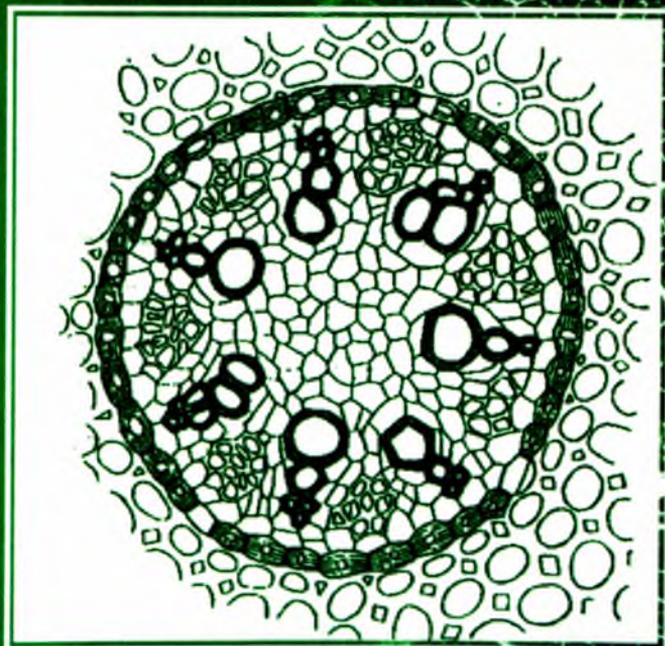


Т.П. Березовская, С.Е. Дмитрук,
Е.И. Гришина, М.В. Белоусов

ОСНОВЫ ФАРМАЦЕВТИЧЕСКОЙ БОТАНИКИ



**МИНИСТЕРСТВО ЗДРАВООХРАНЕНИЯ
И СОЦИАЛЬНОГО РАЗВИТИЯ
РОССИЙСКОЙ ФЕДЕРАЦИИ**

**СИБИРСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ МЕДИЦИНСКИЙ
УНИВЕРСИТЕТ**

**Т.П. Березовская, С.Е. Дмитрук,
Е.И. Гришина, М.В. Белоусов**

ОСНОВЫ ФАРМАЦЕВТИЧЕСКОЙ БОТАНИКИ

Рекомендовано Департаментом образовательных медицинских учреждений и кадровой политики Минздрава России в качестве учебного пособия по ботанике (27 января 2004 г.)



Томск–2004

УДК 615.322
ББК Р 282.11
О-753

Авторы: **Т.П. Березовская**, доктор биологических наук, профессор кафедры фармашии ФПК и ППС Сибирского государственного медицинского университета
С.Е. Дмитрук, доктор фармацевтических наук, профессор, заведующий кафедрой фармакогнозии с курсами ботаники и экологии Сибирского государственного медицинского университета
Е.И. Гришина, кандидат биологических наук, доцент, заведующая кафедрой фармакогнозии с курсом ботаники Омской государственной медицинской академии
М.В. Белоусов, кандидат фармацевтических наук

Рецензент: **А.В. Положий**, заслуженный деятель науки Российской Федерации, доктор биологических наук, профессор Томского государственного университета

О-753 **Основы фармацевтической ботаники / Т.П. Березовская, С.Е. Дмитрук, Е.И. Гришина, М.В. Белоусов.** — Томск: Печатная мануфактура, 2004. — 295 с.

ISBN 5-94476-044-3

В книге изложены материалы по анатомии и морфологии растений с элементами их физиологии и биохимии. Особый акцент сделан на строение клетки и ее органелл, на классификацию, структуру и функции растительных тканей, морфологию и анатомическое строение вегетативных и генеративных органов растений. Вышеперечисленные разделы учебной программы по ботанике для фармацевтических вузов России построены на многих примерах.

Оригинальность данного издания в том, что в качестве объектов исследования использованы растения официальной и народной медицины. При этом региональный компонент указанной учебной программы усиливает список растений, произрастающих, главным образом, на территории Сибири. Монография рекомендуется, прежде всего, в качестве учебного пособия для студентов фармацевтических факультетов и колледжей Сибирско-Дальневосточного региона России. Книга может представлять также интерес для аспирантов и преподавателей ботаники и фармакогнозии вышеуказанных учебных заведений, а также слушателей факультета усовершенствования провизоров.

УДК 615.322
ББК Р 282.11

© Т.П. Березовская, С.Е. Дмитрук,
Е.И. Гришина, М.В. Белоусов, 2004

© Сибирский государственный медицинский
университет, 2004

ISBN 5-94476-044-3

СОДЕРЖАНИЕ

Предисловие	5
Введение	8
Раздел I. Анатомия и морфология растений	15
Глава 1. Клетка	15
История изучения клетки.....	15
Методы исследования клетки.....	17
Строение клетки.....	19
Цитоплазма и ее движение.....	21
Вакуоль и пигменты клеточного сока.....	24
Пластиды и их пигменты.....	25
Органоиды клетки.....	33
Ядро.....	36
Клеточная оболочка.....	47
Глава 2. Ткани	56
Морфологическая и гистологическая характеристика, классификация образовательных тканей.....	56
Характеристика и классификация основных тканей.....	58
Покровные ткани и их классификация.....	60
Выделительные (секреторные) ткани.....	70
Механические ткани.....	77
Проводящие ткани.....	80
Глава 3. Структура вегетативных органов	87
Морфологическая эволюция растений.....	87
Система побегов.....	89
Специализация и метаморфоз побегов.....	102
Конус нарастания стебля. Первичная дифференциация тканей.....	109
Структура стебля однодольных травянистых растений.....	110
Строение корневища однодольных растений.....	112
Строение стебля травянистых двудольных растений.....	113
Микроскопическая структура корневища травянистых двудольных растений.....	117
Стебли древесных двудольных и хвойных растений.....	119
Строение стебля хвойных растений.....	120
Корень и корневые системы.....	121
Зоны роста корня и дифференциация тканей.....	128

Строение корня однодольных и двудольных растений.....	130
Строение видоизмененных корней	134
Лист – боковой орган побега	138
Морфология листа.....	142
Анатомия листа	148
Глава 4. Морфология генеративных органов.....	156
Происхождение и эволюция цветка.....	156
Морфология цветка	157
Морфология семян	179
Морфология плодов.....	191
Распространение плодов и семян	203
Соцветия как особый тип побеговых систем.....	204
Раздел II. Элементы физиологии растений.....	215
Глава 1. Обмен веществ	215
Глава 2. Связь биосинтеза с обменом веществ в растении.....	226
Эргастические вещества.....	226
Запасные питательные вещества	229
Глава 3. Биологически активные вещества.....	234
Глава 4. Водный режим и минеральное питание	248
Поглощение и транспирация	248
Элементный состав растений.....	250
Условия поглощения.....	253
Значение минеральных веществ в жизни человека	257
Глава 5. Организм и среда	260
Рост растений.....	261
Развитие растений	264
Глава 6. Размножение.....	267
Раздел III. История становления ботаники в Сибири	274
Литература.....	286
Приложение	287

Предисловие

Многолетняя преподавательская и научная деятельность в области ботаники и фармакогнозии привела авторов данной монографии к мысли, а потом и к твердому убеждению в необходимости соединения классических основ и принципов ботаники с практикой использования целебных свойств растений, т.е. с фармакогнозией. В пользу указанной идеи говорит то, что в последние годы значительно увеличился ассортимент лекарственных средств и биологически активных добавок к пище на основе растительного сырья. Его качество и подлинность требуют строгого контроля, осуществлять который должны только хорошо подготовленные провизоры и фармацевты. Естественно, что обеспечить высокий уровень специалистов могут, с одной стороны, опытные профессорско-преподавательские кадры, с другой — наличие доступного учебно-методического комплекса. Поэтому появление настоящего издания как одного из компонентов указанного комплекса можно считать весьма своевременным.

Пособие написано в соответствии с последним вариантом учебной программы по ботанике для фармацевтических вузов России. При его создании использованы многолетние материалы лекционного курса и практических занятий по ботанике и фармакогнозии, проводимых в Сибирском государственном медицинском университете (СибГМУ). Учитывая тот факт, что ботаника является одной из базовых дисциплин для усвоения фармакогнозии, особое внимание авторы уделили подбору иллюстративного материала, который представлен почти 200 рисунками и схемами. Большинство из них оригинальные, выполнены создателями пособия и аспирантами. Классические иллюстрации, приведенные в предлагаемом издании, заимствованы из монографий, которые указаны в списке рекомендуемой литературы. При рассмотрении основ фармацевтической ботаники в каждом конкретном случае

привлечены краткие сведения по истории изучаемого вопроса, взаимной обусловленности различных ее разделов. При этом показано, что растения — структурно и физиологически взаимосвязанная, сложная, но познаваемая система.

Описывая элементы физиологии растений, авторы раскрывают связь обмена веществ (фотосинтез, дыхание) с минеральным обменом, с образованием и накоплением веществ первичного (запасные питательные вещества, структурные элементы клетки) и вторичного (биологически активные вещества) синтеза.

Предвидя вопрос читателей данного издания, чем вызвано его появление, следует ответить, что ботаника и фармация являются единым звеном в познании и использовании лекарственных растений. Но главный аргумент для написания пособия — дань традициям Томской ботанической школы, родоначальником которой был замечательный провизор, ботаник с мировым именем, чл.-кор. АН УССР и АН СССР, профессор П.Н. Крылов. По словам его современников, это ученый с громадной эрудицией, безраздельно преданный делу исследования растений. Более 100 лет назад этот великий деятель науки читал студентам медицинского факультета Императорского Томского университета интереснейший курс фармацевтической ботаники, о чем свидетельствуют воспоминания его выпускников. Хочется надеяться, что знакомство сегодняшних студентов с таким прекрасным прошлым ботаники в Сибири, с некоторыми научными и учебными традициями того времени положительно скажется на воспитании и качестве подготовки современных провизоров.

Представляя читателю данное издание, авторы считают своим долгом поблагодарить за помощь и поддержку в подготовке рукописи профессора кафедры фармакогнозии СибГМУ, доктора фармацевтических наук Г.И. Калинин и заведующего кафедрой химии СибГМУ, доктора химических наук, профессора М.С. Юсубова.

Особая благодарность — безвременно ушедшей из жизни кандидату биологических наук Е.А. Серых, более 30 лет проработавшей преподавателем ботаники на фармацевтическом факультете СибГМУ. Организованный при ее активном участии самостоятельный цикл по микроскопической диагностике осевых органов растений позволил не только поднять на качественно новый уровень преподавание ботаники, но и разработать «Определитель

осевых органов по микроскопической структуре поперечных срезов». Ряд оригинальных рисунков из указанной серии включен в данное учебное пособие.

Признательность за ценные замечания и рекомендации авторы издания выражают заслуженному деятелю науки Российской Федерации, профессору Томского государственного университета, доктору биологических наук А.В. Положий, которая на протяжении многих лет своей жизни приумножала добрые традиции томских ботаников.

Учитывая, что при изложении основ фармацевтической ботаники неизбежны как различные толкования тех или иных ее проблем, так и отдельные неточности, авторы с признательностью примут советы, пожелания и замечания по содержанию книги.

Введение

В зависимости от технических возможностей растительные организмы могут быть исследованы на различных уровнях познания соответствующей наукой или разделом науки. Так, на онтогенетическом уровне, на уровне целостного организма исследованием растительных объектов занимаются морфология и физиология; на тканевом — анатомия растений; на молекулярном — молекулярная биология и генетика; на клеточном — цитология; на органном — морфология; на популяционном — популяционная генетика, систематика; на видовом — систематика; на биогеоценотическом — геоботаника, экология и биогеоценология; на биосферном и космическом — биогеоценология и астроботаника.

Наиболее известный раздел ботаники — морфология растений, истоки которой уходят в глубокую древность. Родоначальником ее по праву можно назвать Теофраста. В своем обширном труде «История растений» он различал корни, стебель, листья (простые и сложные), почку, цветок, плод; выделил вегетативное и семенное размножение растений, разные жизненные формы — деревья, кустарники, многолетние и однолетние травы. До конца XVIII в. указанный раздел носил в основном описательный характер. В настоящее время развивается несколько почти самостоятельных направлений: сравнительно-морфологическое (широко используется при определении подлинности лекарственного сырья), филогенетическое, экспериментальное, онтогенетическое. Их сфера — изучение внешнего облика вегетативных и генеративных органов.

Со времени изобретения микроскопа зародилась анатомия растений. Ее основоположниками следует считать итальянского ученого Марчелло Мальпиги и английского ботаника Неелю Грю, которые в 1671 г. одновременно, но независимо друг от друга, сделали сообщение о клеточной структуре вегетативных органов растений. Наибольшую известность Н. Грю получил после опубли-

ликования своего труда «Анатомия растений» (1682), в котором изложил результаты исследований по их микроскопии и органографии. В настоящее время эта область ботаники делится на несколько разделов или направлений в зависимости от применяемых методов, задач и вопросов, которые ставятся перед исследователем. Раньше других возникла описательная анатомия. В ее развитии несомненны заслуги деятелей науки XIX в. — русского И.П. Бородина и поляка Э. Страсбургера, который одновременно с русским ученым В.И. Беляевым изучил особенности митоза и мейоза.

Анатомические исследования лежат в основе таких наук, как цитология и эмбриология. Новые направления в анатомии растений — физиологическая анатомия (Г. Габерландт, В.Г. Александров, В.Ф. Раздорский), экологическая (Б.А. Келлер и др.), экспериментальная (Л.А. Иванов, В.Ф. Раздорский, Н.П. Кренке). С 1877 г., когда была опубликована работа А. де Бари (1831—1888) «Сравнительная анатомия вегетативных органов явнотрачных и папоротников», данная область ботаники развилась в крупный раздел. Кроме того, этот немецкий ученый заложил научные основы науки о грибах (микологии) и болезнях растений (фитопатологии). Де Бари известен также как выдающийся учитель, в лабораторию которого стекались молодые исследователи из многих стран, в том числе из России. Первыми его учениками были М.С. Воронин и А.С. Фаминцын. Сравнительная анатомия — один из основных методов диагностики лекарственного растительного сырья. Она тесно связана с систематикой растений, способствуя решению вопроса о различиях близкородственных, но морфологически трудно различимых видов и более крупных систематических групп.



Андрей Сергеевич Фаминцын
(1835—1918)

Жизнедеятельность растительных организмов изучает физиология растений. Ее истоки уходят в середину XVII в., когда было положено начало исследованиям их питания. Дальнейшее развитие работ данного раздела ботаники шло по пути подробного рассмотрения основных функций растения (питание, превращение

веществ, рост, развитие), что составило основные задачи физиологии растений как науки. С ней связаны имена крупнейших русских ученых А.С. Фаминцына, Д.Н. Прянишникова, С.П. Костычева, Н.А. Максимова, М.С. Цвета, Н.И. Лунина, В.Н. Любименко, К.А. Тимирязева, всю жизнь посвятившего изучению фотосинтеза, и ряда других. Большое разнообразие проблем обуславливает и разнообразие методов, которые она использует. На рубеже XVIII–XIX вв. завоевания в исследовании физиологии растений определялись успехами химии. В дальнейшем не меньшей была зависимость от достижений физики (особенно в познании фотосинтеза). В настоящее время все больше применяются электронная, фазово-контрастная, ультрафиолетовая, люминесцентная микроскопия, метод меченых атомов, различные методы хроматографии (ГЖХ, ВЭЖХ, ТСХ и колоночная хроматография), электрофорез и др. Тесно переплетены с ней и совсем новые направления в постижении биологических особенностей растительного организма. Это астроботаника, основоположником которой является профессор Г.А. Тихов (1875–1960), изучающая поведение растений в космосе, а также ботаническая бионика, занимающаяся моделированием биологических процессов.



Иван Парфеньевич Бородин
(1847–1930)



Дмитрий Николаевич Прянишников
(1865–1948)



Михаил Семенович Цвет
(1872—1919)



Сергей Павлович Костычев
(1877—1931)



Николай Иванович Луин
(1854—1937)



Климент Аркадьевич Тимирязев
(1843—1920)

Наука, исследующая такие свойства организмов, как наследственность и изменчивость признаков, получила название «генетика». Эти свойства интересовали людей уже в те времена, когда писали свои труды древние греки. С биологической точки зрения наследственность всегда была неотъемлемой частью любого определения жизни. Задача генетики — познание наследственных

свойств организма, выявление путей, по которым передаются они от клетки к клетке, от организма к организму, определение механизма передачи признаков и, конечно, материальной основы, от которой зависят изменчивость и наследственность. Развитию этой науки способствовали успехи в области цитологии в конце XIX в. Следует отметить заслуги И.Н. Горожанкина, И.Д. Чистякова, В.И. Беляева, Э. Страсбургера и других в исследовании структуры цитоплазмы, хромосом и ядра, типов деления ядра.



Иван Николаевич Горожанкин
(1848–1904)



Иван Доросеевич Чистяков
(1843–1877)

Временем рождения генетики считают 1900 г., когда после 35-летнего ее забвения и непризнания независимо друг от друга голландцем Э. Де Фризом (1848–1935), немцем К.Э. Корренсом (1864–1933) и австрийским ученым Х. Чермаком (1871–1962) были заново открыты законы Г.И. Менделя, которые выведены им с помощью метода гибридизации: единообразия (все поколения по фенотипу одинаковые); расщепления, по которому расщепление происходит в соотношении 3:1 по фенотипу и 1:2:1 – по генотипу; и независимого расщепления признаков. Термин «генетика» был введен в 1907 г. англичанином У. Бэнсоном.

В XX в. наука о наследственности и изменчивости организмов стала бурно развиваться. В нашей стране с 20-х по 30-е гг. она

получила всеобщее признание и стала занимать одно из первых мест в мире. У истоков российской генетики стояли такие выдающиеся ученые, как Н.К. Кольцов, С.С. Четвериков, Н.И. Вавилов, Н.П. Дубинин и др.



Грегор Иоганн Мендель
(1822–1884)



Николай Иванович Вавилов
(1887–1943)

О роли генетики Н.К. Кольцов писал: «Я считаю вправе утверждать, что хромосомная теория наследственности является самым крупным теоретическим достижением в биологии нашего времени. Она занимает то же место в биологии, как молекулярная теория в химии и теория атомных структур в физике. Биологическая мысль ближайших десятилетий будет развиваться, несомненно, под влиянием хромосомной теории наследственности».

В настоящее время генетика имеет немалые успехи. Изучается характер воздействия на наследственность различных факторов в период космических полетов не только человека, но и растительных объектов. Возникли новые ее разделы, в частности генная инженерия как мощный метод управления наследственностью и клонирования организмов.

Давая краткую характеристику взаимосвязи ботаники с другими разделами естествознания, особо следует выделить ее роль в подготовке провизоров и фармацевтов. Являясь одной из базовых дисциплин для усвоения курса фармакогнозии, она позволяет освоить

методы макро- и микроскопических исследований различных органов растений, изучить вопросы первичного и вторичного синтеза, накопления действующих веществ, роста и питания растений, обмена веществ и многое другое.

Все перечисленные вопросы учебной программы изложены в соответствующих разделах данной книги, которую отличает от других изданий, прежде всего, то, что здесь:

- приведена историческая справка о зарождении и развитии школы ботаников Сибири;

- конкретно аргументирована востребованность анатомо-морфологического описания растений для теоретического и практического курса фармакогнозии;

- на примере биологически активных веществ (БАВ) показаны роль и значение продуктов первичного и вторичного синтеза растений для практической фармации;

- материал изложен, главным образом, на примере лекарственных растений сибирской флоры, сырьевые ресурсы которой служат для создания различных лечебных форм.

Раздел I

АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Глава 1. Клетка

История изучения клетки

Клетка — основной структурный элемент живого организма растений и животных. Наука, изучающая ее, носит название «цитология» (*kytos* — клетка, *logos* — учение).

Клетка была открыта в 1665 г. английским физиком Робертом Гуком (1635—1703), впервые применившим микроскоп для изучения биологических объектов. Рассматривая поперечные срезы стебля бузины и кору пробкового дерева (пробку), он заметил мельчайшие полости, напоминающие ячейки пчелиных сот, и назвал их клетками. Р. Гук видел мертвые клетки, от которых остались лишь клеточные оболочки, окружающие пустые полости, и не придавал большого значения своему открытию.

Однако его исследования возбудили интерес среди биологов. Англичанин Н. Грю и итальянец М. Мальпиги описали клеточное строение листьев, стеблей и корней. Их по праву можно назвать основоположниками анатомии растений. Благодаря усовершенствованию микроскопа Антони ван Левенгук наблюдал одноклеточные организмы — бактерии, инфузории, грибы, эритроциты. В 1676 г. им был описан хроматофор у водоросли спирогиры. В 1824 г. Р. Дютроше окончательно подтвердил обособленность и морфологическую самостоятельность клеток как основных элементов строения живых организмов. Впервые проведя мацерацию тканей, т.е. разъединение их в результате разрушения межклеточного вещества, он показал, что ткань образована из отдельных клеток, склеенных между собой.

В 1825 г. чешский ученый Я. Пуркинье (1787—1869) заметил, что клетка заполнена полужидким веществом, которое он назвал протоплазмой. В 1831 г. Р. Броун в своей работе по способам оплодотворения у орхидных описал ядро и дал ему название *nucleus*. Исследования ученых XIX в. значительно обогатили цитологию. Труды немецкого ботаника М.Я. Шлейдена и зоолога Т. Шванна

доказана общность структуры клеток у растительных и животных организмов. Они своими исследованиями в 1838–1839 гг. завершили обоснование теории клеточного строения всех организмов.



Маттиас Якоб Шлейден
(1804–1881)



Теодор Шванн
(1810–1882)

Большое значение для ее формирования имели работы крупных русских ученых К.Ф. Вольфа (1734–1794), К.М. Бэра (1792–1876) (в области эмбриологии), а также ботаника П.Ф. Горьнинова (1796–1865), который в 1834 г., использовав свой опыт и обобщив накопленные данные других исследователей о микроскопическом строении организмов, высказал положение о том, что у растений и животных имеются сходные структурные элементы — клетки.

Важный вклад в дальнейшее развитие данной теории внес немецкий ученый Р. Вирхов (1821–1902), рассматривавший клетку как мельчайший морфологический элемент, наделенный всеми свойствами жизни. Вслед за Т. Шванном он доказал, что основным структурным элементом клетки является ее содержимое — ядро и протоплазма, а не оболочка. Хотя Р. Вирхов недооценивал значение организма как целостной системы, он окончательно утвердил представление о том, что новые клетки возникают только путем деления предшествующих клеток и выразил это в форме афоризма: «*Omnis cellula e cellula*» (каждая клетка из клетки).

Теория клеточного строения наряду с законом сохранения энергии и эволюционным учением Ч. Дарвина стала одним из трех величайших открытий XIX в. в области естествознания.

