. Поэтому передвижение ионов осуществляется только под контролем цитоплазмы клетки эндодермы.

У двудольных и голосеменных в эндодерме наблюдаются пояски Каспари, у однодольных пояски Каспари впоследствии преобразуются в подковообразные утолщения.

3. Центральный осевой цилиндр.

Ц.О.Ц. начинается с перицикла, который в молодых корнях состоит из живых тонкостенных паренхимных клеток, расположенных в один ряд. Из перицикла образуются боковые корни и поэтому его называют корнеродным слоем.

Проводящая система корня представлена первичными ксилемой и флоэмой. Ксилема располагается в центре корня в виде звезды, а флоэма между лучей первичной ксилемы. Лучи первичной ксилемы находятся напротив пропускных клеток эндодермы. У двудольных бывает от 1 до 5 лучей первичной ксилемы, у однодольных - 6 и более лучей первичной ксилемы. Сердцевины в корне нет, но иногда в центре находятся паренхимные элементы ксилемы, внешне напоминающие сердцевину.

У однодольных растений первичное строение сохраняется на протяжении всей жизни. У двудольных по мере роста наблюдается вторичное утолщение корня и радиальное строение проводящих тканей сменяется коллатеральным или кольцевым.

Переход ко вторичному строению и вторичная структура корня.

Вторичная структура корня образуется за счет деятельности камбия.

Камбий закладывается и развивается в корне как однослойная меристема, которая на поперечных срезах расположена сначала отдельными, выгнутыми внутрь дугами. Их число соответствует числу лучей первичной флоэмы и ксилемы. Протяженность камбиальных дуг увеличивается за счет образования на их концах новых клеток. Когда дуги камбия достигают перицикла, клетки его тоже начинают делиться, соединяя камбиальные тяжи. Возникает ряд клеток, непрерывно делящихся и образующих непрерывное кольцо. Клетки камбия откладывают внутрь вторичную ксилему, а наружу - вторичную флоэму. Первичная ксилема остается в центре, а первичная флоэма оттесняется к периферии и сплющивается. Камбиальные клетки, образовавшиеся из перицикла дают начало паренхиме сердцевинных лучей. Если лучи тонкие - формируется кольцевое строение, если широкие - то в корне формируются открытые коллатеральные пучки по числу лучей первичной ксилемы.

В старых корнях кроме первичных формируются и вторичные сердцевинные лучи, которым дает начало камбий. Эти лучи, также как и первичные осуществляют радиальный транспорт веществ.

Разрастание Ц.О.Ц. обусловленное наличием вторичного роста вызывает разрывы и сбрасывание первичной коры. К этому времени клетки перидермы начинают интенсивно делиться образуя широкую зону паренхимы вторичной коры в которой закладывается пробковый камбий феллоген, образующий перидерму. Иногда он закладывается прямо из клеток перидермы. Пробка изолирует первичную кору от проводящих тканей. Первичная кора полностью отмирает и сбрасывается.

Таким образом в корне вторичного строения покровной тканью является перидерма, а первичная кора отсутствует. Во вторичном строении корня можно выделить вторичную покровную ткань перидерму (иногда корку), вторичную кору (из перидермальной паренхимы и флоэмы) и ксилему (древесину и звезду первичной ксилемы).

Многолетние корни древесных растений в результате длительной камбиальной деятельности нередко сильно утолщаются. Вторичная ксилема при этом сливается в сплошной цилиндр, окруженный снаружи кольцом камбия и сплошным кольцом вторичной флоэмы. Слой ксилемы образовавшийся в течение одного вегетационного периода называется годичным кольцом. Годовые приросты в корне меньше чем годовые приросты в стебле, границы между ними выражены нечетко. В корнях сосуды трахеиды более тонкостенные, их больше и распределены они равномернее. Паренхимы сердцевинных лучей больше, а древесинных волокон (либриформа) меньше, чем в стеблях. Во флоэме и ксилеме сравнительно много запасяющей паренхимы.

У многолетних травянистых растений в связи с ежегодным отмиранием и возобновлением побегов в корнях откладывается большое количество запасных веществ. Они накапливаются либо в паренхиме корневой части корня (морковь и петрушка), либо в ксилеме (редька) и тогда эти части разрастаются и содержат большое количество запасяющей паренхимы. Иногда запасные вещества откладываются в паренхиме, образованной дополнительными кольцами камбия (свекла). Такие видоизмененные корни с большим количеством запасяющей паренхимы называются корнеплодами.