Методы исследования клетки

Световая микроскопия. Первые увеличительные стекла (линзы) появились в XI в., а в конце XIII столетия в Северной Италии были изготовлены первые очки, которые в то время считались дорогостоящим предметом роскоши. В 1590 г. в Голландии в Мильдебурге был создан первый микроскоп. Сыновья оптического мастера Янсена, играя в мастерской отца, случайно соединив две линзы, обнаружили сильно увеличивающий эффект. Это послужило основанием для конструирования примитивного микроскопа. Голландец А. ван Левенгук (1632—1723) впервые изготовил 247 различных линз, дающих увеличение в 250—300 раз, что позволило открыть мир мельчайших одноклеточных существ. Результаты его исследований в Королевской академии наук (Англия) не были оценены по достоинству, и только естествоиспытатель и изобретатель Р. Гук обратил на эти открытия внимание. Он самостоятельно сконструировал настоящий микроскоп с окуляром и объективами.

Появление микроскопа в России связывают с путешествиями Петра I (1698) и его встречей с А. ван Левенгуком. Совершенствованием данного прибора (под руководством академика Л. Эйлера) занимался И. П. Кулибин.

Световая микроскопия дает представление о строении организмов на клеточном уровне.

Следует отметить, что, несмотря на максимальное увеличение в 2 000 раз и более, обеспечиваемое световым микроскопом, большинство структурных элементов клетки при работе с ним все же остается незамеченным. Даже на препарате хорошего качества из-за особенностей фиксации может быть искажена истинная картина клеточной структуры. «В световой микроскоп цитоплазма представлялась гомогенной, оптически пустой, а пластиды в процессе их развития нельзя было отличить от митохондрий» (цитир. по А. Фрей-Висслингу). До самого последнего времени не был решен вопрос о том, является ли так называемый аппарат Гольджи реально существующей структурой или это артефакт.

Электронная микроскопия. Данный метод обладает хорошей разрешающей способностью. При увеличении в 10^5 — 10^6 раз ученые исследуют клетку на субмикроскопическом уровне. С помощью электронного микроскопа была изучена структура цитоплазмы и отдельных органелл клетки. Информация о структуре клеточных

элементов дала возможность объяснить целый ряд физиологических процессов живого организма.

Люминесцентная и фазово-контрастная микроскопия. Данные методы открыли широкие возможности в познании живых клеток, их органелл и всевозможных включений в неповрежденном виде. Так, хлорофилл, содержащийся в хлоропластах растительных клеток, обладает ярко-красной люминесценцией и может быть обнаружен в дифференцирующихся клетках меристем, а митохондрии в живой клетке пленки лука в фазово-контрастном микроскопе находятся в броуновском движении, при этом клетка выглядит не плоскостным, а объемным препаратом.

Гистохимический метод. Используя специфические реакции, исследователь может установить химическую природу минеральных и органических включений в клетках. Этот метод особенно важен при исследовании лекарственных растений, так как может помочь в диагностике сырья и определении его качества.

Метод микрохирургии. Указанный метод начал применяться с конца XIX в. С помощью микрохирургии проводятся операции по извлечению и трансплантации ядра из одной клетки в другую. Она позволяет изолировать ядро из клетки для выяснения его роли в ее жизни.

Авторадиография. Используя свойства меченых радиоактивных изотопов, исследователь, вводя в организм функционирующего растения органические вещества, способен определить их локализацию не только в самих клетках, но и в отдельных органеллах. Этот метод дает ценные данные по месту синтеза и перемещению пластических веществ клетки.

Метод скоростного (фракционного) центрифугирования. Метод позволяет изолировать отдельные органоиды и способствует изучению не только химической природы отдельных составных частей клетки, но и их функций.

Метод культуры тканей. Первые попытки выращивания в искусственных условиях мельчайших кусочков растительных тканей осуществил Ректингер (1893), но опыты не дали положительных результатов. В 1902 г. Г. Габерландт выращивал клетки различных тканей, но из-за отсутствия соответствующей техники не мог достичь больших успехов. Тем не менее историческая заслуга этого ученого заключается в предвидении значимости указанного метода для биологических исследований в будущем. Сейчас с его

помощью выращивают штаммы клеток и целые организмы, устойчивые против различных патологий. Метод дает возможность установить степень участия клеток различных органов растений в синтезе тех или иных групп природных соединений, а также выяснить природу химических предшественников биологически активных веществ. Интересную информацию с помощью культуры тканей можно получить по анатомо-морфологической характеристике каллуса. Его паренхимные клетки очень полиморфны, хотя по форме похожи. При изучении каллусных клеток исследователь может выявить характер морфологической и биохимической дифференциации. В России метод культуры начал использоваться в 60-х гг. XX столетия по инициативе коллектива московских физиологов под руководством проф. Р.Г. Бутенко. Пионером в использовании метода культуры тканей лекарственных растений в Сибири стала кафедра фармакогнозии СибГМУ (проф. Л.Н. Березнеговская и ее ученики).

Строение клетки

Клетки растительных и животных организмов различаются по размеру, форме и строению. У растений они, как правило, имеют в среднем размер от 1 до 100 мкм. Иногда они могут быть видимыми невооруженным глазом — в мякоти спелого арбуза, печеного картофеля, в плодах citrusовых. Размеры их — до 1 мм. Клетки волокон льна достигают 4 см, крапивы — 8 см. Отдельные млечные трубочки могут быть до 3–4 м. Количество клеток по статистическим данным огромно. Так, мякоть листа яблони, по данным Е. Амелунга, содержит 50 млн клеток.

По форме растительные клетки делятся на паренхимные (изодиаметрической формы) и прозенхимные, длина которых превышает ширину более чем в два раза.

С поверхности растительная клетка окружена пектоцеллюлозной оболочкой. Содержимое ее — протопласт (термин введен И. Ганштейном в 1880 г.) — важнейший субстрат жизнедеятельности клетки, который включает в себя цитоплазму и все ее органоиды.

Молодая растительная клетка имеет тонкую оболочку, цитоплазму, занимающую всю ее полость, очень маленькие вакуоли, ядро, расположенное в центре, а также все остальные активно функционирующие в цитоплазме органоиды.

В отличие от животной клетки растительная характеризуется наличием пектоцеллюлозной оболочки (у животной клетки на поверхности — белково-липидная мембрана), а также пластид, что обеспечивает способность к автотрофному типу питания (животные организмы — гетеротрофы). Схема ее строения представлена на рис. 1. От 10 до 20% объема клетки занимает ядро с одним, иногда двумя ядрышками. Его размеры составляют 3—100 мкм, величина пластид — от 3 до 24 мкм, митохондрий — от 2 до 10 мкм.

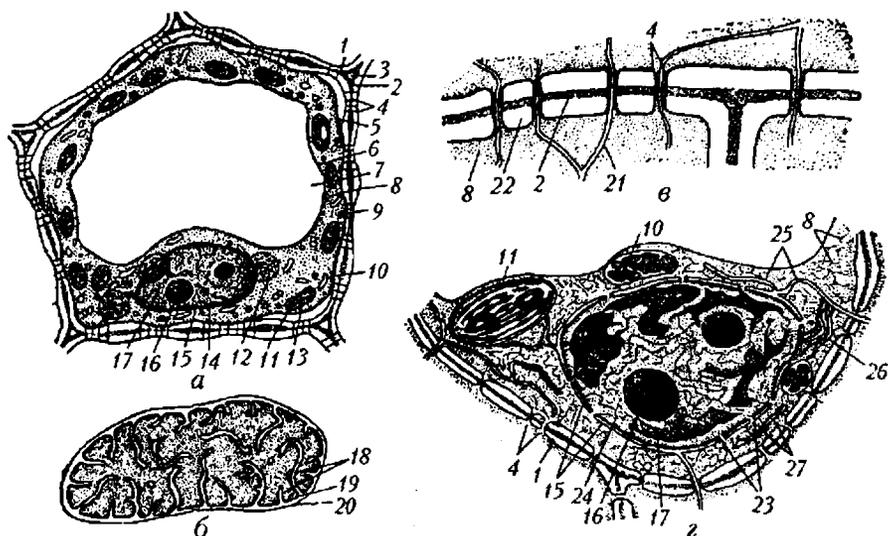


Рис. 1. Строение растительной клетки: *a* — взрослая, слегка спазмализированная клетка; *б* — митохондрия; *в* — схема клеточных оболочек трех смежных клеток; *г* — фрагмент взрослой клетки; 1 — оболочка клетки; 2 — срединная пластинка; 3 — межклетник; 4 — плазмодесмы; 5 — плазмалемма; 6 — тонопласт; 7 — вакуоль; 8 — цитоплазма; 9 — капля жира в цитоплазме; 10 — митохондрия; 11 — хлоропласт; 12 — гранулы в хлоропласте; 13 — крахмальное зерно в хлоропласте; 14 — ядро; 15 — ядерная оболочка; 16 — ядрышко; 17 — хроматиновая сеть в ядре; 18 — кристы, между ними матрикс; 19, 20 — мембраны митохондрии; 21 — элементы эндоплазматической сети, проходящие через плазмодесменные каналы; 22 — первичная клеточная оболочка; 23 — поры в ядерной оболочке; 24 — ядерный сок; 25 — эндоплазматическая сеть; 26 — диктиосома; 27 — рибосома

Митохондрии многочисленны и занимают 10—20% объема клеток. Размер лизосом, аппарата Гольджи равен 0,5—2 мкм, рибосом — 0,015 мкм. Сферосомы (размер от 0,25 до 1 мкм) свободно лежат в цитоплазме и в живых клетках очень подвижны. Все вышеперечис-

ленные органоиды также находятся в цитоплазме, в которой различают массу пузырьков, цистерн, сеть мембран, а также вакуоли, через поры пектоцеллюлозной оболочки которой с помощью плазмодесм расположенные рядом клетки сообщаются между собой.

Цитоплазма и ее движение

Термин «цитоплазма» был введен в 1862 г. Ф.А. Келлинером. Она представляет собой гидрофильную коллоидную систему, напоминающую густую вязкую жидкость, близкую по консистенции к глицерину. Цитоплазма не однородна. Под электронным микроскопом в ней обнаружены многочисленные мембранные структуры в виде пузырьков и тончайших канальцев. Это субмикроскопическое строение получило название эндоплазматической сети или плазматического ретикулума. Эндоплазматическая сеть впервые была обнаружена в 1945 г. К.Р. Портером и Р. Кальманом. Все ее структуры заполнены энхилемой, представляющей собой разбавленный раствор продуктов жизнедеятельности протопласта. Поверхность мембраны ретикулума может быть шероховатой (гранулярной) или гладкой (агранулярной). Стенки гранулярных мембран со стороны цитоплазмы усажены гранулами — рибосомами, основной функцией которых является синтез белка. Агранулярный ретикулум обычно развит слабее. Однако в специализированных клетках, содержащих большое количество эфирных масел, смол, каучука, он развит достаточно сильно и, по-видимому, участвует в синтезе и транспорте указанных продуктов биосинтеза.

Используя метод микрохирургии, ученые установили, что, кроме эндоплазматического ретикулума, в цитоплазме четко определяется наличие трех слоев:

- наружный, прилегающий к клеточной оболочке, — плазмалемма (белково-липидная мембрана толщиной около 100 Å);
- внутренний, как бы выстилающий слой крупных вакуолей — тонопласт (более тонкая, но также белково-липидная мембрана);
- мезоплазма — матрица цитоплазмы.

Плазмалемма и тонопласт выполняют барьерную функцию, обладая полупроницаемыми свойствами. Пока клетка жива, пока не нарушена ее структура, плазматическая мембрана, да и тонопласт не пропускают молекул крупнее молекул воды. В мертвых клетках через них беспрепятственно могут диффундировать любые молекулы. Это свидетельствует о том, что явление плазмолиза

можно наблюдать только у живых клеток с неповрежденной структурой цитоплазмы (рис. 2). Плазмалемма, тонопласт и весь матрикс цитоплазмы обладают эластичностью, что доказывает наличие четко выраженной структуры. Продавливая мембрану микроиглой манипулятора, мы не повреждаем ее. При прекращении надавливания (удалении иглы) плазмалемма занимает исходное положение. Наличие структуры мезоплазмы можно легко доказать опытом с перемещением частиц металла в магнитном поле. После окончания действия магнита частицы металла возвращаются на прежнее место. То же доказывают простые опыты со слизевиками. Тело слизевика помещали на различные фильтры (марлю, бумагу и т.д.), и без дополнительной нагрузки оно медленно протекало через препятствие. Но достаточно было продавить его с усилием через марлю (с отверстиями диаметром 0,5 см), жизненные функции его нарушались. Клетка способна вынести равномерное давление до 1000 атм (около 100 МПа), но одностороннего давления не выдерживает. Нарушается структура, и она погибает.

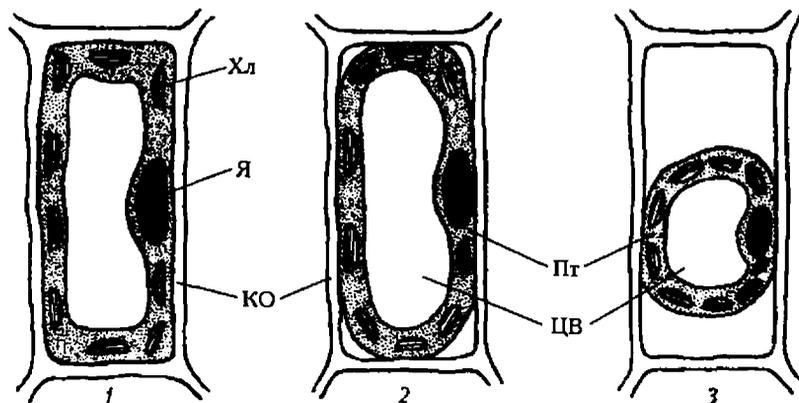


Рис. 2. Схема плазмолиза: 1 — клетка в состоянии тургора (в изотоническом растворе); 2 — начало плазмолиза (клетка, помещенная в 6%-й раствор соли); 3 — полный плазмолиз (клетка, помещенная в 10%-й раствор соли); КО — клеточная оболочка; Пт — протопласт; Хл — хлоропласт; ЦВ — центральная вакуоль; Я — ядро

Структурная устойчивость дисперсной системы мезоплазмы обеспечивается наличием коацерватных белковых частиц и сольватной их оболочки. Коацервация коллоидных частиц (величина коллоидной части равна 1–500 мкм; 1 мкм = 10^4 Å) — это слипание и притягивание диполей молекул воды вследствие электриче-

ских зарядов концевых групп аминокислот полипептидных цепочек белков коацерватных комочков. Диполь воды ($\text{H}_2^+ \leftarrow \rightarrow \text{O}^-$) поляризован и, присоединяясь к таким комочкам, создает прочную сольватную оболочку вокруг них. Чем ближе он к белкам, тем прочнее присоединен. Сравнительно легко могут быть отняты молекулы воды наружных слоев сольватной оболочки. В этом суть устойчивости коллоидной системы мезоплазмы и объяснение поступления воды в клетку благодаря ярко выраженной гидрофильности коллоидных частиц цитоплазмы.

Таким образом, цитоплазма — коллоидная гелеобразная система со сложной структурой. Если ее нарушить, то в клетке начнется самопереваривание, и она погибнет, хотя химический состав цитоплазмы не изменится. В клетке разрушается субмикроскопическая структура, необходимая для осуществления нормальной жизнедеятельности.

Химическим составом цитоплазмы в течение всей своей творческой деятельности занимался отечественный биохимик А. Кизель. В его монографии отмечается, что основную массу цитоплазмы в процентном отношении занимает вода (около 85%), а 15—18% приходится на сухой остаток.

Жизнедеятельность клетки, в основном, определяют белки. Их количество, как видно из табл. 1, практически одинаково как в животных, так и в растительных клетках, хотя по другим компонентам они существенно различаются.

Таблица 1

Класс веществ	Количество веществ, %, в клетке	
	растительной	животной
Белки	40	44
Жиры (липиды)	2	25
Углеводы	44	25
Минеральные и другие вещества	13—14	6

Всем живым клеткам свойственно перемещение цитоплазмы. Оно не изменяет очертаний растительной клетки из-за наличия по ее периферии пектоцеллюлозной оболочки. А вызвано это перемещение может быть резким изменением температуры или яркости освещения. Особенно его удобно наблюдать у клеток с постенным слоем цитоплазмы и расположенными в ней хлоропластами. По перемещению цепочки хлоропластов можно судить о постепенном движении, когда

цитоплазма плавно перемещается в одном направлении. Такой тип движения характерен для клеток зеленых водорослей.

В клетках покрытосеменных растений (в волосках молодых побегов, тычиночных нитях) можно наблюдать струйчатое движение. В этом случае цитоплазма клетки расположена не только по стенно, но и в виде плазматических тяжей, пересекающих центральную вакуоль. Ядро обычно размещается ближе к центру. Тяжи цитоплазмы могут менять свое положение, форму и размер.

В клетках водных растений, например элодеи («водяная чума») или валлиснерии, цитоплазма имеет сугубо пристенное расположение, движение ее происходит наподобие приводного ремня. О нем хорошо судить по перемещению хлоропластов.

Вакуоль и пигменты клеточного сока

В каждой клетке имеется крупная или много мелких вакуолей, заполненных клеточным соком. Ее значение определяется следующими факторами.

Во-первых, являясь резервуаром для водорастворимых веществ, создающих концентрацию осмотически активных веществ, вакуоль принимает непосредственное участие в водном балансе клетки.

Во-вторых, это место, где образуются соли, обезвреживающие токсическое действие многих метаболитов.

В-третьих, в вакуолях локализуются многие эргастические вещества.

Наконец, здесь сосредоточены водорастворимые пигменты, придающие окраску корнеплодам (свекла), плодам (вишня, жимолость, слива, брусника, смородина), лепесткам цветков (василек, примула, гортензия, мальва и др.).

Пигменты клеточного сока — вещества фенольной природы, хорошо растворимы в воде и окрашивают органы растений в красный, розовый, синий, голубой, желтый и бурый цвета. Палитра красных и синих оттенков обусловлена наличием антоцианов, строение которых установлено в 1913—1916 гг. немецким ученым Р. Вильштеттером. Ан-



Рихард Вильштеттер
(1872—1942)

тоцианы — растительные хамелеоны, как их образно назвал М.С. Цвет за разнообразие окраски и способность ее быстро изменять. У растений (корнеплодов, цветков) они встречаются наиболее часто. Их расцветка может зависеть от клеточного сока: при рН 3,0 проявляется красная, при рН 8,5 — фиолетовая, а при рН 11,0 — синяя. Окраска плодов зависит и от количества антоцианов. Если их много, обычно она темно-пурпуровая, мало — синяя. Позднее было установлено, что пигментация может зависеть от комплексообразования антоцианов с ионами металлов — процесса возникновения хелатов. Комплексы с калием обуславливают пурпурную окраску, с кальцием и магнием — синюю. Голубое красящее вещество воронковидных цветков василька идентифицировано как железо-алюминиевый хелат.

Желтые пигменты представлены флавоноидами различной химической природы, чаще всего это гликозиды кверцетина, кемпферола и мирицетина. Наиболее распространены агликоны апигенин, лютеолин и трицин.

Пигменты клеточного сока издавна привлекают внимание исследователей как активные метаболиты клетки. Они участвуют в процессах дыхания, биологического окисления, могут быть промежуточными катализаторами при окислении аскорбиновой кислоты. Пигменты играют важную роль и в защите растений от холода. Флавоноиды имеют большое значение в качестве источника лечебных средств. Они усиливают иммунитет, обладают антигрибковым и бактерицидным эффектом, Р-витаминной активностью, защищают организм от воздействия радиации, препятствуют нарушению проницаемости капилляров. Среди них выявлены также вещества со спазмолитическим, противовоспалительным и даже противоопухолевым действием.

Пластиды и их пигменты

Термин «пластиды» произошел от греческого слова *plastos* — созданный, образованный. Это постоянные органоиды клеток зеленых растений. Грибы, бактерии, слизевики, а также сине-зеленые водоросли их не имеют. Первые наблюдения и описания пластид — хроматофоров (носителей окраски у водорослей) и хлоропластов сделаны А. ван Левенгуком в 1676 г. Детальное же исследование проведено в 1882 г. А. Шимпером. Он описал три вида пластид: лейкопласты, хромопласты и хлоропласты (рис. 3–5).

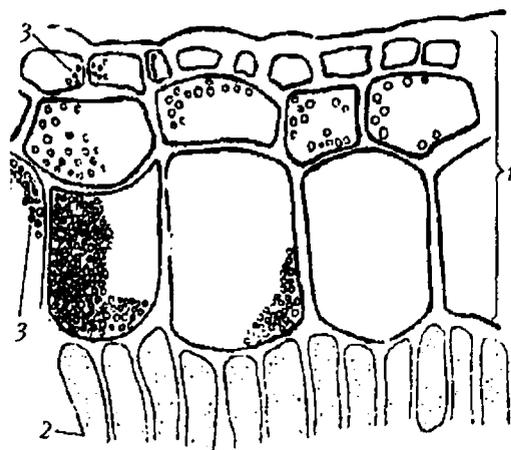


Рис. 3. Пластиды в клетках трехслойной эпидермы фикуса: 1 — клетки эпидермы; 2 — клетки столбчатой паренхимы; 3 — лейкопласты

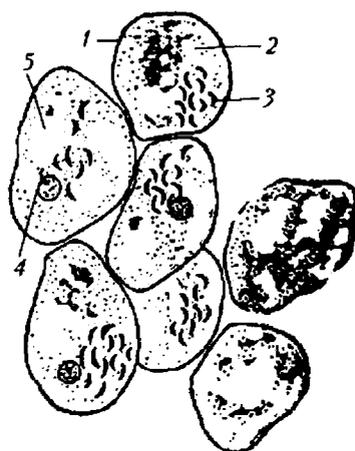


Рис. 4. Пластиды в паренхимных клетках мякоти плода рябины: 1 — оболочка клетки; 2 — цитоплазма; 3 — хромопласты; 4 — ядро; 5 — вакуоль

Лейкопласты — бесцветные пластиды, в которых отсутствуют пигменты. Это округлые, очень мелкие белково-липидные тельца с двойной мембраной, окружающей мелкозернистый гомогенный матрикс. Структура наиболее примитивная — ламеллярные элементы отсутствуют. Лейкопласты имеются во многих органах растений и в значительных количествах (в клетках эмбриональных тканей, в подземных органах, например клубнях картофеля, в эпидермальных клетках многих однодольных растений). Основная их функция — плацдарм для формирования крахмальных зерен. В связи с этой функцией данная группа лейкопластов получила специфическое название амилопласты. Бесцветные пластиды способны накапливать и белки — протеопласты (у орхидей).

Хромопласты содержат каротиноиды и имеют желто-оранжевую окраску. Это стареющие пластиды, представляют собой видоизмененные хлоропласты. Форма их более или менее округлая, но чаще многогранная, треугольная, игловидная, веретенообразная из-за наличия в них кристаллов каротина, свободно лежащих в строме. Встречаются хромопласты в лепестках цветов (лютика, настурции, ноготков), в плодах (рябины, шиповника, спаржи, ландыша), реже в вегетативных и подземных органах.

Внутренняя ультраструктура строма (матрикс) нарушена, изредка напоминает структуру хлоропласта. В хромопластах нередко накапливаются белки и жиры. Важна роль этих пластид: обладая желтой окраской, они привлекают насекомых и этим способствуют опылению, а также распространению семян и плодов.

Хлоропласты — зеленые пластиды. У высших растений они имеют овальную форму и часто именуется хлорофилловыми зёрнами. Эти белково-липидные органоиды состоят на 50% из белка и на 30% из липидов, содержат от 9 до 10% хлорофиллов, 1–2% каротиноидов. Кроме того, в строме имеются разнообразные ферменты, витамины К и Е, а также микроэлементы Fe, Cu, Mn и Zn, рибонуклеиновая (РНК) и дезоксирибонуклеиновая (ДНК) кислоты. Хлоропласт по своей структуре и функциям — довольно автономная и структурно совершенная органелла, в которой происходит синтез органических веществ за счет аккумуляции солнечной энергии (фотосинтез) и процесс фотосинтетического фосфорилирования (образование пластидного аденозинтрифосфата — АТФ). Снаружи хлоропласт покрыт двойной белково-липидной мембраной, внутри же находится его матрикс, или строма, а в ней обычно заключены мелкие, более густо окрашенные в зеленый цвет зёрна — граны.

Структура хлоропласта — гранулярная (рис. 6). Каждая грана состоит из стопки мелких дисков — тилакоидов. Они связаны друг с другом перемычками, которые могут быть нитчатыми или пластинчатыми и называются ламеллами. В каждом диске (тилакоиде) имеется четыре монослоя молекул хлорофилла, чередующиеся с семью слоями белка и четырьмя монослоями липида (рис. 7).

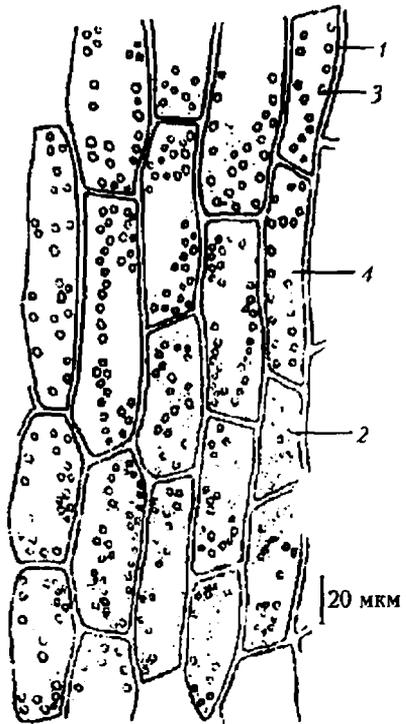


Рис. 5. Пластиды в клетках листа валлиснерии: 1 — оболочка; 2 — цитоплазма; 3 — хлоропласты; 4 — вакуоль

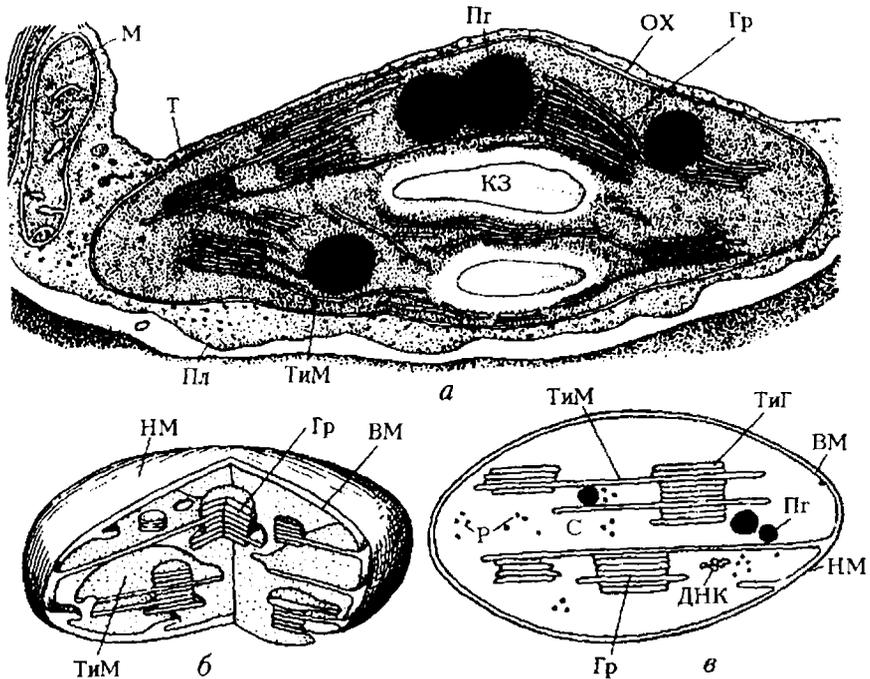


Рис. 6. Структура хлоропласта: *а* — хлоропласт и митохондрия в клетках мезофилла листа табака; *б* — хлоропласт в разрезе; *в* — схема строения хлоропласта; ВМ — внутренняя мембрана оболочки хлоропласта; Гр — грана; ДНК — нить пластидной ДНК; КЗ — крахмальное зерно; М — митохондрия; НМ — наружная мембрана; ОХ — оболочка хлоропласта; Пг — пластоглобула; Пл — плазмалемма; Р — рибосома хлоропласта; С — строма; Т — тонопласт; Тиг — тилакоид грани; Тим — межграный тилакоид (ламелла)

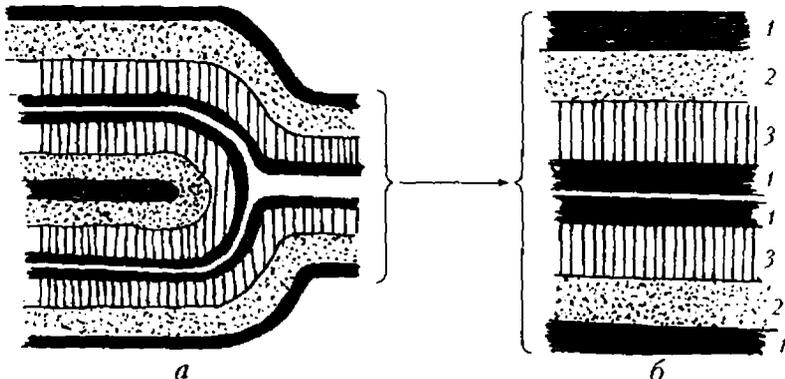


Рис. 7. Схемы строения тилакоида (*а*) и ламеллы (*б*): 1 — белок; 2 — хлорофилл; 3 — липиды и каротиноиды

Ламеллы, стромы и грани связаны в единую систему. Хлорофилл в гранах находится в строго определенном месте. Его молекулы располагаются между слоями белков и липидов, причем строго ориентированы к белку своим порфириновым ядром, а к липидам — спиртом-фитолом. В липидном слое расположены каротиноиды, что можно видеть на рис. 8.

Изменение этой строгой ориентации расположения хлорофилла приводит к нарушению процесса фотосинтеза и, по-видимому, служит причиной того, что до сих пор процесс фотосинтеза искусственно не воспроизведен.

Наиболее разнообразны пластиды у зеленых водорослей (один—два в клетке), они называются хромофорами и имеют форму спирально изогнутых лент (спирогира), звезд (зигнема), полых цилиндров.

Образование и взаимная связь пластид. Пластиды развиваются из пропластид — проламеллярных белково-липидных телц. Если тилакоиды не развиваются (предполагается, что их образование генетически заблокировано), возникают лейкопласты. Пропластиды увеличиваются в размере, начинается накопление крахмала. Образование хлоропластов также начинается с формирования пропластидных элементов, а из протохлорофилла образуется зеленый пигмент. В строме развивается система тилакоидов. Они могут формироваться как на свету, так и в темноте (рис. 9), но следует отметить, что на свету этот процесс идет быстрее, и тилакоиды становятся окрашенными.

Хромопласты образуются из хлоропластов. При этом тилакоиды разрушаются и в матриксе накапливаются богатые каротиноидами глобулы. Для хромопластов процесс формирования на этом кончается. В клетках с хромопластами фибриллярного типа глобулы рассасываются и происходит образование нитевидных структур, состоящих из белков и молекул каротиноидов (оранжево-красные плоды шиповника, рябины и др.). При упорядоченности

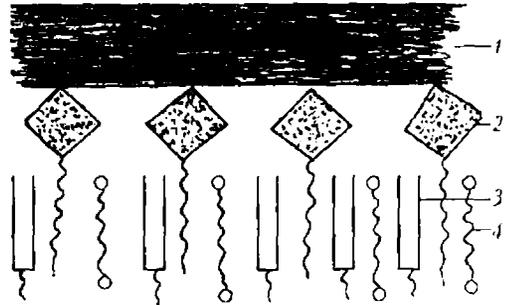


Рис. 8. Схема расположения молекул хлорофилла в хлоропластах: 1 — белок; 2 — хлорофилл; 3 — липиды; 4 — каротиноиды

фибриллярных структур формируются хромопласты кристаллоидного типа, например хромопласты корнеплода моркови.

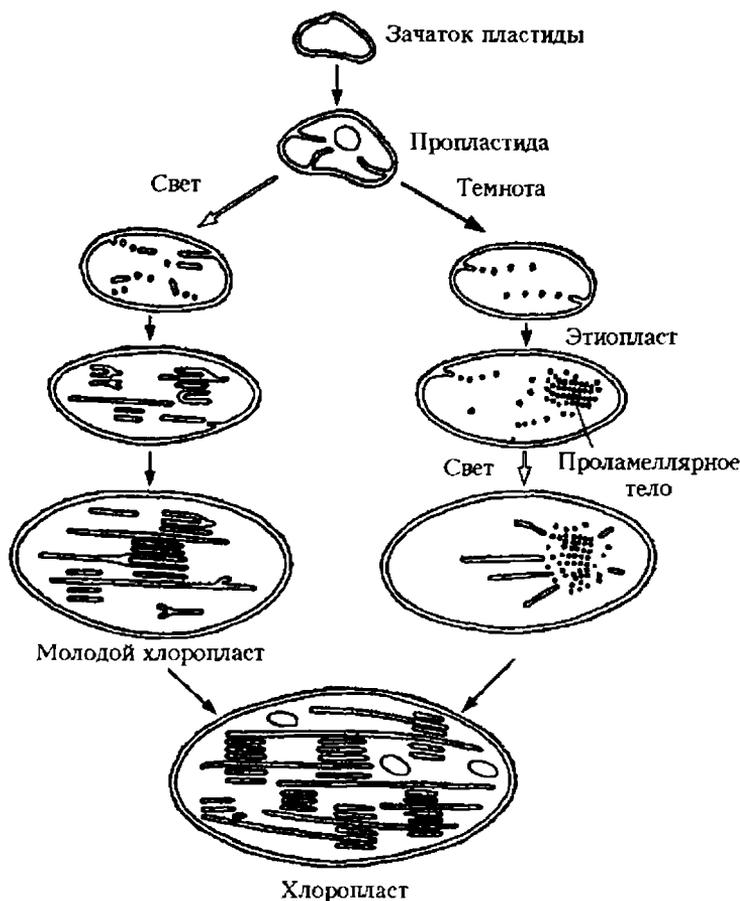


Рис. 9. Схема развития хлоропластов на свету и в темноте (модифицировано по Фрей-Висслингу и Мюлеталеру)

С разрушением хлорофилла и структуры хлоропластов возникает осенняя желто-оранжевая окраска листьев — проявляется окраска каротиноидов, локализованных в липидном слое тилакоидов хлоропластов. Предполагается связь хромопластов с синтезом витаминов. На это предположение наводит тот факт, что органы с большим количеством хромопластов обычно богаты раз-

личными витаминами. Структура важнейших хлорофиллов зеленых растений, каротиноидов и фитобилинов (пигментов водорослей) представлена на рис. 10–12.

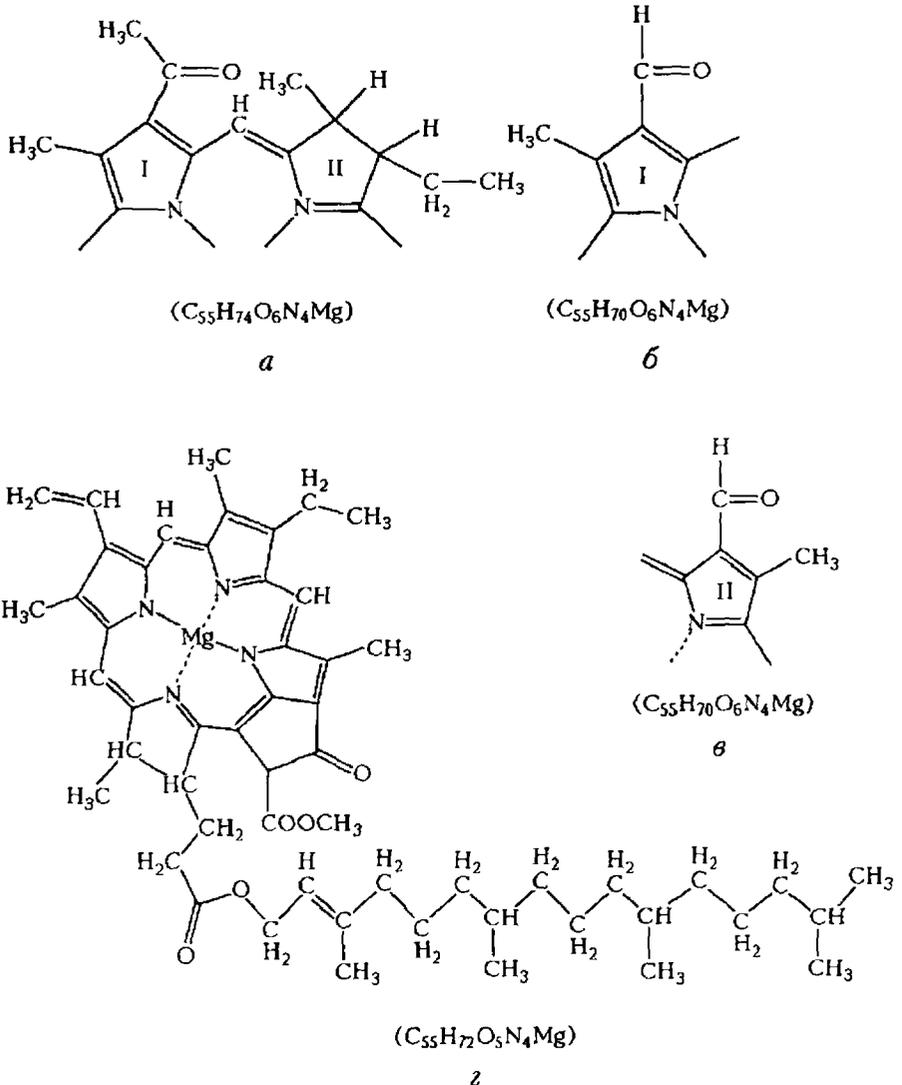


Рис. 10. Структурные формулы важнейших хлорофиллов: *a* — бактериохлорофилл А; *б* — хлорофилл А; *в* — хлорофилл В; *z* — хлорофилл С

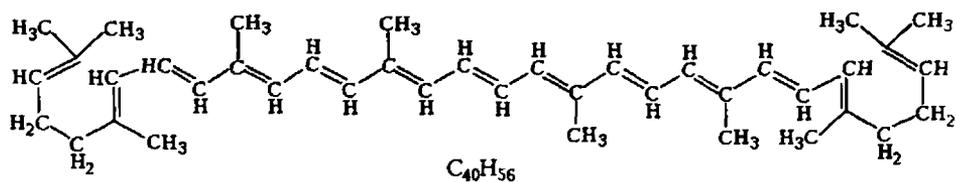
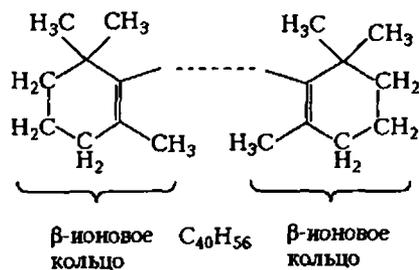
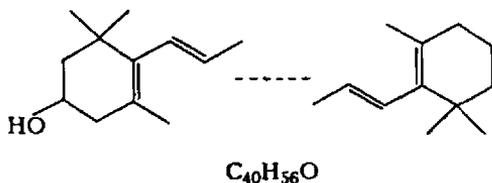
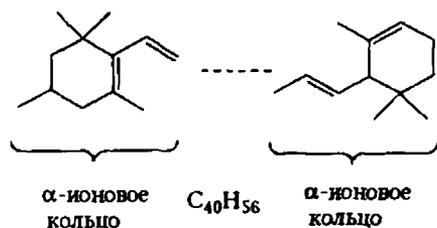
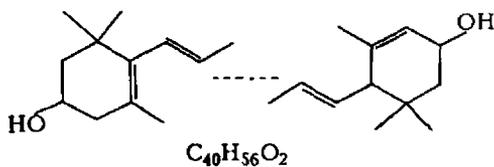
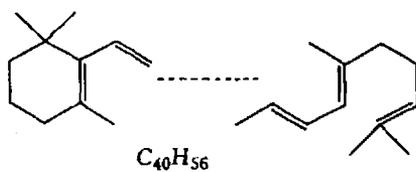
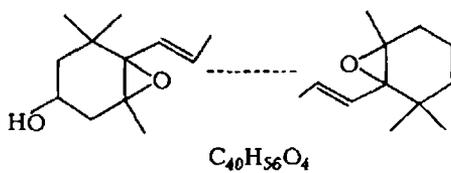
*a**b**v**z**d**e**ж**и*

Рис. 11. Структура молекул некоторых каротиноидов: *a* – ликопин; *b* – β-каротин; *v* – криптоксантин; *z* – α-каротин; *d* – лютеин; *e* – γ-каротин; *ж* – зеаксантин

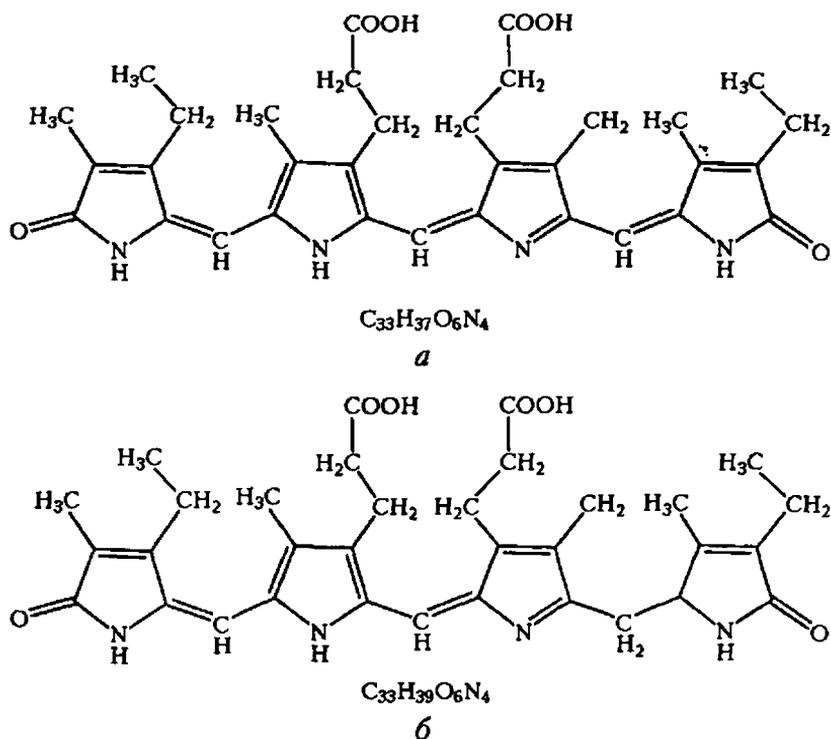


Рис. 12. Структура молекул фитобилинов: а — фикоцианин; б — фикоэритрин

Органоиды клетки

Митохондрии — «силовые станции» клетки. В них концентрируется энергия, которая запасается в «аккумуляторах» энергии — молекулах АТФ, а не рассеивается в клетке.

В клетках животных тканей митохондрии были обнаружены в 1882 г., а у растений — только в 1904 г. (в пыльниках кувшинки). Их биологические функции удалось установить после выделения и очистки фракции методом фракционного центрифугирования. В их составе находится 70% белка и около 30% липидов, небольшое количество РНК и ДНК, витамины А, В₆, В₁₂, К, Е, фолиевая и пантотеновая кислоты, рибофлавин, различные ферменты. Митохондрии имеют двоякую мембрану. Наружная изолирует органеллу от цитоплазмы, а внутренняя образует выросты кристы. Все пространство между мембранами заполнено матриксом (рис. 13).

Основная функция митохондрий — участие в клеточном дыхании — установлена в 1950–1951 гг. На наружных мембранах концентрируется сложная ферментная система цикла Кребса. При окислении субстратов дыхания освобождается энергия, которая тотчас же в процессе окислительного фосфорилирования, происходящего в кристах, аккумулируется в образующихся молекулах аденозиндифосфата (АДФ) и, главным образом, АТФ. Таким образом, энергия, запасенная в макроэргических соединениях, используется в дальнейшем для удовлетворения всех потребностей клетки.

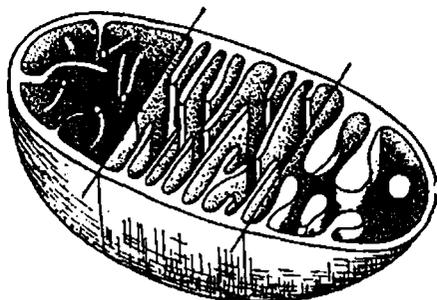


Рис. 13. Полусхематическое изображение трех различных типов митохондрий в срезе: слева — трубчатый, в середине — с кристами; справа — часто встречающийся у растений переходный тип

Образование митохондрий происходит непрерывно из микротелец, чаще их возникновение связывают с дифференцировкой мембранных структур клетки. Они могут восстанавливаться путем деления и почкования. Данные органоиды недолговечны, продолжительность их жизни 5–10 дней.

Нарушение структуры митохондрии ведет к нарушению процесса дыхания и в итоге — к патологии организма.

Аппарат Гольджи (синоним — «диктиосомы») представляет собой стопки из 3–12 уплощенных, замкнутых, окруженных двойной мембраной дисков, называемых цистернами, от краев которых «отшнуровываются» многочисленные пузырьки (300–500). Ширина цистерн равна 6–90 Å, толщина мембран — от 60 до 70 Å.

Аппарат Гольджи является центром синтеза, накопления и выделения полисахаридов, в частности целлюлозы, участвует в распределении и внутриклеточном транспорте белков, а также в образовании вакуолей и лизосом. В растительной клетке удалось проследить его участие и в возникновении срединной пластинки, и в росте клеточной пектоцеллюлозной оболочки.

Аппарат Гольджи более всего развит в период активной жизни клетки. При ее старении он постепенно атрофируется, а затем исчезает.