ПОБЕГ

Это — орган, который возникает из верхушечной меристемы и расчленяется на раннем этапе морфогенеза на специализированные части: стебель, листья, почки.

Основная его функция — фотосинтез. Части побега могут служить также для вегетативного размножения, накопления запасных продуктов, воды.

Части побега. Участок стебля на уровне отхождения листа называют *узлом*, а участок стебля между двумя узлами — *междоузлем*. Над узлом в пазухе листа образуется *пазушная почка*. В случае ясно выраженных междоузлий побег называется *удлинённым*. Если же узлы сближены и междоузлия практически незаметны, то это — *укороченный побег* (плодушка, розетка).

Метамерия. Обычно побег имеет несколько узлов и междоузлий. Такое повторение отрезков побега, имеющих одноименные органы, называют метамерией. Каждый метamer типичного побега состоит из узла с листом и пазушной почкой и нижележащего междоузлия.

Стебель

В типичных случаях это — осевой орган побега с радиальной симметрией, обладающий неограниченным ростом, несущий листья и почки; увеличение в длину происходит путем верхушечного и вставочного роста.

Стебель обеспечивает связь между листьями и корнями, обуславливает образование мощной ассимиляционной поверхности листьев и наилучшее размещение их по отношению к свету, служит вместилищем запасных продуктов. Стебли (как и корни) древесных растений могут достигать возраста 4—6 тыс. лет (мамонтово и драконово деревья). У некоторых трав возраст стебля ограничен всего 30—45 днями (растения-эфемеры).

Форма поперечного сечения стебля чаще всего бывает цилиндрической, но у травянистых растений встречаются стебли трехгранные (осоки), четырехгранные (яснотковые), крылатые (чина лесная), плоские (рдест).

Длина стеблей колеблется в больших пределах: от 280—300 м (лазящие стебли ротанговых пальм) до 1,5 мм (водяное растение вольфия).

Стебель

В типичных случаях это — осевой орган побега с радиальной симметрией, обладающий неограниченным ростом, несущий листья и почки; увеличение в длину происходит путем верхушечного и вставочного роста.

Стебель обеспечивает связь между листьями и корнями, обуславливает образование мощной ассимиляционной поверхности листьев и наилучшее размещение их по отношению к свету, служит вместилищем запасных продуктов. Стебли (как и корни) древесных растений могут достигать возраста 4—6 тыс. лет (мамонтово и драконово деревья). У некоторых трав возраст стебля ограничен всего 30—45 днями (растения-эфемеры). Представляет собой ось побега, слагающуюся из узлов и междоузлий. Основные функции стебля - опорная и проводящая, связь между корнями и листьями, изредка для отложения запасных веществ и как ассимилирующий орган. У трав стебли как правило живут всего 1 год, у деревьев стебель существует много лет. на поперечном сечении стебель имеет радиальную симметрию.

Форма поперечного сечения стебля чаще всего бывает цилиндрической, но у травянистых растений встречаются стебли трехгранные (осоки), четырехгранные (яснотковые), крылатые (чина лесная), плоские (рдест).

Длина стеблей колеблется в больших пределах: от 280—300 м (лазящие стебли ротанговых пальм) до 1,5 мм (водяное растение вольфия).

Первичное строение стебля

В анатомической структуре стебля травянистых растений выделяют три основные части:

- 1. Покровная ткань.**
- 2. Первичная кора.**
- 3. Центральный осевой цилиндр.**

Покровная ткань стеблей травянистых растений как правило представлена эпидермой.

Первичная кора представляет собой комплекс механических и основных тканей. У большинства травянистых растений она представлена колленхимой, расположенной сплошным кольцом или участками напротив проводящих пучков. У очень молодых стеблей колленхима может быть не выражена. За ней находятся ассимиляционная паренхима, клетки которой содержат хлоропласты и эндодерма. У некоторых эндодерма представлена крахмаленосным влагиалищем, где откладывается в запас крахмал. У других мало отличается от хлорофиллоносной паренхимы. У Однодольных травянистых растений первичная кора, как правило, не имеет колленхимы, а часто слабо выражена или практически отсутствует. В последнем случае ассимилирующую функцию выполняют наружные слои основной паренхимы центрального осевого цилиндра. У Голосеменных первичная кора представлена однородной паренхимной ассимилирующей тканью, часто имеющей смоляные ходы. У Двудольных в ассимилирующей паренхиме также могут встречаться смоляные ходы (например у подсолнечника).