Аппарат Гольджи более всего развит в период активной жизни клетки. При ее старении он постепенно атрофируется, а затем исчезает.

Лизосомы — довольно мелкие (около 0,5 мкм в диаметре) округлые тельца. Они покрыты белково-липидной мембраной. Содержимое лизосом — многочисленные гидролитические ферменты, которые осуществляют функцию внутриклеточного переваривания (лизирования) макромолекул белка, нуклеиновых кислот, полисахаридов. Их основная функция — переваривание отдельных участков протопласта клетки. Этот процесс (автофагия — самопожирание) протекает путем фагоцитоза или пиноцитоза. Биологическая роль его двойка. Во-первых, при временном недостатке запасных продуктов клетка поддерживает жизнь за счет конституционных белков и других веществ, а во-вторых, происходит освобождение от избыточных или изношенных органелл (пластидов, митохондрий и др.). Оболочка лизосомы препятствует выходу ферментов в цитоплазму, в противном случае она бы вся переваривалась этими ферментами.

В умершей клетке лизосомы разрушаются, все ее содержимое (включая ферменты) переваривается. Остается только пектоцеллюлозная оболочка.

Лизосомы являются продуктами деятельности аппарата Гольджи, оторвавшимися от него пузырьками, в которых этот органоид аккумулировал переваривающие ферменты.

Сферосомы — округлые белково-липидные тельца диаметром 0,3—0,4 мкм. По всей вероятности, являются производными аппарата Гольджи или эндоплазматического ретикулума. По своей форме и величине напоминают лизосомы. Поскольку сферосомы содержат кислую фосфатазу, то они, возможно, имеют отношение к лизосомам. Некоторые авторы считают, что сферосомы и лизосомы эквивалентны друг другу, но, скорее всего, только по происхождению и форме. Есть предположение об их участии в синтезе жиров (А. Фрей-Висслинг).

Рибосомы — это очень мелкие органоиды, диаметр их около 250 Å, по форме они почти шаровидны. Часть их прикреплена к наружным мембранам эндоплазматического ретикулума, часть находится в свободном состоянии в цитоплазме. В клетке может содержаться до 5 млн рибосом. Рибосомы есть в хлоропластах и митохондриях, где они синтезируют ряд белков, из которых построены эти органоиды, и ферменты, функционирующие в них.

Основная функция — синтез специфических белков согласно информации, поступающей из ядра. В состав входят белок и

рибосомная рибонуклеиновая кислота (РНК) в равных соотношениях. Их структура — малая и большая субъединицы, сформированные из рибонуклеотида.

Микротрубочки — своеобразные производные эндоплазматического ретикулума. Обнаружены во многих клетках. Само название говорит об их форме: это одна или две расположенные параллельно трубочки с полостью внутри. Внешний диаметр их находится в пределах 250 Å, стенки построены из белковых молекул. Во время деления клетки из этих трубочек образуются нити веретена.

Ядро

Структура. Ядро растительной клетки обнаружено Р. Броуном в 1831 г. Оно располагается в центре клетки или около клеточной оболочки, но со всех сторон окружено цитоплазмой. В большинстве случаев ядро одно, по несколько ядер находятся в клетках некоторых водорослей, а также грибов. У зеленых водорослей неклеточной структуры насчитываются сотни ядер. Многоядерны клетки нечленистых млечников. Отсутствуют ядра в клетках бактерий и сине-зеленых водорослей.

Форма ядра чаще всего близка к шару или эллипсу в зависимости от формы, возраста и функции клетки. В меристематической клетке ядро крупное, округлой формы и занимает $3/4$ ее объема. В паренхимных клетках эпидермы, имеющих крупную центральную вакуоль, ядро чечевицевидное и отодвинуто вместе с цитоплазмой к периферии. Это признак специализированной, но уже стареющей клетки. Лишенная ядра, она способна жить лишь короткое время. Безъядерные клетки ситовидных трубок — живые, но живут они недолго. Во всех других случаях безъядерные клетки мертвы.

Ядро имеет двойную оболочку, через поры в которой его содержимое (нуклеоплазма) может сообщаться с содержимым цитоплазмы. Мембраны этой оболочки снабжены рибосомами и сообщаются с мембранами эндоплазматического ретикулума клетки. В нуклеоплазме располагаются одно или два ядрышка и хромосомы. Нуклеоплазма представляет собой коллоидную систему золь, напоминающую по консистенции загустевшую желатину. В ядре, по данным отечественных биохимиков (Б.И. Збарский), содер-

жится четыре фракции белков: 20% простых (глобулинов), 70% дезоксирибонуклеопротеидов, 6% кислых и 4% остаточных. Они локализируются в следующих ядерных структурах: ДНК-протеиды (щелочные) — в хромосомах, РНК-протеиды (кислые) — в ядрышках, частично в хромосомах (в период синтеза информационной РНК) и в ядерной мембране. Глобулины составляют основу нуклеоплазмы. Остаточные белки (природа не уточнена) образуют ядерную мембрану.

Молекула ДНК. Дезоксирибонуклеиновая кислота — полинуклеотид и состоит из нуклеотидов. В состав нуклеотида входят три компонента: молекула сахара (дезоксирибоза), молекула азотистого основания и молекула фосфорной кислоты. Дезоксирибоза соединена с азотистым основанием гликозидной, а с фосфорной кислотой — эфирной связью. В ДНК имеются в различных комбинациях всего четыре разновидности нуклеотидов, отличающиеся друг от друга азотистыми основаниями. Два из них (аденин и гуанин) относятся к пуриновым азотистым соединениям, а цитозин и тимин — к пиримидиновым. Молекулы ДНК располагаются не в одной плоскости, а состоят из двух спирализованных нитей, т.е. две параллельно расположенные цепочки, закрученные одна вокруг другой, образуют одну молекулу ДНК. Они скреплены друг с другом с помощью водородной связи между азотистыми основаниями, причем пуриновые основания одной цепочки присоединяют пиримидиновые основания другой (рис. 14). Структура и химизм молекулы ДНК раскрыты английским (Ф. Крик) и американским (Дж. Уотсон) учеными и обнаружены в 1953 г. Этот момент принято считать началом развития молекулярной генетики. Молекулярная масса ДНК равна 4—8 млн. Количество нуклеотидов (различных вариантов) — до 100 тысяч. Молекула ДНК очень стабильна, ее стабильность обеспечивается тем, что на всем протяжении она имеет одинаковую толщину — 20 Å (8 Å — пиримидиновое основание, 12 Å — пуриновое основание). Если ввести в организм радиоактивный фосфор, то метка будет обнаруживаться во всех фосфоросодержащих соединениях, кроме ДНК (Ф. Леви, Ф. Сикевиц).

Молекулы ДНК являются носителями наследственности, так как в их структуре закодирована информация о синтезе специфических белков, определяющих свойства организма. Изменения могут возникнуть под действием мутагенных факторов (радиоактивное

излучение, сильнодействующие химические агенты — алкалоиды, спирты и т. д.).

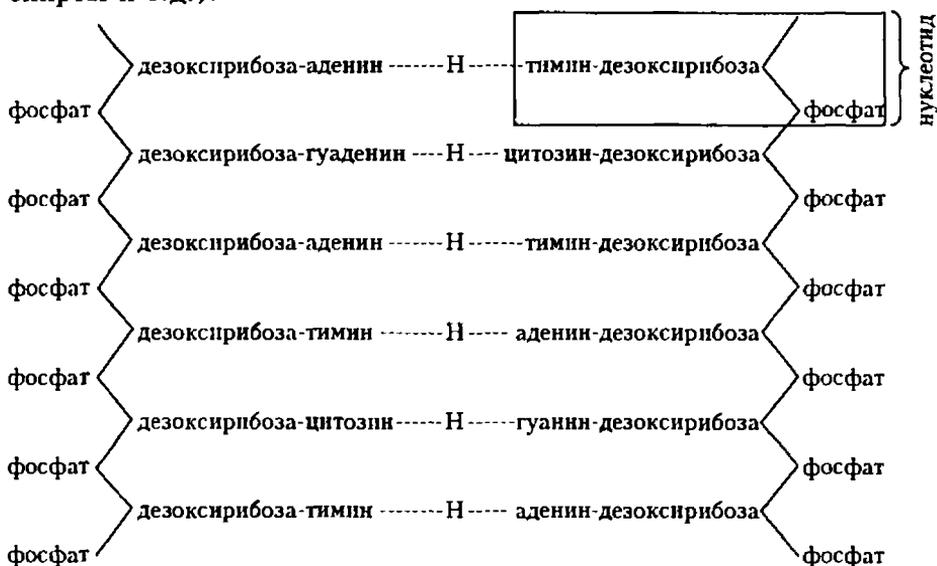


Рис. 14. Схема строения молекулы ДНК

Молекула РНК. Молекулы рибонуклеиновой кислоты (РНК) значительно меньше молекул ДНК. Это одиночные цепочки из нуклеотидов. Существует три их вида: рибосомная (самая длинная, образующая многочисленные петли), информационная (матричная) и транспортная (самая короткая).

Рибосомная РНК локализуется в рибосомах эндоплазматической сети и составляет 85% всех РНК клетки. Информационная по своей структуре напоминает листочек клевера. Ее количество — 5%. Она синтезируется в ядрышках. Ее сборка осуществляется в хромосомах в период интерфазы, основная функция — перенос информации от ДНК к рибосомам, где происходит синтез белка. Транспортная РНК, как установлено, это целое семейство соединений, родственных по структуре и биологической функции. Каждая живая клетка, по приблизительной оценке, содержит 40–50 индивидуальных транспортных цепочек нуклеотидов. Их общее число в природе, если учесть видовые различия, огромно. Транспортными они называются потому, что их молекулы заняты транспортным обслуживанием внутриклеточного процесса синтеза белка. Соединяясь со свободными аминокислотами, они доставляют

их к рибосомам в строящуюся белковую цепь. Эти самые маленькие молекулы состоят в среднем из 80 нуклеотидов, локализуются в матриксе цитоплазмы и составляют около 10% клеточной РНК.

В составе РНК также содержится четыре азотистых основания, но в отличие от ДНК вместо тимина находится урацил.

Структура хромосом. Хромосомы были открыты в конце XIX в. классиками цитологии В. Флемингом (1882) и Э. Страсбургером (1884), однако русский исследователь клетки И.Д. Чистяков их обнаружил еще в 1874 г.

Основной структурный элемент — ядра. Они имеют различную форму: это либо прямые, либо изогнутые палочки, овальные тельца, шарики, размеры которых варьируются.

В зависимости от места расположения центромеры различают прямые, равноплечие и неравноплечие хромосомы. Их внутренняя структура представлена на рис. 15, 16. Следует отметить, что дезоксирибонуклеопротеид является мономером хромосомы. Его здесь 90–92%, из них 45% ДНК и 55% белка (гистона). В небольшом количестве представлена и РНК (информационная).

У хромосомы четко выражена и поперечная структура — наличие утолщенных участков (дисков), которые еще в 1909 г. названы генами. Этот термин предложен датским ученым В. Иогансенем. В 1911 г. американец Т. Морган доказал, что гены являются основными наследственными единицами, распределяются они в хро-

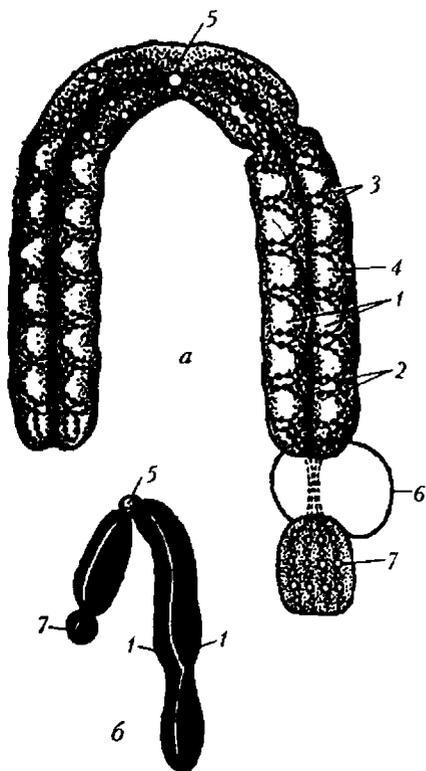


Рис. 15. Строение хромосом (схема): а — внутренняя структура; б — общий вид; 1 — хроматиды; 2 — хромонемы внутри хроматид; 3 — хромомеры; 4 — белковый матрикс хромосомы; 5 — первичная перетяжка; 6 — ядрышко; 7 — спутник хромосомы

мосоме в линейном порядке, и поэтому она имеет качественно различные участки. В 1934 г. американский исследователь

Т.С. Пайнтер доказал прерывистость морфологического строения хромосом и наличие в них дисков — скоплений дезоксирибонуклеопротеидов. Это послужило началом создания хромосомных карт, на которых указывалось место (локус) расположения гена, определяющего тот или иной признак организма. Ген — это участок двойной спирали ДНК, обеспечивающий синтез одной молекулы белка. ДНК непосредственного участия в данном синтезе не принимает. В ней только содержится и хранится информация о структуре белка.

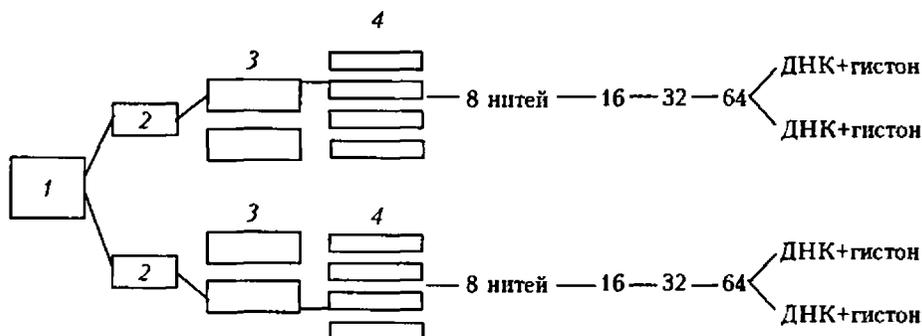


Рис. 16. Внутренняя структура хромосом: 1 — хромосома; 2 — хроматиды; 3 — полу-хроматиды; 8—64 — хроматиновые тяжи; ДНК+гистон — дезоксирибонуклеопротеид

Код наследственности и синтез белка. Структура ДНК, состоящая из нескольких тысяч последовательно расположенных нуклеотидов четырех разновидностей, представляет собой код наследственности. Первое сообщение по этому коду сделал американский биохимик М.В. Ниренберг в 1961 г. в Москве на международном биохимическом конгрессе. Сущность его состоит в следующем. Каждой аминокислоте соответствует участок цепи ДНК из трех рядом расположенных нуклеотидов (триплет). Так, например, участок, состоящий из Т—Т—Т (триплет тиминсодержащих нуклеотидов), соответствует аминокислоте лизину, триплет А—Ц—А (аденин—цитозин—аденин) — цистеину и т.д. Допустим, что ген представлен цепочкой нуклеотидов, расположенных в следующем порядке: А—Ц—А—Т—Т—Т—А—А—Ц—Ц—А—А—Г—Г—Г. Разбив этот ряд на триплеты, можно сразу расшифровать, какие аминокислоты и в каком порядке будут располагаться в синтезируемом белке.

Число возможных сочетаний из четырех имеющихся видов нуклеотидов (по три) равно 4×64 . Исходя из этого соотношения количества различных триплетов с избытком хватает для обеспечения информацией по синтезу многочисленных белков, определяющих и структуру, и функции организма. Для синтеза белка в рибосомы направляется точная копия этой информации в виде информационной рибонуклеиновой кислоты (и-РНК). В расшифровке и синтезе, кроме нее, участвует большое число молекул различных транспортных рибонуклеиновых кислот (т-РНК), рибосомы и ряд ферментов. Каждая из 20 аминокислот связывается с т-РНК — молекула с молекулой, т.е. каждой из этих аминокислот соответствует определенная т-РНК, у которой имеются химические группы, способные узнавать «свою» аминокислоту, выбирая именно ее из наличных. Происходит это с помощью специальных ферментов. Узнав «свою» аминокислоту, т-РНК соединяется с ней. К началу цепочки (молекулы) и-РНК присоединяется рибосома, которая, продвигаясь по ней, соединяет друг с другом в полипептидную цепочку именно те аминокислоты, порядок которых зашифрован нуклеотидной последовательностью данной и-РНК. В результате образуется молекула белка, состав которого закодирован в одном из генов.

Ядрышки — неотъемлемая структурная часть ядра. Это сферические тельца. Они очень изменчивы, меняют свою форму и структуру, появляются и исчезают. Их бывает одно, два (для каждого растения определенное число). Ядрышки исчезают, когда клетка готовится к делению, а затем появляются вновь; они, по-видимому, участвуют в синтезе рибонуклеиновых кислот. Если ядрышко разрушить сфокусированным пучком рентгеновских или ультрафиолетовых лучей, то клеточное деление подавляется.

Роль ядра в жизни клетки. Ядро служит контролирующим центром клетки, оно направляет клеточную активность и содержит носители наследственности (гены), определяющие признаки данного организма. Функции ядра можно выявить, если с помощью микрохирургических приемов удалить его из клетки и наблюдать последствия этого. Ряд опытов, доказывающих важную роль ядра в регуляции клеточного роста, провел Гаммерлинг на одноклеточной зеленой водоросли *Acetabularia*, которая достигает высоты 5 см, внешне напоминает гриб, имеет подобие корней и ножки, сверху заканчивается большой дисковидной «шляпкой». Клетка

этой морской водоросли имеет одно ядро, располагающееся в ее базальной части.

Гаммерлинг установил, что если перерезать «ножку», то нижняя часть продолжает жить и полностью регенерирует «шляпку» после операции. Верхняя же, лишенная ядра, живет в течение некоторого времени, но в конце концов погибает, не будучи в состоянии восстановить нижнюю часть. Следовательно, ацетобулярии ядро необходимо для осуществления метаболических реакций, лежащих в основе роста.

Ядро способствует образованию клеточной оболочки. Это можно проиллюстрировать экспериментами с водорослями *Voucheria* и *Spyrogyra*. Выпуская из перерезанных нитей в воду содержащее клетки, получим комочки цитоплазмы с одним либо несколькими ядрами и без ядер. В первых двух случаях клеточная оболочка формируется нормально. При отсутствии ядра оболочка не образуется.

В опытах И.И. Герасимова (1890) со спирогирой установлено, что клетки с двойным ядром удваивают длину и толщину хлоропласта. В безъядерных клетках продолжается процесс фотосинтеза, образуется ассимиляционный крахмал, но при этом затухает процесс его гидролиза, что объясняется отсутствием гидролитических ферментов, которые могут быть синтезированы в рибосомах лишь согласно информации ДНК ядра. Жизнь протопласта без ядра неполноценна и недолговечна. В экспериментах И.И. Герасимова безъядерные клетки спирогиры жили 42 дня и погибали. Таким образом, одна из важнейших функций ядра состоит в снабжении цитоплазмы рибонуклеиновой кислотой, необходимой для синтеза белка в клетке. Удаление ядра из клетки ведет к постепенному уменьшению содержания РНК в цитоплазме и замедлению синтеза белка в ней.

Наиболее важна роль ядра в передаче признаков от клетки клетке, от организма организму. Этот процесс осуществляется при делении ядра и клетки в целом.

Клеточное деление (цитогенез). Размножаются клетки делением. При этом в соматических клетках имеются две так называемые гомологические хромосомы, в которых заложены аллельные гены (носители противоположных признаков двух родительских пар — например, белый и красный цвет лепестков гороха и т.п.). В связи с этим в соматических клетках тела растения набор хромосом всегда

удвоенный, обозначаемый $2n$. Они обладают выраженной индивидуальностью. Количество и качество их — характерный признак каждого вида. Так, в клетках земляники диплоидный набор хромосом равен 14 ($2n$), яблони — 34, топинамбура — 102 и т.д.

Митоз (кариокинез) — деление соматических клеток (рис. 17). Впервые описан Э. Руссовым (1872) и И.Д. Чистяковым (1874). Его сущность заключается в том, что из материнской клетки путем деления образуются две дочерние с тем же набором хромосом. Клеточный цикл складывается из интерфазы и собственно митоза. Методом микроавторадиографии установлено, что самой длительной и сложной является интерфаза — период «покоящегося» ядра, так как в этот период происходит удвоение ядерного материала. В свою очередь, интерфаза делится на три фазы: пресинтетическую Q_1 (ее длительность 4–6 ч), синтетическую S (10–20 ч) и постсинтетическую Q_2 (2–5 ч).

Во время Q_1 -фазы идет подготовка к редупликации ДНК, которая происходит в S -фазу (клетка удваивает запас ДНК). В Q_2 -фазу формируются ферменты и структуры, необходимые для запуска митоза. Таким образом, в интерфазе молекулы ДНК в хромосомах расщепляются на две одинаковые нити, происходит сборка на их матрице информационной РНК. Последняя уносит информацию о структуре специфических белков в цитоплазму, а в ядре каждая из нитей ДНК достраивает недостающую половинку своей молекулы. В этом процессе удвоения (редупликации) проявляется уникальная способность ДНК точно воспроизводить саму себя. Образовавшиеся ее дочерние молекулы автоматически получают точными копиями родительской, поскольку при редупликации к каждой половинке присоединяются комплементарные (А–Т; Г–Ц и т.д.) основания из окружающей среды.

Собственно митоз, в свою очередь, включает профазу, метафазу, анафазу и телофазу. В профазу митотического деления удвоенные хромосомы становятся заметными. В метафазе все они располагаются в экваториальной зоне в один ряд. Образуются нити веретена (из микротрубочек, соединяющихся друг с другом). Оболочка ядра и ядрышко исчезают. Утолщенные хромосомы расщепляются вдоль на две дочерние. В этом и заключается суть данной фазы митоза. Он обеспечивает точное распределение удвоенных молекул ДНК между дочерними клетками, а тем самым и передачу зашифрованной в ДНК наследственной информации.

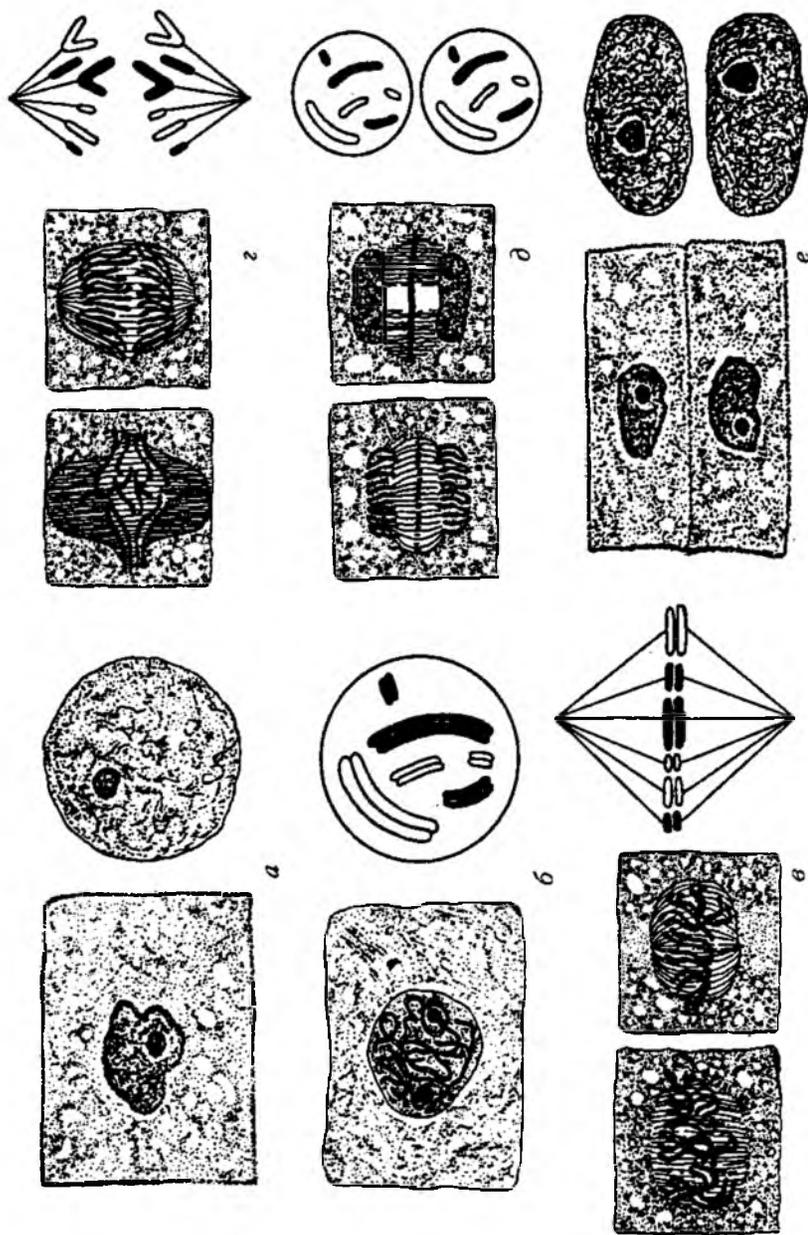


Рис. 17. Схема митоза: *а* — интерфаза; *б* — профаза; *в* — метафаза; *г* — анафаза; *д* — телофаза; *е* — цитокинез

В анафазе дочерние хромосомы начинают отходить к противоположным полюсам. В центре появляются первые фрагменты клеточной оболочки (фрагмобласт).

В телофазе происходит оформление ядер в дочерних клетках. Содержимое материнской клетки (органеллы) распределяется между образующимися дочерними. Полностью формируется клеточная оболочка. На этом заканчивается цитокинез.

Мейоз — редукционное деление, обнаружен и описан в 90-х гг. XIX в. В.И. Беляевым. Сущность его заключается в том, что из соматической клетки, содержащей $2n$ -набор (двойной, диплоидный) хромосом, образуются четыре гаплоидных клетки с n -набором (половинным) хромосом. Этот тип деления сложен и состоит из двух этапов (рис. 18). Первый — редукция хромосом. Удвоенные гомологичные хромосомы располагаются в экваториальной зоне попарно параллельно. В этот момент может происходить их конъюгация (сцепление), кроссинговер (перекрест) и, наконец, обмен участками. В результате этого часть генов отцовских хромосом переходит в состав материнских и наоборот. Внешний вид тех и других от этого не меняется, но их качественный состав становится иным. Отцовская и материнская наследственности перераспределяются и смешиваются.

В анафазе мейоза гомологичные хромосомы с помощью нитей веретена расходятся по полюсам, на которых после небольшого периода покоя (нити исчезают, но перегородка между новыми ядрами не формируется) начинается процесс митоза — метафаза, при которой все хромосомы располагаются в одной плоскости и происходит их продольное расщепление на дочерние. При анафазе митоза с помощью веретена они также расходятся по полюсам, где и формируются четыре ядра и, в итоге, четыре гаплоидные клетки. В клетках некоторых тканей при их развитии под влиянием некоторых факторов происходит незавершенный митоз и количество хромосом в ядрах удваивается за счет того, что они не расходятся по полюсам. В результате таких нарушений естественного или искусственного характера возникают организмы — тетраплоиды и полиплоиды. С помощью мейоза формируются половые клетки — гаметы, а также споры, элементы полового и бесполого размножения растений.

Амитоз — прямое деление ядра. При нем веретено деления не образуется и оболочка ядра не распадается, как при митозе.

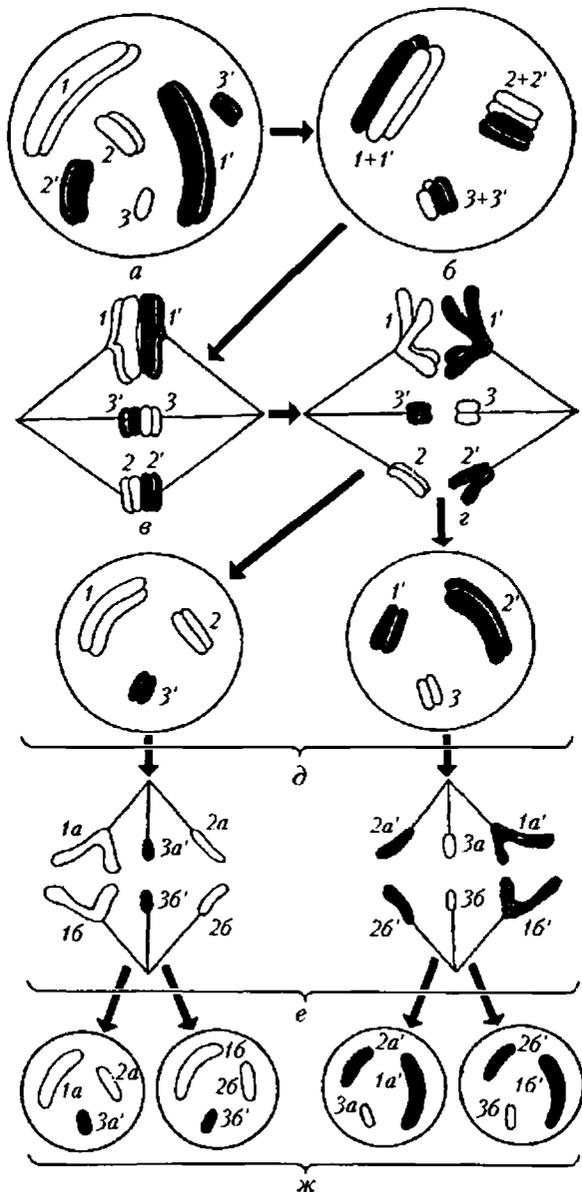


Рис. 18. Схема поведения хромосом при мейозе: а, б — диплоидное ядро материнской клетки с тремя парами гомологичных хромосом; в — метафаза мейоза; г — два ядра с гаплоидным набором хромосом; д — образование двух ядер с гаплоидным набором хромосом; е — митоз; ж — четыре клетки с гаплоидным набором хромосом в каждом

Раньше амитоз рассматривался как примитивная форма деления. Сейчас установлено, что он связан с деградацией организма и представляет собой упрощенный вариант более сложного деления ядра. Амитоз встречается в клетках и тканях нуцеллуса, эндосперма, паренхиме клубней, черешков листьев и т.д.

Клеточная оболочка

Клеточная оболочка — структурный элемент растительной клетки, располагающийся по ее периферии, снаружи от плазмалеммы. Она защищает протопласт и способствует сохранению формы клетки. Клеточная оболочка обнаружена ранее других элементов, и на заре развития анатомии растений ей уделяли больше внимания, чем другим клеточным структурам. Затем интерес к ней уменьшился. Однако в XXI в. благодаря разработке новых методов утилизации отходов древесного производства, использованию целлюлозы, лигнина в народном хозяйстве и медицине, а также появлению новых совершенных методов исследования ученые вновь обратились к изучению клеточной оболочки. Уделить внимание ее химизму и структуре — профессиональная задача. В курсе заводской технологии, рассматривающем условия экстракции биологически активных веществ из растительного сырья, необходимо располагать сведениями о физико-химической природе клеточной оболочки, ее химизме, чтобы определить степень измельченности сырья и другие факторы, влияющие на процесс экстракции.

Морфология клеточной оболочки. Клеточная оболочка состоит из первичной и вторичной оболочек и срединной пластинки, склеивающей рядом расположенные клетки (рис. 19). Первичная оболочка очень эластична и тонка, способна растягиваться и увеличивать объем клетки во много раз. Она сохраняется в течение жизни клеток образовательных тканей. Наличие вторичной оболочки — особенность клеток постоянных специализированных тканей, в числе которых живые паренхимные клетки листа, корня, стебля, клетки эпидермы листа и т.д. Они прошли этап дифференциации и имеют четко выраженную морфологию. Вторичную по структуре и химически видоизмененную клеточную оболочку имеют и мертвые клетки, выполняющие механическую и проводящую функции (древесные волокна, сосуды, трахеиды).

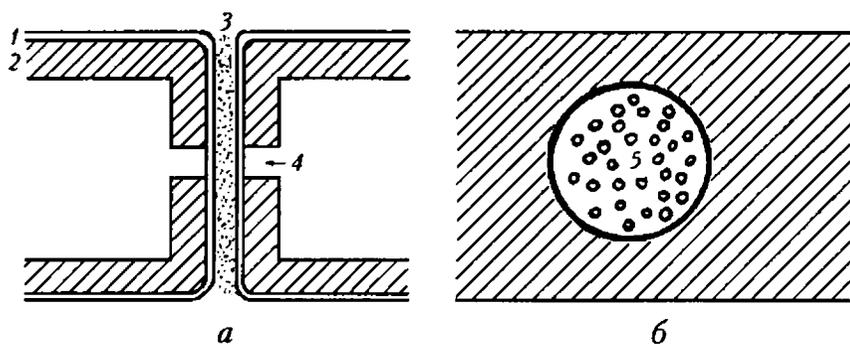


Рис. 19. Строение клеточной оболочки с простой порой в разрезе (а) и в плане (б): 1 — первичная оболочка; 2 — вторичная оболочка; 3 — срединная пластинка; 4 — простая пора; 5 — простая пора с перфорациями в первичной оболочке

Меристематические клетки сообщаются между собой через пористые мелкие отверстия перфорации, а живые специализированные клетки — через простые поры (неутолщенные участки первичной оболочки, участки, где отсутствует вторичная оболочка) с помощью плазмодесм. Вторичная оболочка резко прерывается у краев поровой камеры, диаметр которой не изменяется по всей толщине данной оболочки. Поры такого типа называются простыми (рис. 20, 21).

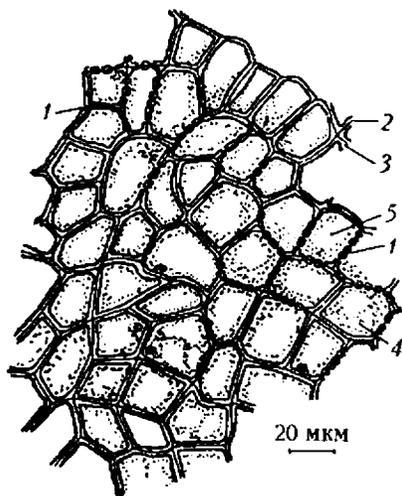


Рис. 20. Оболочка эпидермальных клеток листа секурнегии: 1 — простые поры; 2 — первичная клеточная оболочка; 3 — вторичная оболочка; 4 — цитоплазма; 5 — вакуоль

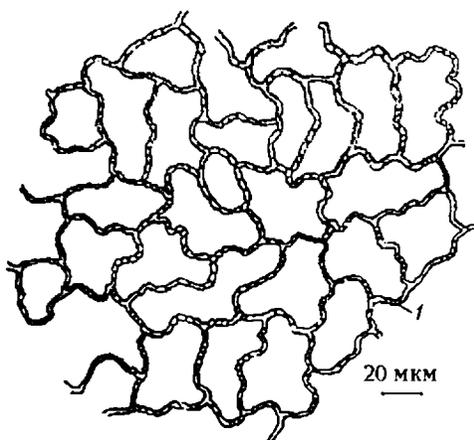


Рис. 21. Оболочка эпидермальных клеток листа зверобоя: 1 — простые поры

В водопроводящих элементах — сосудах и трахеидах — вторичная оболочка нередко нависает над камерой в виде свода, образуя окаймление. Такие поры получили название окаймленных (рис. 22, 23). Торус и эластичная маргинальная зона обеспечивают их автоматическую работу.

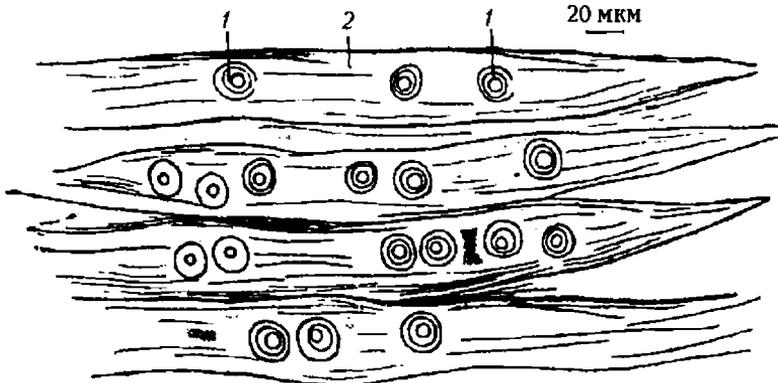


Рис. 22. Окаймленные поры (1) в оболочке трахеид (2) древесины сосны

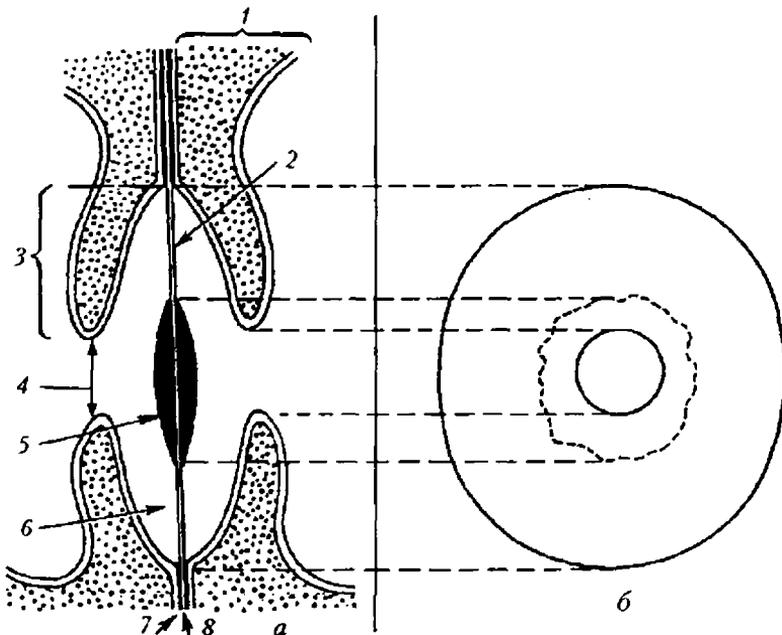


Рис. 23. Схема окаймленной поры в разрезе (а) и в плане (б): 1 — трехслойная вторичная оболочка; 2 — замыкающая пленка поры (маргинальная зона); 3 — окаймление; 4 — отверстие поры; 5 — торус; 6 — камера поры; 7 — первичная оболочка (зачернена); 8 — срединная пластинка (оставлена белой)

Химический состав и структура клеточной оболочки. В состав клеточной оболочки входит целлюлоза $[(C_6H_{10}O_5)_n]_x$, гемицеллюлоза $(C_6H_{10}O_5)_n$, пектиновые вещества $(C_6H_{10}O_7)_n$ и белки. В первичной оболочке 5% целлюлозы, 30% гемицеллюлозы, 40% пектиновых веществ и 12% белков, во вторичной — от 80 до 90% основного структурного вещества — целлюлозы.

Целлюлоза — полимерный углевод. Ее молекула состоит из 1000 молекул глюкопиранозы (ангидрида глюкозы). Это химически инертное кристаллическое вещество. Не разрушается кислотами, щелочами и ферментами. Молекулы целлюлозы не видны даже в электронный микроскоп. Соединяясь бок о бок до 100 штук, они образуют мицеллы — элементарные фибриллы. Их диаметр около 100 Å, и они уже фиксируются электронным микроскопом. Объединяясь в пучки, мицеллы образуют микрофибриллы. Это тяжи толщиной до 250 Å. В их составе около 2000 целлюлозных молекул. Микрофибриллы объединяются в продольные тяжи макрофибриллы, которые достигают ширины 0,4 мкм и содержат около 500 тыс. молекул целлюлозы. Вторичная оболочка лубяного волокна содержит 2 млрд целлюлозных молекул (рис. 24, 25).

Гемицеллюлоза — гетерогенная группа полисахаридов. К ним относятся ксиланы, мананы, галактаны и глюканы. Они легче растворяются в щелочных растворах и легче гидролизуются разбавленными кислотами. Если обработать лист бумаги концентрированной серной кислотой, а затем промыть водой, на его поверхности образуется амилоид (гемицеллюлоза) — клейстероподобное вещество в виде водонепроницаемой пленки. На этом свойстве основан принцип получения пергаментной бумаги.

Пектиновые вещества близкородственны гемицеллюлозам, но имеют иную растворимость. Они встречаются в трех формах: протопектин, пектин и пектовая кислота. Это полимеры уроновых кислот, аморфные коллоиды, пластичные и в высшей степени гидрофильные.

Из пектиновых веществ состоит не только срединная пластинка, они наряду с целлюлозой входят в состав первичной оболочки. Количество их в клеточных оболочках паренхимных клеток (мякоть) яблока достигает 25%, свеклы — до 30%, картофеля — 14%, в плодах цитрусовых — до 50%.

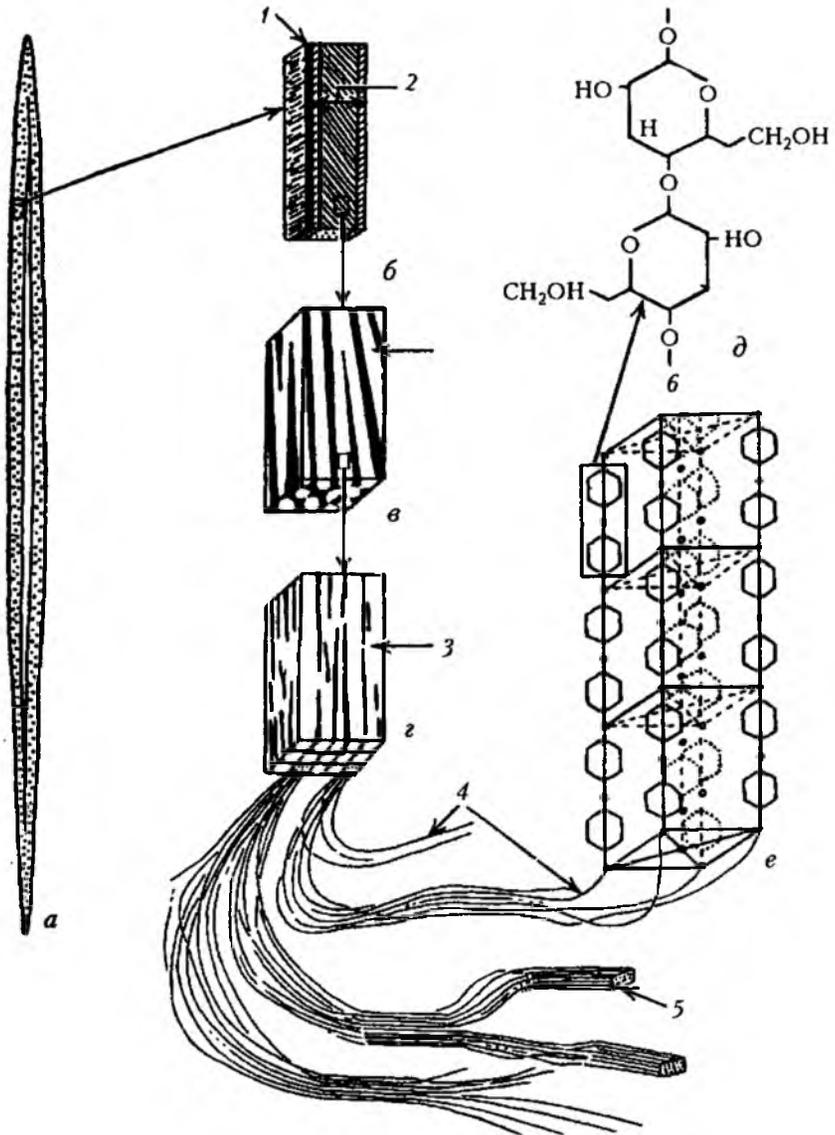


Рис. 24. Структура клеточной оболочки: *a* — волокно; *б* — схема участка с трехслойной оболочкой; *в*, *з* — макрофибриллы целлюлозы (белого цвета) и микропора (черного цвета); *д* — схема связи гликозидных остатков; *е* — трехмерная решетка глюкозных остатков; *1* — первичная оболочка; *2* — трехслойная вторичная оболочка; *3* — микрофибриллы; *4* — молекулы целлюлозы; *5* — мицеллы; *6* — два глюкозных остатка

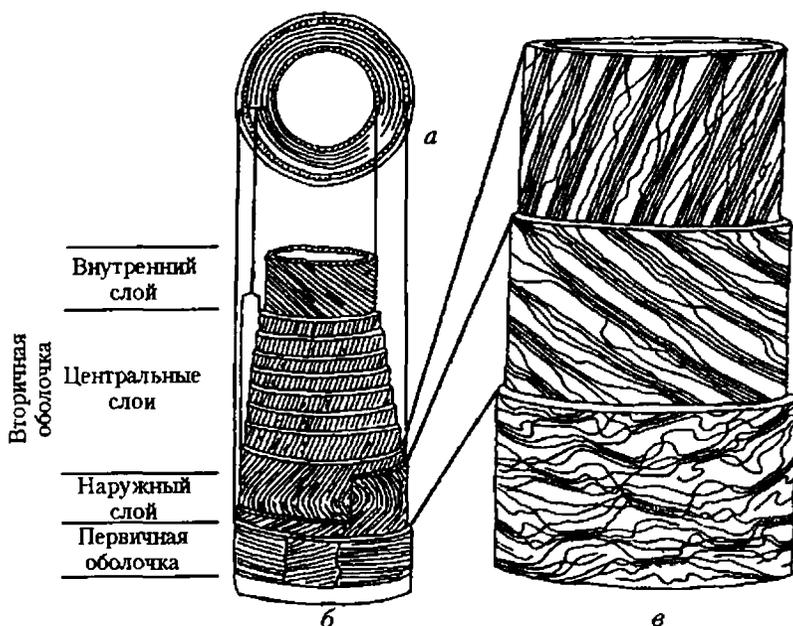


Рис. 25. Структура оболочки волокна хлопчатника: *a* – поперечный разрез волокна; *б* – схематичное изображение слоев клеточной оболочки; *в* – различная текстура слоев клеточной оболочки

Пектины способны в высокой степени превращаться в желеобразную массу и поэтому широко применяются в пищевой промышленности и медицине. Так, пектины яблок, свеклы, ревеня и др. – диетический продукт, используются в качестве препаратов, вымывающих из организма токсические вещества.