Центральный осевой цилиндр представляет собой комплекс тканей, состоящий из перицикла, основной паренхимы и проводящих тканей, которые, как правило, находятся в сосудисто-волокнистых пучках.

Перицикл в процессе развития побега превращается в склеренхиму, либо (гораздо реже) в основную паренхиму, состоящую из нескольких рядов клеток, и на срезе виден как сплошное или прерывистое кольцо. Очень часто он сохраняется в виде механической ткани только в районе пучков, и в этом случае образует часть их склеренхимной обкладки.

Основная паренхима, называемая сердцевинной — главная масса клеток центрального осевого цилиндра, размер которых увеличивается по направлению к центру.

Проводящие ткани, как правило находятся в сосудисто-волокнистых пучках, представленных у однодольных растений пучками закрытого типа, у двудольных — открытого типа.

Иногда в центре стебля образуется воздушная полость.

У однодольных растений первичное строение сохраняется всю жизнь растения. У двудольных и голосеменных на смену первичному приходит вторичное строение.

Вторичное строение стебля связано с образованием и развитием камбия.

Заложения камбия может происходить разными способами. В зависимости от этого формируются различные типы строения стебля.

1. Камбий сразу закладывается сплошным кольцом и откладывает снаружи флоэму а внутрь ксилему. в результате формируется кольцевое непучковое строение стебля (лен)
2. Камбий закладывается сначала в пучках, а затем постепенно расширяется в сторону соседних пучков и со временем полностью смыкается. В результате также формируется непучковое кольцевое строение стебля. На месте смыкания проводящих пучков формируются первичные сердцевинные лучи, которые расширяются к коре и к сердцевине большинство деревьев (яблоня, липа, подсолнечник, конопля).
3. Камбий закладывается сплошным кольцом, однако в пучках он формирует ксилему и флоэму, а между пучками - сердцевинную паренхиму. В результате пучковое строение сохраняется на протяжении, однако стебель может утолщаться. (травянистые растения: томат, кирказон, перец однолетний)
4. Камбий закладывается только в пучках и заканчивает их формирование. Межпучковый камбий не образуется. (тыква, огурец)

Строение стебля древесных растений.

В стеблях древесных двудольных растений различают:

- 1. Покровную ткань,**
- 2. Вторичную кору,**
- 3. Камбий,**
- 4. Древесину,**
- 5. Серцевину.**

Покровная ткань стебля многолетнего древесного растения представлена остатками эпидермы, которая постепенно заменяется перидермой. С возрастом растение покрывается коркой, приходящей на смену перидерме.

Вторичная кора состоит из остатков первичной коры (у сравнительно молодых древесных стеблей сохраняются все ее составляющие: колленхима,

ассимиляционная паренхима и эндодерма), первичной и вторичной флоэмой (или лубом). Во вторичной флоэме (лубе) у Двудольных обычно имеются лубяные волокна. У Голосеменных механические ткани в коре отсутствуют.

Камбий — граница коры и древесины. У древесных растений он закладывается в виде сплошного кольца, поэтому вторичные ксилема и флоэма имеют кольцевое строение, хотя первичное строение стеблей этих растений могло быть пучковым. В последнем случае это хорошо заметно, поскольку первичные проводящие ткани располагаются не сплошным кольцом, а участками.

Древесина состоит из ксилемы и сердцевинных лучей. Основные элементы древесины: сосуды и трахеиды, механические волокна (либриформ), древесная паренхима, паренхима сердцевинных лучей.

Древесина образуется путем деления клеток камбия. Сезонный ритм работы камбия выражается в образовании зон древесины — годовых колец. Весной образуются тонкостенные, широкопросветные сосуды и трахеиды, летом и осенью — толстостенные узкопросветные. В древесине Голосеменных имеются только трахеиды, механические и основные ткани (за исключением сердцевинных лучей) отсутствуют.

Серцевинные лучи остаются живыми в течение очень долгого времени. Они осуществляют радиальный транспорт веществ. Их делят на первичные и вторичные. **Первичные** лучи закладываются за счет деятельности прокамбия, и после образования камбия растут за его счет. **Вторичные** закладываются камбием, и могут закладываться на протяжении всей жизни растения. Поэтому основным отличием первичных и вторичных лучей будет то, что первые пронизывают все проводящие ткани стебля по радиусу (и первичные и вторичные флоэму и ксилему), а вторые — только вторичные. Часть сердцевинного луча, пронизывающего флоэму (луб), называется лубяным лучом, ксилему (древесину) — древесинным лучом.