В белке, обнаруженном в клеточной оболочке, содержится до 22,5% оксипролина. Судя по его наличию, белок клеточных оболочек близок к скелетному белку животных – коллагену. Наблюдения за меченым углеродом пролином показали, что он быстро включается в клеточные оболочки, трансформируясь в оксипролин.

Структура пектоцеллюлозной оболочки растительной клетки (рис. 26) – фибриллярная. Между фибриллами целлюлозы расположена аморфная часть, состоящая из пектиновых веществ и гемицеллюлоз. Между ними размещаются структурные белки, определяющие стабильность фибрилл. В аморфном матриксе располагаются свободные пространства. Они являются обязательным элементом в структуре клеточных оболочек и особенно хорошо развиты в клеточной оболочке корневых волосков (их около 8%).

Стенки полости содержат активные ферменты типа аскорбиноксидаз. Свободные пространства принимают участие в транспортировке воды из корня к тканям листа и другим органам (пассивный транспорт).

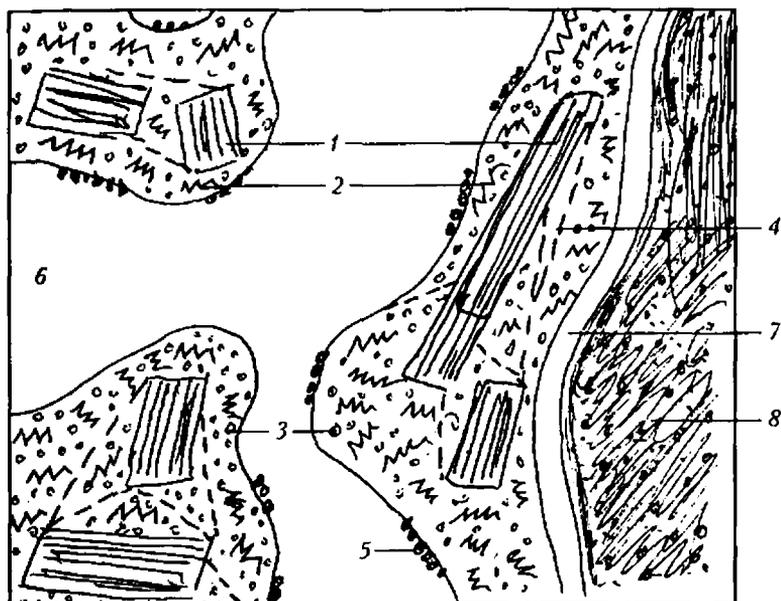


Рис. 26. Строение пектоцеллюлозной клеточной оболочки: 1 — фибриллы целлюлозы; 2 — молекулы гемицеллюлоз; 3 — пектиновые вещества; 4 — структурные белки; 5 — ферментные белки; 6 — свободное пространство; 7 — плазмалемма; 8 — мезоплазма клетки

Образование клеточной оболочки. Данный процесс связан с цитокинезом (делением) соматических клеток. В телофазу начинает формироваться клеточная пластинка в центре клетки. Это полужидкий слой в виде капелек, пузырьков, отделяющихся от структур аппарата Гольджи. Клеточная пластинка окрашивается основным красителем (метиленовым синим), что свидетельствует о присутствии пектиновых веществ, играющих роль матрикса в процессе синтеза будущей первичной оболочки. Еще до полного соприкосновения с фрагмосомой в клеточной пластинке различимы три слоя: срединная пластинка и две яркие узкие каемки — первичные оболочки. Производным аппарата Гольджи является и плазмалемма двух дочерних клеток.

Дальнейший рост оболочки идет в длину путем внедрения молекул целлюлозы и других составных элементов между уже существующими. Происходит процесс растяжения, т.е. рост посредством интуссусцепции. Он характерен для первичных оболочек. Увеличение толщины оболочки осуществляется путем последовательного отложения целлюлозы и других компонентов и носит название аппозиции (рост наложением). Этот тип роста характерен для образования вторичных оболочек. Первичная оболочка отмечается эластичностью, вторичная — упругостью.

Видоизменения клеточной оболочки (одревеснение, опробковение, кутиназация, ослизнение, минерализация). Одревеснение происходит вследствие пропитывания клеточных оболочек лигнином $C_{57}H_{60}O_{10}$ (полифенол). Его основной структурный элемент — оксигидрокониферильный спирт, предшественником которого бы-

вают гемицеллюлозы или пектиновые вещества. Одревеснение начинается со срединной пластинки. При слабом одревеснении клетка сохраняет жизнедеятельность, сильное же сопровождается ее гибелью (трахеиды, сосуды). Одревеснение придает клеточной оболочке прочность.

Опробковение заключается в возникновении прослойки суберина между слоями вторичной оболочки или между срединной пластинкой и вторичной оболочкой (рис. 27). Опробковевшие клетки непроницаемы для воды и воздуха, они быстро отмирают и превращаются в защитный слой (пробка на поверхности молодых древесных побегов).

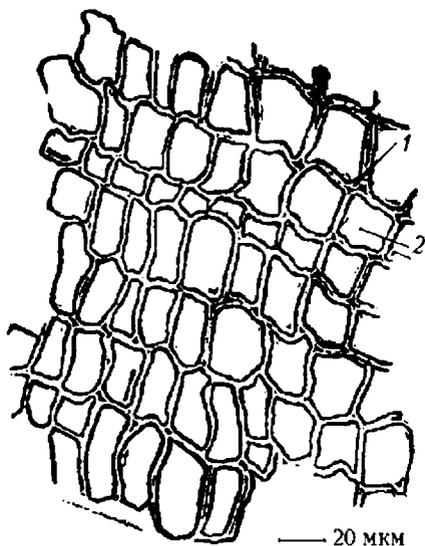


Рис. 27. Фрагмент поперечного среза пробки: 1 — опробковевшие клеточные оболочки, 2 — полость отмершей клетки

Кутиназация — отложение на наружной поверхности клеточной оболочки жироподобного вещества кутина, образующего пленку, называемую кутикулой. Она защищает клетку от излишнего испарения воды. Покрывает поверхность эпидермы листа, стебля и плодов.

На эпидерме семян льна, тыквы, арбуза, в листьях и корнях, корнеплодах можно наблюдать ослизнение клеточных оболочек паренхимных клеток. Оно возникает при превращении целлюлозы, крахмала и других углеводных компонентов в более высокомолекулярные углеводы — слизи, содержащие до 90% пентозанов, которые по физическим свойствам хорошо отличаются от крахмала полной растворимостью, а от пектинов — отсутствием желирующих свойств. Ослизнение способствует сохранению влаги и лучшему прорастанию семян, сохранению растений от резких скачков температур, от перегрева. Слизии обладают рядом целебных свойств: снижают кислотность желудочного сока и используются при катарах слизистых желудочно-кишечного тракта и раздражении верхних дыхательных путей. Полисахариды этой группы проявляют радиопротекторные свойства, усиливают иммунитет.

Минерализация отмечается у многих растений, но особенно выражена у хвощей. При этом происходит отложение солей кальция (CaCO_3) и других зольных элементов, а также инкрустация SiO_2 (у хвощей).

Глава 2. Ткани

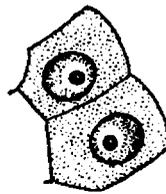
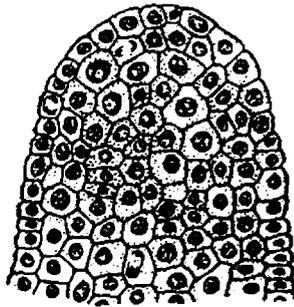
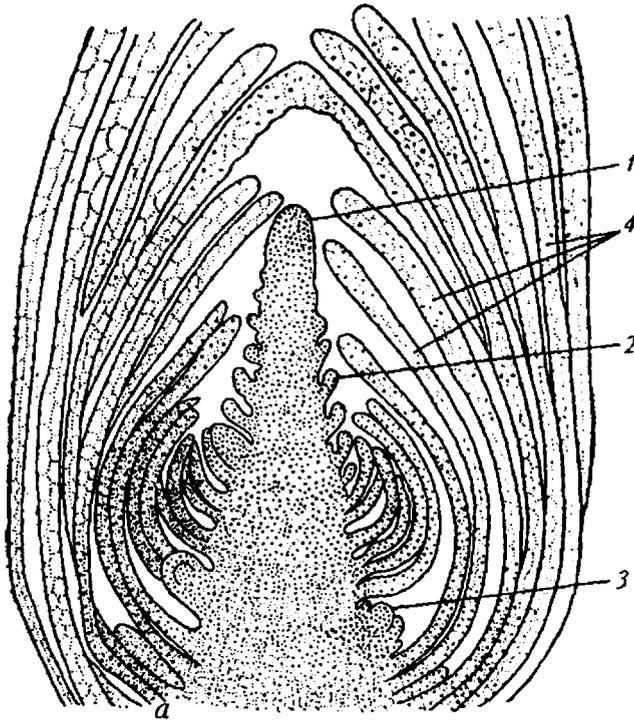
Тканями называют устойчивые, т.е. закономерно повторяющиеся комплексы клеток, сходные по происхождению и строению, которые приспособлены к выполнению одной или нескольких функций.

В зависимости от выполняемой функции и состава ткани делятся на простые и комплексные. Простые состоят из однообразных клеток, например образовательная ткань, основная. Комплексные образованы клетками различной структуры, например проводящие ткани, которые, кроме проводящих элементов, в комплексе содержат элементы механических и основных тканей. По выполняемой функции и структуре клеток ткани подразделяются на образовательные (меристематические), основные, покровные, выделительные (секреторные), механические и проводящие.

Морфологическая и гистологическая характеристика, классификация образовательных тканей

Название «*меристемы*» произошло от греческого слова *meristos*, что означает «делимый» и отражает основную функцию данной ткани. Клетки меристемы находятся в состоянии постоянного деления. Название «образовательная» обозначает вторую важную функцию: из клеток меристемы образуются посредством дифференциации клетки всех постоянно функционирующих тканей.

Клетки образовательной ткани — паренхимные или слегка удлиненные, тонкостенные. Оболочка имеет первичную структуру. Клетка полностью заполнена цитоплазмой. Ядро крупное, располагается в ее центре. Вакуоль отсутствует. Цитоплазма слабо дифференцирована. Пластиды находятся на стадии пропластид. Митохондрии обладают плохо развитой внутренней структурой. Запасные питательные вещества отсутствуют, как и межклетники. В клетках идет активный митоз (рис. 28).



б

в

Рис. 28. Конус нарастания элодеи (*Elodea canadensis*): а – продольный срез верхушечной почки; б – конус нарастания (увеличен); в – клетки меристемы; 1 – конус нарастания; 2 – примордиальные листья; 3 – зачаток листа; 4 – бугорок пазушной почки

Благодаря деятельности меристем органы (побеги, корень) **увеличиваются** и в длину, и в диаметре, происходит образование и **удлинение** листа.

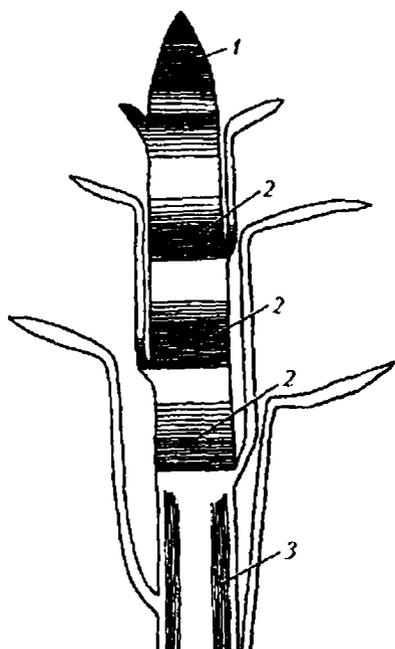


Рис. 29. Схема расположения различных меристем в растении:
 1 — верхушечная (апикальная);
 2 — вставочная (интеркалярная);
 3 — боковая (латеральная)

существует до момента полной дифференциации и преобразования в клетки постоянных тканей. Боковые меристемы представлены прокамбием, перициклом, камбием и феллогеном. Прокамбий и перицикл относятся к первичным меристемам, а камбий и феллоген — к вторичным, так как образовались из клеток постоянных тканей, чаще всего живых паренхимных, обладающих, как все живые клетки, тотипотентностью благодаря восстановлению способности к делению.

Раневая меристема служит ярким примером вторичной меристемы. В каллусе ткани идет активный митоз, т.к. паренхимные клетки пораненной ткани восстанавливают подавленную до момента ранения потенцию к делению.

Характеристика и классификация основных тканей

Основная ткань представлена паренхимными клетками с тонкой, но вторичной клеточной оболочкой, в которой имеются

По своему положению эти ткани (рис. 29) делятся на верхушечные (апикальные), вставочные (интеркалярные) и боковые (латеральные). Апикальная меристема обеспечивает рост осевых органов в длину, боковая (камбий) ведает утолщением осевых органов, вставочная удлинит междуузлия и листовые черешки. Встречается еще один тип меристем, выделяемых по происхождению и месторасположению, — раневые. Они возникают в местах повреждения тканей и органов и дают начало особой ткани, состоящей из однородных паренхимных клеток и именуемой каллусной. Каллус образуется на питательной среде в биотехнологии культуры тканей.

Апикальная и вставочная меристемы первичны изначально. Апикальная постоянно возобновляется при делении инициальных (одной или нескольких) клеток. Вставочная

вполне сформированные простые поры. Цитоплазма располагается постенно. Ядро слабо заметно, но все структурные элементы клетки полностью сформированы и активно функционируют. Вакуоль крупная, занимает центральное положение. По локализации и выполняемой функции основная ткань делится на ассимиляционную, запасующую, водоносную и воздухоносную.

Клетки *ассимиляционной* ткани характеризуются наличием зеленых пластид хлоропластов. Их функция — фотосинтез. Место локализации — мякоть (мезофилл) листа и субэпидермальный слой клеток травянистых стеблей. Этот слой коровой паренхимы носит название хлоренхимы.

Основная функция *запасующей* ткани — паренхимных клеток эндосперма семян, клубней, корнеплодов, корневищ — сохранение избыточных продуктов метаболизма. Запасаются белки (зерновки злаков, семена бобовых), жиры (семена подсолнечника, клещевины, льна), углеводы (клубни картофеля, топинамбура, корневища пырея, корни и корневища девясила). Здесь же локализуются и другие эргастические вещества, например эфирные масла (корневище айры, ириса, корни валерианы, лепестки розы), антрогликозиды (корень и корневище ревеня), сердечные гликозиды (семя строфанта), сапонины (корень солодки, корневище синюхи) и другие, а также мелкие кристаллы минералов: кристаллический «песок» (лист красавки), друзы (лист сены, корень и корневище ревеня), рафиды (лист ландыша, корни чемерицы) и т.п.

Водоносная ткань выполняет функцию запасаания, накопления воды. Ее клетки — тонкостенная, крупноклеточная паренхима стеблей и листьев суккулентных растений (кактусы, алоэ, коланхоэ). В вакуолях присутствуют слизистые вещества, способствующие сохранению влаги. Наглядный образец водоносной ткани — гиалодерма (наружный слой стебля сфагновых мхов). Слои тонкостенных клеток, расположенных на поверхности, не участвуют в процессе фотосинтеза (хлоропласты отсутствуют), а только запасают воду. Такие же водоносные клетки имеются в однослойном листе сфагновых мхов. Они чередуются с хлорофиллоносными клетками, которые у мхов мертвы.

Воздухоносная ткань (азренхима) представляет собой рыхло расположенные паренхимные клетки. Характеризуется сильно развитыми межклетниками. Формируется в подземных и надземных органах водных и болотных растений (айр, чемерица). Ее роль

заключается в обеспечении тканей кислородом. Губчатый мезофилл листа тоже является разновидностью аэренхимы.

Покровные ткани и их классификация

Покровные ткани предохраняют органы от резких температурных колебаний, от сильного перегрева и охлаждения, от чрезмерной потери воды путем испарения, от механических повреждений. Их можно рассматривать как пограничные ткани. Они представляют собой физиологические барьеры, регулирующие скорость и избирательность проникновения веществ через них. Вторая особенность пограничных тканей — их многофункциональность. Одна и та же ткань может осуществлять защиту от излишней потери влаги, всасывание и выделение.

Покровные ткани сменяют одна другую при возрастных изменениях органа или меняют свою функцию с возрастом. Для их индивидуальных конкретных типов морфологические особенности очень специфичны. С функциональной точки зрения покровные ткани можно разделить на три типа:

— наружные с преобладающей функцией регуляции газообмена, транспирации и механической защиты (эпидерма, перидерма, ритидом, экзодерма);

— наружные с преимущественной функцией всасывания (ризодерма, веламен);

— внутренние пограничные, где преобладают функции регуляции прохождения веществ (эндодерма, обкладочные клетки проводящих пучков в листьях, листовых черешках).

По происхождению различают первичные, образовавшиеся из первичных меристем (эпидерма, ризодерма, эндодерма, веламен), и вторичные, пришедшие им на смену (перидерма, экзодерма), покровные ткани.

У многолетних древесных растений и их корней можно наблюдать и третичную ткань — корку, иначе ритидом.

Первичные покровные ткани.

Эпидерма — покровная ткань листа, травянистого стебля, плода, лепестков и других частей цветка. Клетки живые, представлены одним, реже двумя слоями. Характерная особенность эпидермы — плотно расположенные клетки, прямостенные или извилистостенные, без межклетников. Практически отсутствуют

хлоропласты. В клетках эпидермы — постенный слой цитоплазмы, ядро сдвинуто к клеточной оболочке. Из пластид встречаются лейкопласты. Вакуоль большая. В клеточном соке у многих видов имеются водорастворимые пигменты (антоцианы, флавоноиды), от чего листья и лепестки цветов приобретают красную, синюю, коричневую, желтую и бурую окраску. Клетки эпидермы неоднородные. Среди типичных клеток находятся устьица, а на поверхности — различного типа волоски.

Если устьица расположены беспорядочно, а клетки эпидермы изодиаметрические, это чаще всего признак двудольных растений (рис. 30–32). Если же клетки эпидермы удлиненные, а устьица размещены упорядоченными рядами, значит, наблюдаются листья однодольных (рис. 33) или эпидерма побегов хвоща. Устьица образованы двумя замыкающими клетками, имеющими бобовидную форму. Между ними — устьичная щель, через которую происходят транспирация и газообмен. Под щелью располагается воздушная полость, окруженная паренхимными клетками (мезофилл листа, коровая паренхима стебля и т.д.). На поперечном срезе видна неравномерная утолщенность замыкающих клеток (рис. 34). В самих замыкающих клетках много хлоропластов и митохондрий. В них идет активный синтез пластических веществ, а также поглощение ионов калия. Эти два фактора увеличивают концентрацию осмотически активных веществ и усиливают процесс осмоса.

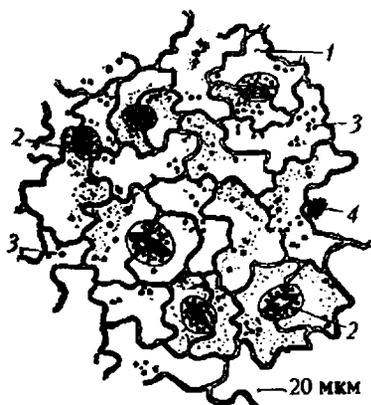


Рис. 30. Эпидерма листа гибискуса: 1 — изодиаметрические клетки эпидермы; 2 — устьице; 3 — хлоропласты; 4 — ядро с окружающими его лейкопластами

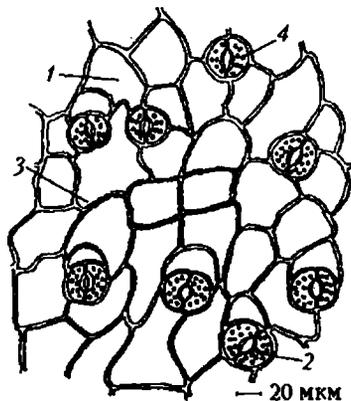


Рис. 31. Эпидерма листа наперстянки: 1 — прямостенные клетки эпидермы; 2 — устьице; 3 — простые поры в клеточной оболочке; 4 — хлоропласты

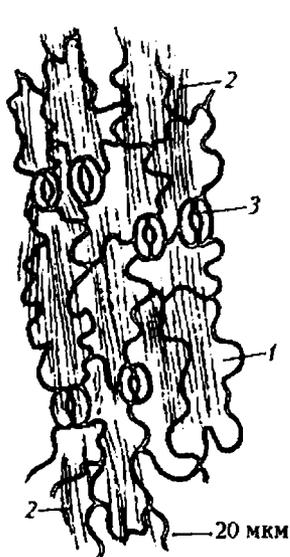


Рис. 32. Эпидерма листа адониса со складчатой кутикулой: 1 — извилисто-стенные вытянутые клетки эпидермы с продольной складчатостью кутикулы; 2, 3 — устьице

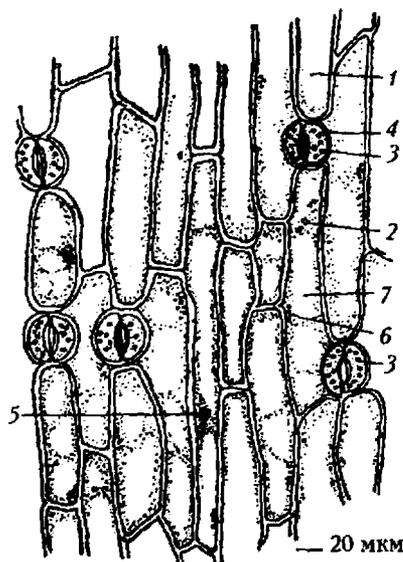


Рис. 33. Эпидерма листа ландыша: 1 — прямостенные вытянутые вдоль клетки эпидермы; 2 — цитоплазма; 3 — хлоропласты; 4 — устьице; 5 — ядро; 6 — лейкопласты; 7 — вакуоль

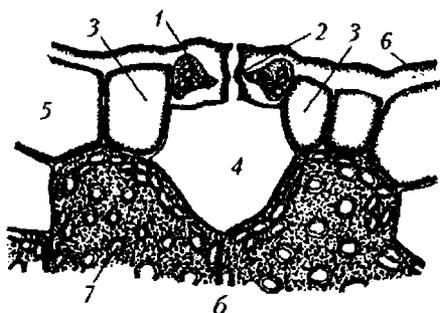


Рис. 34. Схема строения устьица: а — вид сверху; б — поперечный срез; 1 — замыкающая клетка; 2 — устьичная щель; 3 — побочные клетки; 4 — «дыхательная» полость; 5 — эпидермальные клетки; 6 — кутикула; 7 — хлоропласты клеток мезофилла

Наступает состояние сильного насыщения водой, неутолщенные боковые стенки замыкающих клеток прогибаются, и щель открывается. В случае малого доступа воды из прилегающих клеток в устьичные клетки щель автоматически закрывается.

Структура эпидермальных клеток — важный диагностический признак. Для целей диагностики необходимо знать структуру устьичного аппарата, который представлен комплексом замыкающих и окружающих устьице побочных или околоустьичных клеток. У двудольных растений наиболее часто встречается аномоцитный тип устьичного аппарата (рис. 35, *а*), околоустьичные клетки располагаются беспорядочно, их более трех, и они мало отличаются по форме от клеток эпидермы. Анизоцитный тип встречается реже и только у цветковых растений. Здесь около замыкающих клеток находятся три побочных клетки, одна из которых заметно отличается по размеру (рис. 35, *б*).

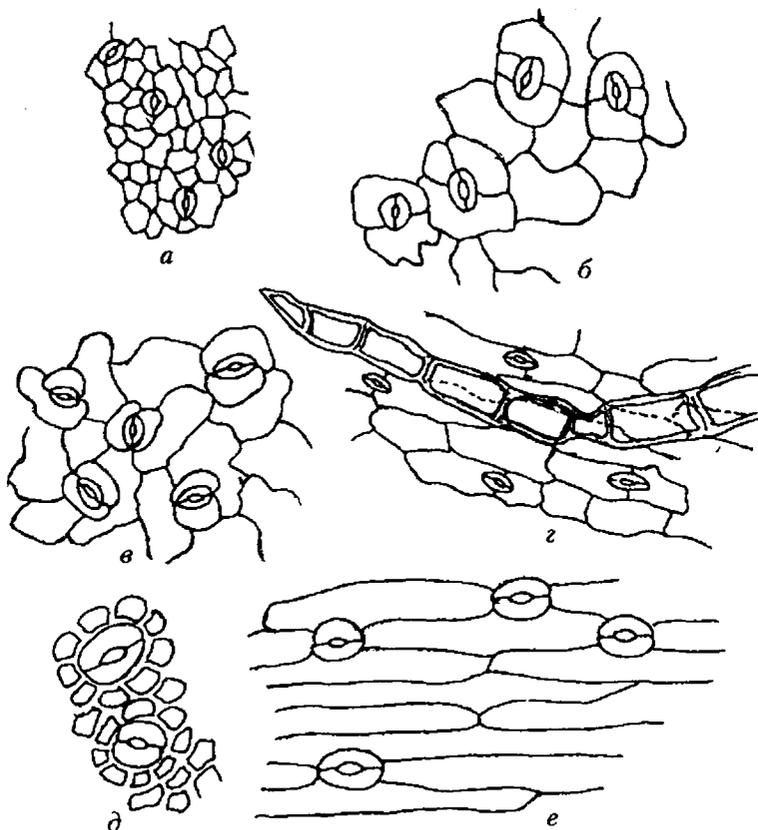


Рис. 35. Типы устьичных аппаратов: *а* — аномоцитный; *б* — анизоцитный; *в* — парацитный; *г* — диацитный; *д* — энциклоцитный (розеточный, радиальный); *е* — тетрацитный

Более редко встречаются парацитный (рис. 35, в), диацитный (рис. 35, з) и энциклоцитный (розеточный, радиальный) (рис. 35, д) типы. Тетрацитный тип (рис. 35, е) характерен, главным образом, для однодольных растений. При диагностике сырья нужно учитывать, что при амфистоматном строении листа, когда устьица располагаются и на верхней и на нижней его стороне, возможен смешанный тип устьичного аппарата. В зависимости от экологических условий, а также от характера листа (зимующие или опадающие) можно наблюдать устьица, поднимающиеся над поверхностью эпидермы или погруженные вглубь мезофилла.

Вся поверхность эпидермы покрыта слоем кутикулы или многочисленными трихомами двух типов — различными волосками и эмергенцами. Эпидермальные клетки образуют на поверхности сосочковидные выросты, папиллы, простые одно- и многоклеточные звездчатые и другие волоски с гладкой, ребристой и бородавчатой поверхностью (рис. 36—38). Как и кутикула, восковой налет, так и волоски уменьшают испарение и предохраняют растение от вредных атмосферных воздействий. Например, на листе крапивы, кроме ретортовидных простых волосков, встречаются эмергенцы, именуемые у крапивы жгучими волосками. В их образовании принимают участие, кроме клеток эпидермы, нижележащие слои мезофилла листа.

Эндодерма — это внутренний слой первичной коры, расположенный на границе ее и центрального цилиндра. Благодаря наличию неравномерного утолщения она выполняет несколько функций: механическую, запасающую и регулирующую продвижение воды, минеральных веществ и пластического материала из центрального цилиндра в коровую часть. Характерна для первичной структуры корня, стебля. Хорошо выражена в корневище, в игольчатых листьях некоторых хвойных.

Ризодерма (эпibleма) — волосконосный слой тонкостенных клеток на поверхности корешка с первичной структурой, имеющий одноклеточные (реже двухклеточные) выросты — корневые волоски (рис. 39). Клетки ризодермы живые с многочисленными митохондриями, активно функционирующие. Имеют центральную вакуоль и постенное расположение цитоплазмы. В клеточных оболочках много пектиновых веществ. Ослизнясь при соприкосновении с почвенной влагой, они контактируют с комочками почвы и тем самым обеспечивают поглощение воды и минеральных веществ.

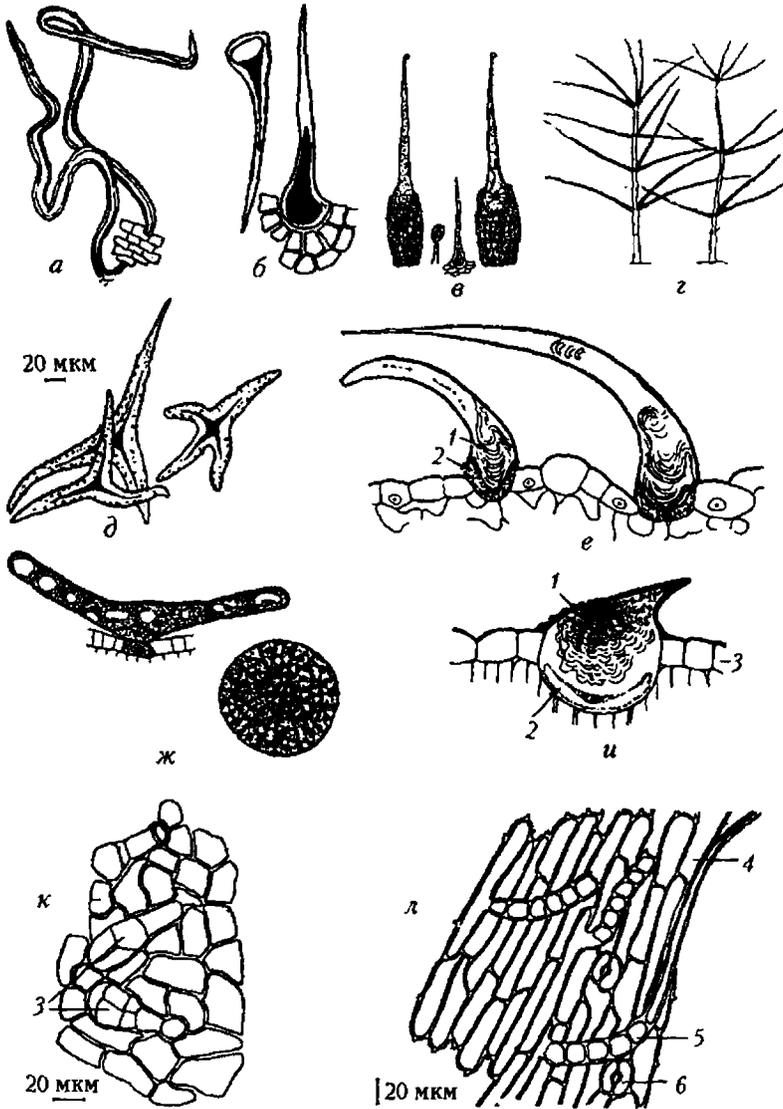


Рис. 36. Типы трихом: *a* — одноклеточный волосок на эпидерме листа яблони; *b* — одноклеточный волосок на листе крапивы; *v* — эмергент, жгучий волосок на листе крапивы; *z* — многоярусные волоски на листе коровяка; *d* — одноклеточные разветвленные бородавчатые волоски на листе желтушника; *e* — цепляющийся волосок с цистолитом на листе конопли; *ж* — железистый пельтатный волосок на листе хмеля сбоку и в плане; *и* — цепляющийся волосок с цистолитом на листе хмеля; *к* — головчатые волоски на листе паслена дольчатого; *л* — многоклеточные волоски на листе тысячелистника; 1 — цистолит; 2 — живое содержимое клетки; 3 — головчатый волосок; 4 — клетки эпидермы; 5 — многоклеточный волосок; 6 — устьице

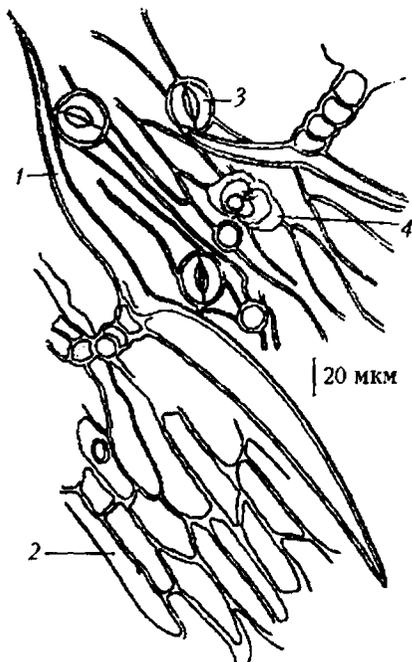


Рис. 37. Эпидерма листа полыни Сиверса: 1 — Т-образные волоски; 2 — клетки эпидермы; 3 — устьице; 4 — железа

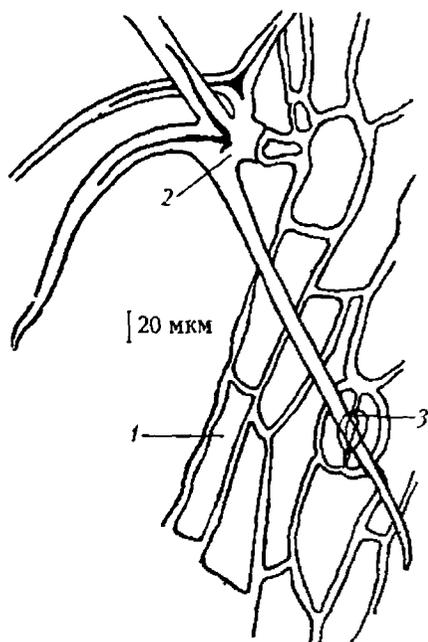


Рис. 38. Эпидерма листа эстрагона: 1 — клетки эпидермы, 2 — звездчатый волосок, 3 — устьице

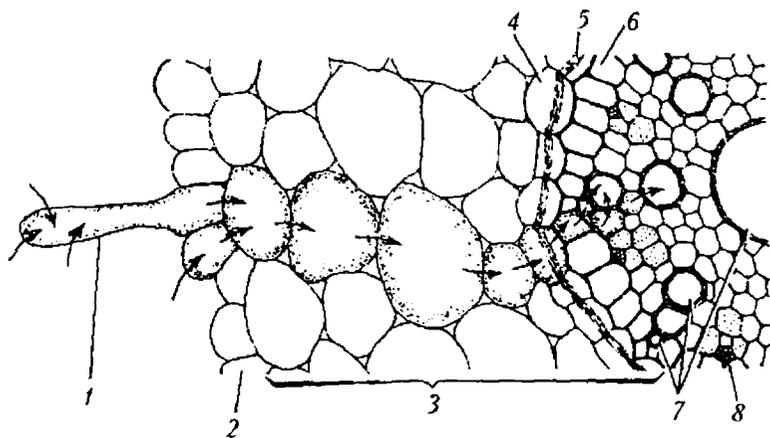


Рис. 39. Схема поступления и передвижения поглощенной из почвы воды (указано стрелками): 1 — корневой волосок; 2 — клетки ризодермы; 3 — первичная кора; 4 — эндодерма; 5 — пояска Каспари; 6 — перидикл; 7 — сосуды ксилемы; 8 — элементы флоэмы

Корневые волоски недолговечны (живут 15–20 дней), но постоянно возобновляются, формируются вблизи точки роста корня при дифференциации гистогенного слоя — дерматогена (первичная меристема).

Веламен — многослойная покровная ткань воздушных корней орхидных и ароидных растений, а также некоторых наземных однодольных, имеющих первичную структуру корня. Он представляет собой одно- или многослойный покров, состоящий из плотно сомкнутых мертвых клеток с утолщенными оболочками. Под веламеном располагается экзодерма. В сухую погоду его клетки заполняются воздухом, а во время дождя — водой. Таким образом, это специализированная водозапасающая ткань. Поступление воды происходит капиллярным путем через поры и отверстия в оболочках. Веламен образуется из однослойной протодермы (дерматоген), затем клетки делятся, и он становится многослойной тканью.

Вторичные покровные ткани.

Перидерма — сложная ткань, в основе которой находится феллоген (пробковый камбий). Феллоген — это вторичная меристема. Он образуется в стебле из паренхимных клеток коры, расположенных под эпидермой, или из клеток самой эпидермы. К внешней стороне феллоген откладывает радиально расположенные слои клеток, преобразующихся в клетки пробки (феллему), а внутрь — живые паренхимные клетки феллодермы. Все три слоя клеток: феллема, феллоген и феллодерма носят общее название перидерма (рис. 40).

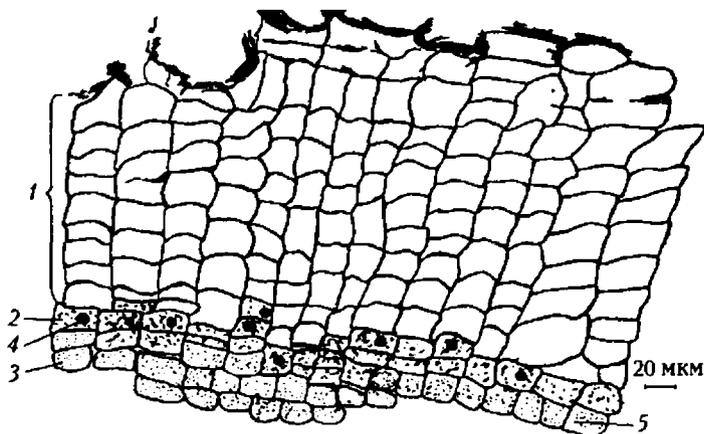


Рис. 40. Фрагмент покровной ткани (перидермы) на поперечном срезе стебля бузины: 1 — клетки пробки; 2 — камбий пробковый (феллоген); 3 — феллодерма; 4 — ядро; 5 — цитоплазма

Клетки пробки — изодиаметрические, чаще квадратные, мертвые, поскольку клеточные оболочки пропитаны суберином, что делает их газо- и водонепроницаемыми. Для осуществления газообмена в первый же год жизни (перидерма на побегах деревьев и кустарников появляется осенью и обеспечивает их нормальную зимовку) на смену устьицам образуются чечевички. На поверхности побега это буроватый или сероватый округлой или овальной формы бугорок. Возникает вследствие активной работы многослойного феллогена (рис. 41). Заполняющие чечевичку клетки имеют округлую форму и опробковевшую клеточную оболочку с массой межклетников, через которые свободно происходит газообмен. Пробковый камбий обычно функционирует до определенного возраста, но у бука, осины, дуба и лещины, раз образовавшись, функционирует всю жизнь. Если с 30-летнего растения снимают один слой пробки, камбий продолжает ее наращивать.

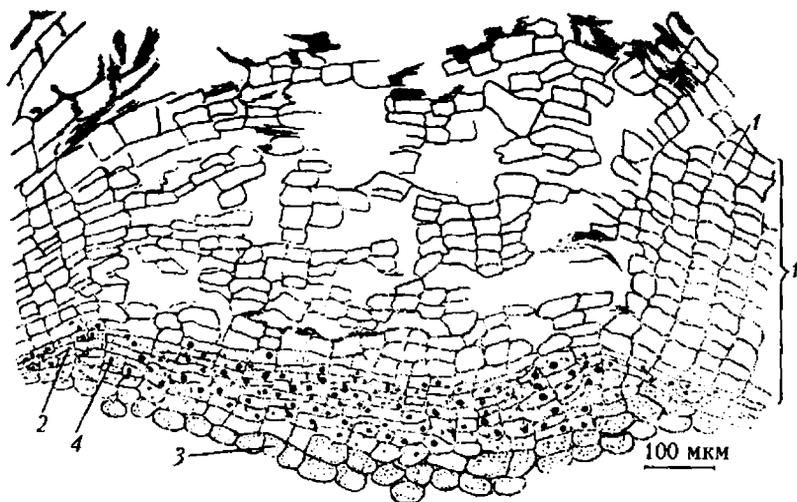


Рис. 41. Чечевичка на поперечном срезе стебля бузины: 1 — клетки пробки; 2 — клетки пробкового камбия (феллоген); 3 — клетки феллодермы; 4 — ядро в клетках феллогена

На корнях однолетних и многолетних растений с переходом ко вторичной структуре образуется перидерма, но за счет активного деления клеток перицикла, расположенного под эндодермой. Это наружный слой центрального цилиндра.

Ритидом — это многослойная перидерма. Она может быть чешуйчатой, как у сосны, яблони, и кольчатой, как у виноградной

люзы. При появлении чешуйчатой корки последующие слои феллогена закладываются в глубине коровой паренхимы тангенциально, отсекая хордой сегменты коры. Лишенные связи из-за нового слоя перидермы с проводящими элементами, эти клетки отмирают. В случае образования кольчатой корки последующие слои феллогена закладываются в виде колец. Наружные слои ритидома постоянно сдушиваются. На поверхности корки имеются иногда очень крупные трещины. До конца жизни древесного растения толщина покровной ткани наращивается изнутри (рис. 42).

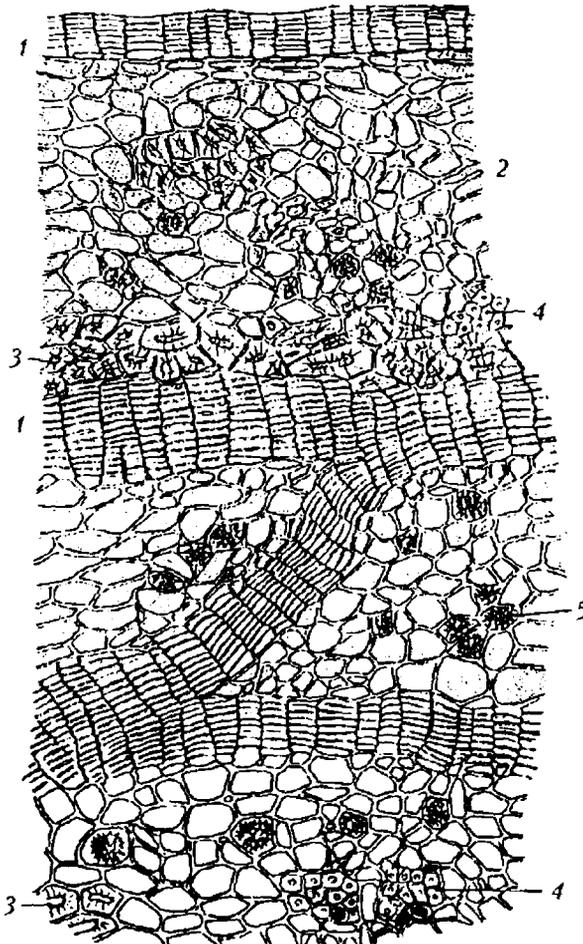


Рис. 42. Чешуйчатая корка на поперечном срезе стебля дуба черешчатого: 1 — слой пробки; 2 — коровая паренхима; 3 — каменные клетки; 4 — лубяные волокна; 5 — друзы

Экзодерма — покровная ткань подземных органов, утративших эпиблему (ризодерму) с возрастом. Защитную и покровную функцию на себя приняли клетки первичной коры. Их клеточные оболочки утолщаются и химически видоизменяются: наружные чаще всего опробковевают, внутренние слои могут и одревеснеть. Клетки плотно прижаты друг к другу и не имеют межклетников. В отличие от пробкового слоя перидермы клетки экзодермы располагаются беспорядочно.

Выделительные (секреторные) ткани

К секреторным тканям относятся очень разные структурные образования, способные выделять или изолировать продукты метаболизма и влагу в капельно-жидком виде. По строению и расположению их можно разделить на экзогенные (наружные) и эндогенные (внутренние) выделительные ткани. К первой группе следует отнести железистые волоски (трихомы) и эмергенцы, нектарники и гидатоды, ко второй — секреторные клетки, вместилища и млечники.

Экзогенные ткани.

Железистые волоски — это головчатые образования эпидермальных клеток на одно- или многоклеточной ножке (рис. 43). Несущая секрет головка также может быть одно- и многоклеточной. В ней локализуются эфирные масла или дубильные вещества. К железистым волоскам относят и чешуйчатые (пельтатные) волоски, но чаще их именуют эфирномасличными железками (рис. 43—45). Их структура очень характерна для каждого семейства и может служить диагностическим признаком (рис. 46—50). В железках эфирное масло продуцируется секреторными клетками, в которых очень развиты агранулярный эндоплазматический ретикулум и аппарат Гольджи, активны митохондрии. Много энергии освобождается и тратится на синтез терпеноидов. Излишки эфирных масел накапливаются под кутикулярным куполом. Образование железок и железистых волосков начинается с момента дифференциации листовых бугорков, эпидермы и устьичного аппарата.

Нектарники очень разнообразны по своей форме, строению и размещению. Секреторная ткань нектарника может состоять из одного лишь эпидермального слоя. Клетки при этом по форме напоминают сосочки или вытянуты наподобие палисадных клеток.