Серцевина представлена паренхимными клетками. В центре сердцевины — крупные, часто мертвые клетки, в периферической ее части — мелкие живые клетки. Это перимедулярная зона сердцевины. С возрастом (особенно у ядровых пород) сердцевина может накапливать различные вещества и отмирать.

Лист

Это боковой орган побега с ограниченным ростом, нарастающий основанием путем вставочного роста (однодольные) или всей поверхностью (двудольные). У деревьев и кустарников это временный орган.

Основные функции — фотосинтез, газообмен, транспирация. В листьях могут откладываться запасные продукты, в отдельных случаях листья могут служить для вегетативного размножения.

У однолетних растений продолжительность жизни листа примерно равна продолжительности жизни стебля, у многолетних — значительно ко-

роче. У большинства растений лист живет не более 1—1,5 года, но чаще меньше. У вечнозеленых растений лист функционирует 1—5 лет, а у некоторых — до 10—15 лет (ель, араукария). Исключение составляет растение африканских пустынь — вельвичия, у которой лист — постоянный орган и живет 90—100 лет.

Листопад — это биологическая защита растений от испарения при физической (летом) или физиологической (зимой) засухе. Вместе с листьями растение освобождается от накопившихся экскреторных веществ. У однодольных и травянистых двудольных растений лист отмирает и разрушается постепенно, оставаясь на стебле. У древесных двудольных растений у основания черешка формируется *отделительный слой*, клетки которого претерпевают естественную мацерацию, и достаточно небольшого механического воздействия (ветер, дождь), чтобы лист упал. След, оставшийся от листа на стебле, покрывается пробкой, его называют *листовым рубцом*. У вечнозеленых растений листья опадают неодновременно.

Размер листьев сильно варьирует, нередко даже в пределах одного растения. В нашей флоре некоторые виды имеют очень мелкие листья — длиной до 1—1,5 мм. У растений тропической и субтропической зон листья достигают 20—22 м длины (пальмы).

Части листа. У большинства растений лист состоит из более или менее широкой пластинки, прикрепленной к стеблю при помощи черешка (*черешковый лист*) (рис. 4). *Пластинка* выполняет основные функции листа. *Черешок* ориентирует пластинку по отношению к источнику света. Если черешок отсутствует, лист называют *сидячим*. Если пластинка сидячего листа прирастает к стеблю на некотором протяжении, образуется *нисбегающий* лист.

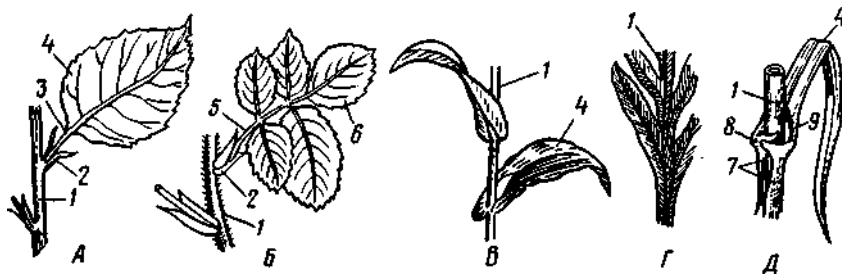


Рис. 4. Типы листьев:

А—Б — черешковые с прилистниками (А — простой у яблони, Б — сложный у шиповника), В — сидячий (ярутка), Г — нисбегающий (василек), Д — влагалищный (ячмень); 1 — стебель, 2 — прилистники, 3 — черешок, 4 — листовая пластинка, 5 — рахис, 6 — листочек, 7 — влагалище, 8 — ушки, 9 — язычок.

Часто у основания черешка образуются парные боковые выросты — *прилистники*, зеленые или пленчатые. Обычно они меньше пластинки, но у

некоторых растений превосходят ее по величине и функционируют как пластинка (бобовые). Если прилистники срастаются, то образуется *раструб* (гречишные). Иногда основание черешка расширяется во *влагалище*, охватывающее стебель (зонтичные). У злаков лист состоит из длинного трубчатого влагалища и узкой пластинки. У основания пластинки имеется пленчатый придаток — *язычок*, а иногда еще два выроста по бокам — ушки.

Классификация листьев подробно рассматривается в учебнике и на занятиях.

Анатомическое строение листа.

Покровной тканью является эпидерма, покрытая трихомами и кутикулой. Устьица расположены на нижней эпидерме. У некоторых растений под эпидермой образуется слой клеток — *гиподерма* усиливающий прочность листа. Часто стенки гиподермы утолщаются и выполняют механическую функцию, у растений засушливых мест обитания защищают от излишнего испарения.

Основную массу листа составляет мезофилл, заключенный между верхней и нижней эпидермой. Мезофилл у дорзовентральных листьев складывается из двух морфологически и физиологически отличных паренхим: палисадной (столбчатой) и губчатой. Столбчатый и губчатый мезофилл содержит хлоропласты. Клетки столбчатого мезофилла слегка вытянуты в длину, плотно сомкнуты и располагаются перпендикулярно поверхности листа. Стенки губчатого мезофилла округлые, между ними имеются крупные межклетники. Существует также складчатая паренхима из клеток которой состоит мезофилл хвой. В мезофилле размещаются закрытые коллатеральные проводящие пучки, механические ткани — склереиды, лубяные и склеренхимные волокна, колленхима, вместилища выделений, водоносные клетки и др.

Сосудисто-волокнистые пучки закрытого типа, образующие жилкование листа. Сверху сосудисто-волокнистого пучка располагается ксилема, снизу — флоэма. Сосудисто-волокнистый пучок окружен склеренхимными клетками, оберегающими пучок от давления разрастающихся паренхимных клеток.

В зависимости от анатомического строения различают три типа листьев:

Дорсовентральные,
Изолатеральные
Радиальные.

Дорсовентральные и изолатеральные листья как правило плоские, радиальные – круглые.

У Дорсовентральных листьев верхняя и нижняя стороны листа хорошо отличаются как во внешним признакам, так и по внутреннему строению.

Пример: листья сенполии (узамбарской фиалки), у которой верхняя сторона темно-зеленая, нижняя светлая, почти белая. Под верхней эпидермой у таких листьев развит слой столбчатой паренхимы. Затем идет губчатая паренхима. Устьица смещены на нижнюю сторону листа.

У Изолатеральных листьев строение верхней и нижней стороны одинаково. Везь мезофилл листа может быть либо столбчатым, либо губчатым либо с поверхности быть столбчатым, а внутри – губчатым.

У Радиальных листьев сечение округлое и невозможно выделить верхнюю или нижнюю часть листа. Столбчатый мезофилл у таких листьев располагается по периферии, а губчатый в центральной части. Проводящие пучки у таких листьев если их несколько располагаются также, как и в стебле. Если он один – то по взаимному расположению ксилемы и флоэмы можно условно выделить верхнюю и нижнюю стороны такого листа.

Хвойные – относятся к голосеменным, поэтому строение их листьев значительно отличается от строения листьев покрытосеменных растений. С поверхности хвоя покрыта толстостенными клетками эпидермы. Стенки клеток эпидермы сильно кутинизированы. Под эпидермой хвои находится слой гиподермы, которая состоит из одного слоя мелких клеток со слабо утолщенными одревесневшими стенками, выполняющих механическую функцию и защищающих растение от резких воздействий окружающей среды. Устьица расположены по всей эпидерме как с верхней, так и с нижней стороны в углублениях эпидермы, на уровне клеток гиподермы. Над устьичной щелью свисает наплыв кутикулы.

Мезофилл — паренхимные клетки. Вдоль складок располагаются хлоропласты, благодаря чему значительно увеличивается поверхность поглощения света. Мезофилл хвои, состоящий из таких клеток, называется складчатой паренхимой. В мезофилле хвои видны смоляные ходы. Каждый смоляной ход выстлан слоем живых клеток эпителия, выделяющих в него смолу. Клетки эпителия окружены слоем склеренхимных волокон.

В центре хвои находятся два проводящих закрытых коллатеральных пучка, окруженных особой паренхимой с окаймленными порами на стенках. Эта паренхима называется проводящей (трансфузионной). Стенки клеток тонкие, но одревесневшие.

К центру от проводящей паренхимы расположена другая паренхима с недревесневшими стенками — крахмалоносная паренхима. В ней накапливаются крахмальные зерна.

Центр хвои занят пучком склеренхимных волокон, которые плотно примыкают к проводящим пучкам и соединяют их в единое целое. Благодаря этому в центре пучка создается хорошая механическая опора, которая придает прочность хвое.