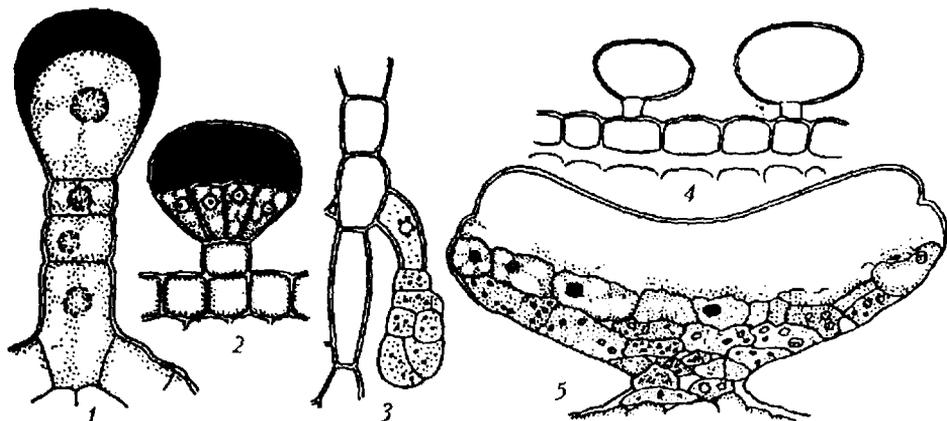


Рис. 43. Железистые волоски: 1 – волосок пеларгонии с секретом, выделенным под кутикулу; 2 – волосок розмарина; 3 – волосок картофеля; 4 – пузырьчатые волоски картофеля; 5 – пельтатная (щитовидная) железа с листа черной смородины

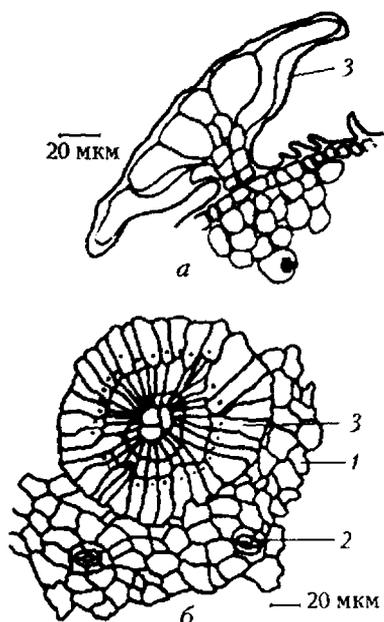


Рис. 44. Железистый волосок сбоку (а) и в плане (б) у рододендрона остроко-
нечного: 1 – клетки эпидермы; 2 –
устьице; 3 – железа

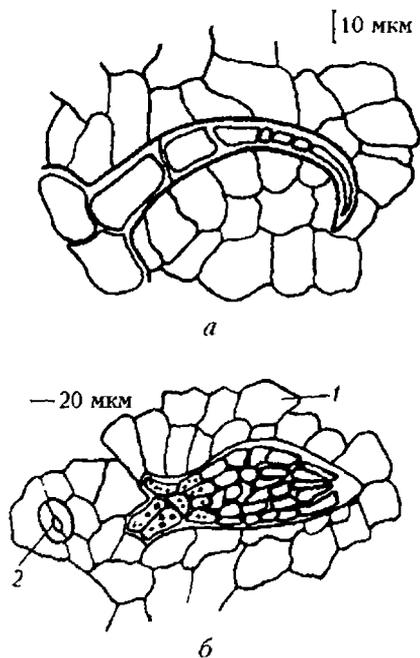


Рис. 45. Простой (а) и железистый (б)
волоски гаультерии; 1 – клетки эпидермы;
2 – устьице

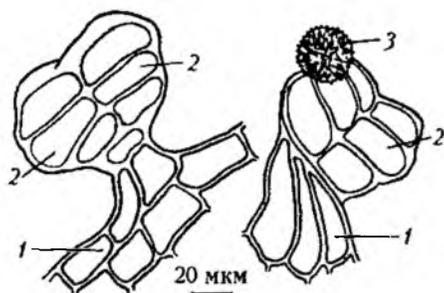


Рис. 46. Эфирномасляные железы пижмы: 1 — клетки эпидермы; 2 — секреторные клетки; 3 — пыльца

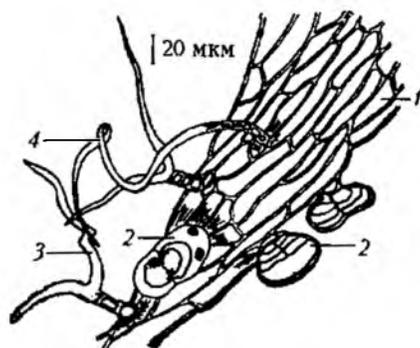


Рис. 47. Эпидерма листочка обертки полыни сантолинолистной: 1 — клетки эпидермы; 2 — железка; 3 — Т-образные волоски; 4 — многоклеточные бичевидные волоски

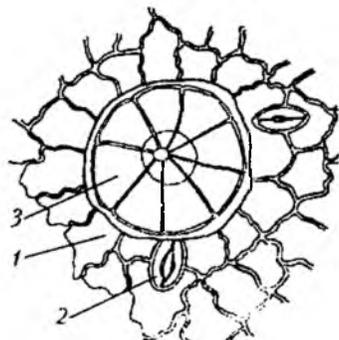


Рис. 48. Эпидерма листа мяты: 1 — клетки эпидермы; 2 — устьице с диатизным типом устьичного аппарата; 3 — железка

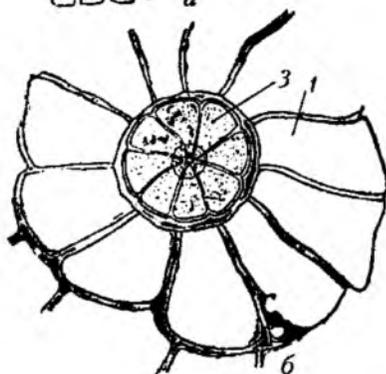
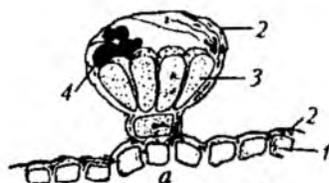


Рис. 49. Схема эфирномасляной железы, характерной для представителей семейства губоцветных (яснотковых): а — в поперечном разрезе; б — на плоскостном препарате (вид сверху); 1 — клетки эпидермы; 2 — кутикула; 3 — секреторные клетки; 4 — капли эфирного масла

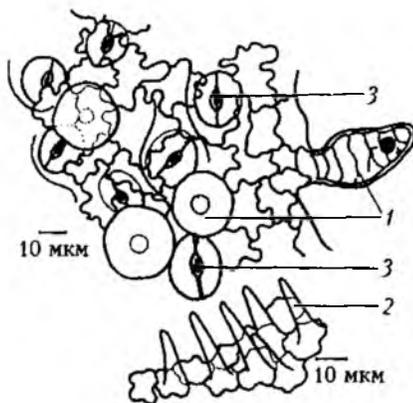


Рис. 50. Железистые и простые волоски на эпидерме листа кассиопен: 1 — железистый волосок; 2 — простые (сосочковидные) волоски; 3 — устьице

Иногда (у однодольных) нектарники имеют вид кармашков с железистой внутренней поверхностью и образуются в тех частях завязи цветка, где стенки плодолистиков срастаются не полностью. Чаще всего нектарники встречаются на цветках. Они могут располагаться кольцеобразно под тычинками, иногда имеют форму кольца или диска, лежащего в основании завязи (пасленовые, яснотковые). У липовых они состоят из многочисленных железистых волосков, плотно прилегающих друг к другу и образующих подобие подушки. Нектарники располагаются на всех частях цветка и на цветоножке, могут встречаться и вне цветка — на листьях. Все их виды объединяет наличие нектара, представляющего собой 35%-й раствор сахара (сахарозы, глюкозы, фруктозы). В нем содержатся многочисленные витамины: аскорбиновая, пантотеновая, никотиновая, фолиевая кислоты, тиамин, рибофлавин, пиридоксин, биотин и др. Нектар привлекает насекомых, птиц, которые, пытаясь им полакомиться, способствуют опылению и распространению семян.

Гидатоды — структуры, которые выделяют воду из внутренних частей листа на его поверхность в виде капель. Этот процесс обычно называют гуттацией. Хотя гидатоды относятся к секреторным тканям, но они не являются специфической секреторной тканью, характерной для настоящих секреторных образований, рассмотренных выше. Выделяемая ими вода поступает из эпитемы — тонкостенной паренхимы, окружающей трахеиды. Над эпитемой эпидерма имеет отверстие, с поверхности напоминающее устьице, которое постоянно открыто. Внутри отверстия над клетками эпитемы располагается полость, заполненная водой. У некоторых растений гидатоды не имеют эпитемы, и вода движется по направлению к отверстию по обычному мезофиллу. Когда при высокой влажности воздуха (туман, дождь) транспирация приостанавливается, затухает, вместо нее начинается гуттация, которая поддерживает ограниченный транспорт воды с минеральными веществами по ксилеме. Один лист тропического растения из семейства ароидных может выделить за ночь до 100 мл гуттационной жидкости. Появление капелек воды («плач» растений) на концах зубчиков листа филодендрона (*Monstera deliciosa*), настурции, по народным приметам, предвещает ненастье, что вполне объяснимо с физиологической точки зрения и исходя из микроскопической структуры гидатод.

Эндогенные ткани.

Секреторные клетки отличаются от обычных паренхимных более крупным размером и содержимым. Они содержат эфирные масла, бальзамы, смолы, слизи, дубильные вещества, а также кристаллы. Эти клетки называют секреторными идиобластами. В большинстве случаев они живые. Чаще других отмирают клетки, заполненные кристаллами.

Секреторные вместилища представляют собой полости или каналы, образовавшиеся схизогенным или лизигенным путем. При возникновении схизогенных вместилищ появляющийся секрет выделяется в межклетники и, накапливаясь, раздвигает клетки, увеличивая полость. При лизигенном способе образования вместилищ под действием секрета клетки подвергаются лизису (растворению).

По форме вместилища тоже могут быть разными. Округлые, имеющиеся в кожуре лимона, в листе зверобоя, эвкалипта, корне и корневище девясила, элеутерококка, они содержат эфирные масла. Эфирные масла есть и в вытянутых вдоль проводящих жилок вместилищах в листьях некоторых видов полыни.

Примерами секреторных канальцев являются смоляные ходы хвойных растений, эфирномасличные каналцы в плодах зонтичных, слизевые — в плодах канн. Они выстланы секреторными клетками и заполнены секретом (рис. 51, 52).

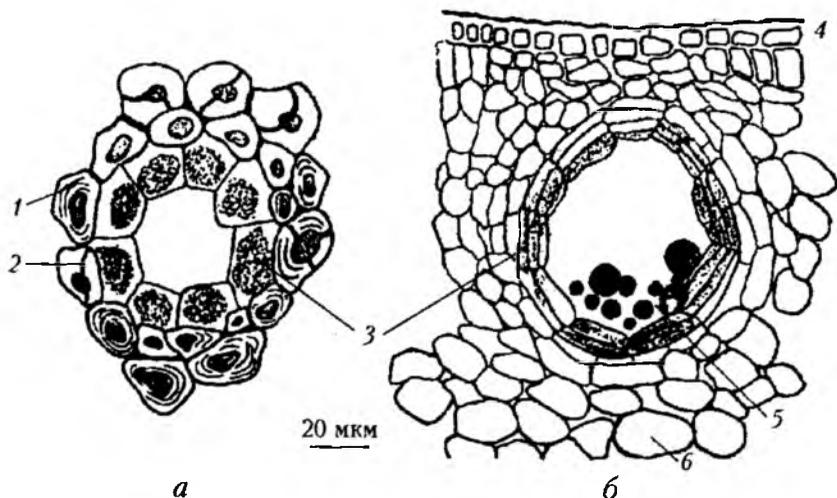


Рис. 51. Смоляной ход (а) в хвое сосны и эфирномасличные вместилища (б) листа лимона: 1 — дубяные волокна; 2 — простые поры; 3 — секреторные клетки; 4 — эпидерма; 5 — капли эфирного масла в полости вместилища; 6 — клетки мезофилла листа

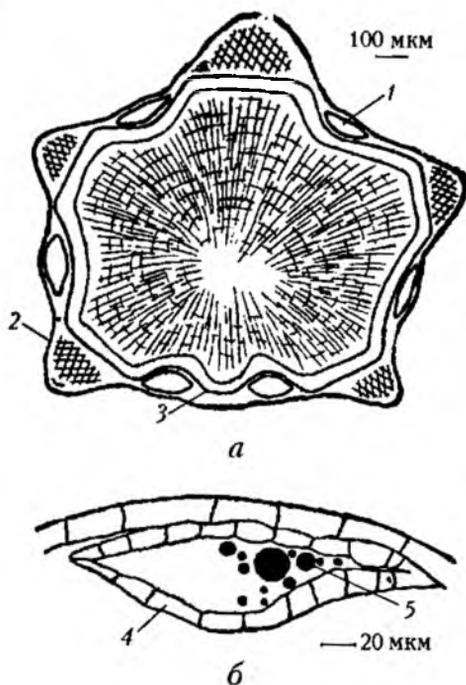


Рис. 52. Схема поперечного среза (а) и эфирномасляного канала (б) плода тмина: 1 — эфирномасляный канал; 2 — оболочка плода; 3 — оболочка семени; 5 — капли эфирного масла; 4 — секреторные клетки

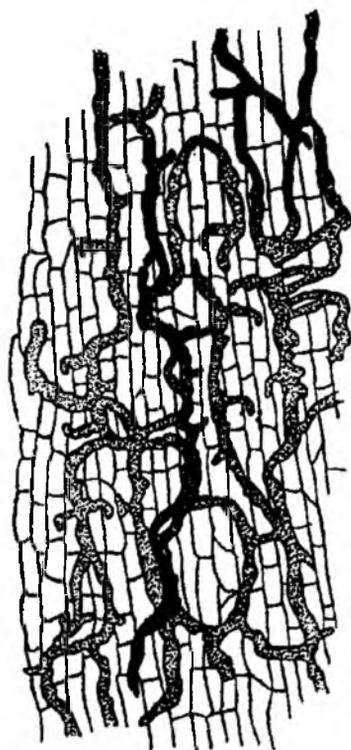


Рис. 53. Млечники в корне одуванчика

Млечники по строению и происхождению разделяются на членистые и нечленистые. Первые имеют сложное строение и состоят из продольных цепочек клеток, перегородки между которыми в процессе развития становятся перфорированными либо совсем исчезают. Возникает сплошная разветвленная система трубочек. Такой тип млечников (рис. 53–55) встречается у сложноцветковых (корень одуванчика), маковых (чистотел).

Нечленистые млечники представляют собой одну гигантскую клетку, которая, возникнув при прорастании семени, затем растет, ветвится, пронизывая все органы растения. В зрелом состоянии клетки этого типа млечников могут достигать нескольких метров. Они встречаются у растений семейств молочайных, сложноцветных и др. Оболочки их пластичны и не одревесневают. По структуре они напоминают оболочки рядом расположенных паренхимных клеток.

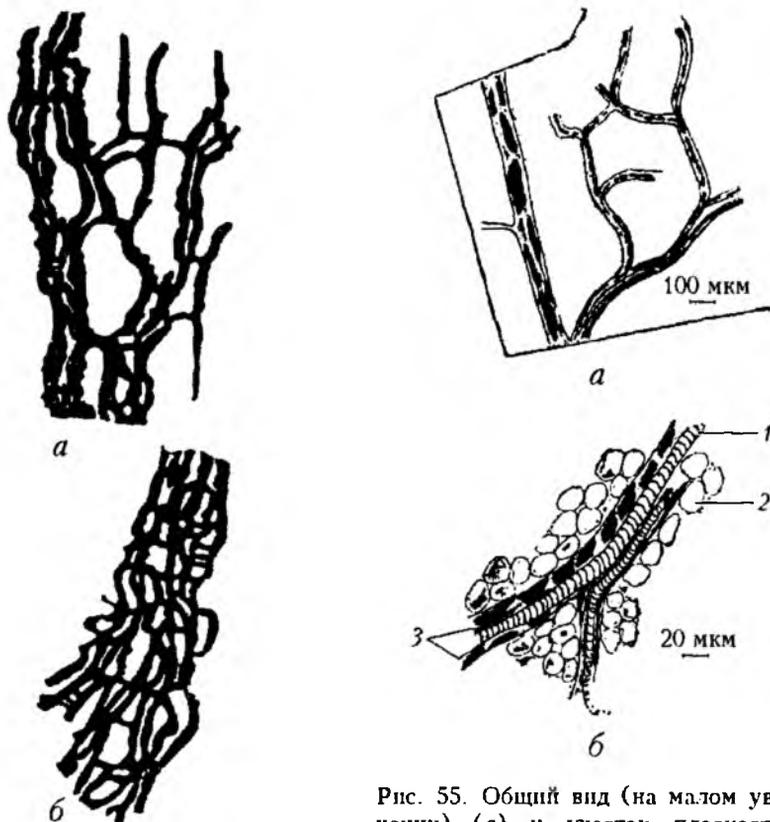


Рис. 54. Млечники с малым (а) и большим (б) числом анастомозов в корне кок-сагыза

Рис. 55. Общий вид (на малом увеличении) (а) и участок плоскостного препарата в области жилки (б) листа чистотела: 1 — сосуды ксилемы; 2 — клетки мезофилла листа; 3 — млечники

Заполнены млечники латексом — окрашенной в желтый, оранжевый или белый цвет жидкостью, состоящей из 50–80% воды, в которой во взвешенном и растворенном состоянии находятся различные органические вещества и частицы. Здесь обнаружены ядра, митохондрии, много белка, сахара, большое разнообразие крахмальных зерен в форме шариков, палочек, гантелей, витамины и ферменты. Так, в латексе папайи, который именуют млечным соком, содержится протеолитический фермент папаин, а у маковых — алкалоиды. В народном хозяйстве широко применяется млечный сок каучуконосов и гуттаперченосов. В нем находятся твердые частицы каучука или гуттаперчи, являющихся по своей химической природе полиизопреноидами. Наиболее известный в

мире каучуконос — гевея бразильская, а гуттаперчу содержит млечный сок бересклетов. Сложный состав суспензии латекса обусловлен структурой млечных трубочек. В клетках млечников цитоплазма с частью ядер располагается постенно тонким слоем. Тонoplast отсутствует, и клеточный сок млечника смешивается с большей частью протопласта.

Совершенно очевидно, что млечники выполняют не только выделительную, но и проводящую функцию. В пользу этого утверждения говорит наличие в клеточном соке разнообразных растворимых углеводов и крахмала, продуктов фотосинтеза, характерных для проводящей ткани. Аргументом в пользу выделительной функции служит присутствие полиизопреновых соединений.

Механические ткани

Механические ткани играют важную роль в придании прочности растению. По своей форме и месту расположения они различаются, но общим признаком механических тканей является мощно развитая вторичная оболочка. Утолщенной клеточной оболочкой клетки механической ткани отличаются от других. По локализации, форме и биологии клеток механическая ткань делится на колленхиму, склеренхиму и склереиды.

Колленхима представлена слегка удлинёнными клетками, близкими по размерам и призматической форме (на поперечном срезе) к паренхимным. Их отличительная особенность — неравномерная утолщённость клеточной оболочки. По характеру утолщения и расположению колленхима может быть уголковой, пластинчатой и рыхлой. У уголковой вторичные утолщения оболочки размещаются по углам, у пластинчатой утолщены две параллельно расположенные стенки, а рыхлая колленхима характеризуется наличием межклетников. Клетки живые, эластичны, прочны на изгиб. Располагаются под эпидермой, в ребристых выступах вьющихся, стелющихся побегов, придавая им прочность на изгиб. В клетках колленхимы иногда встречаются хлоропласты (рис. 56). Клеточная оболочка химически не изменена.

Склеренхима — механическая ткань, представленная волокнами с равномерным утолщением клеточных оболочек. Волокна, расположенные в коровой части осевого побега, именуются лубяными,

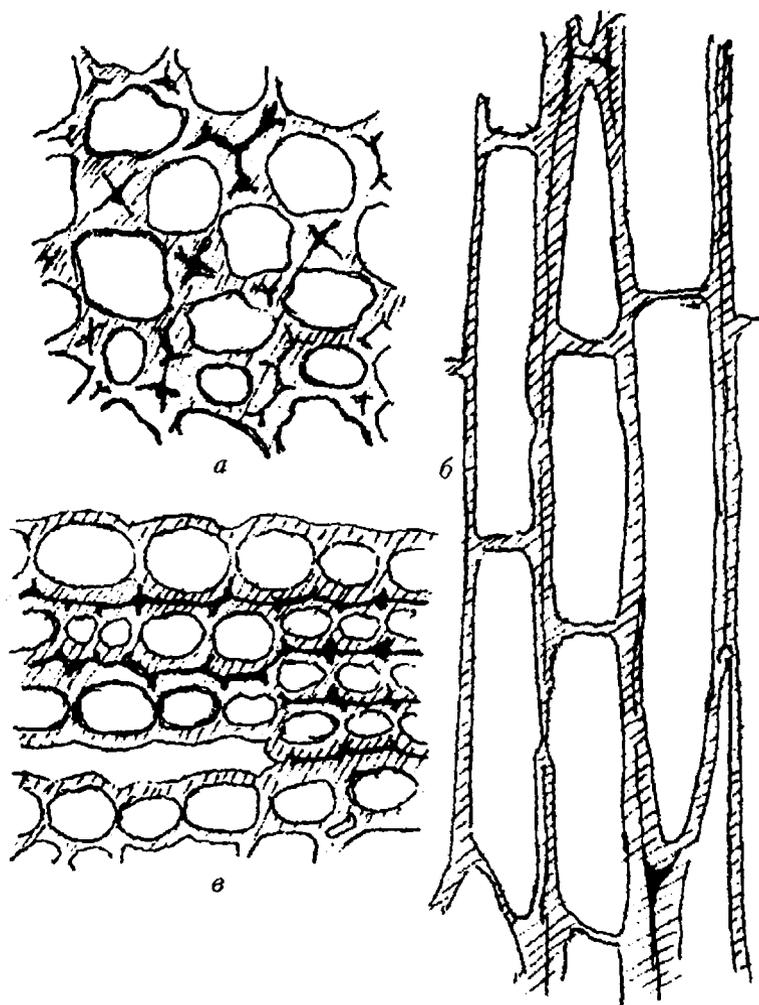


Рис. 56. Схема колленхимы: уголковой на поперечном срезе (*а*) и в продольном направлении (*б*); пластинчатой (*в*)

а те, что рядом с сосудами (проводящими воду элементами), являются древесными, или либриформом. Если лубяные волокна, имея в разной степени одревесневшую оболочку, — это, чаще всего, мертвые клетки (при слабом одревеснении они сохраняют на некоторое время живым протопласт), то клетки либриформа всегда мертвы и обладают сильной степенью одревеснения клеточной оболочки (рис. 57).

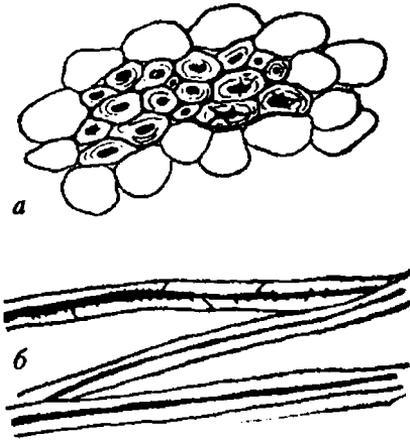


Рис. 57. Лубяные волокна льна на поперечном срезе (а) и в продольном направлении (б). Белые клетки — паренхимные

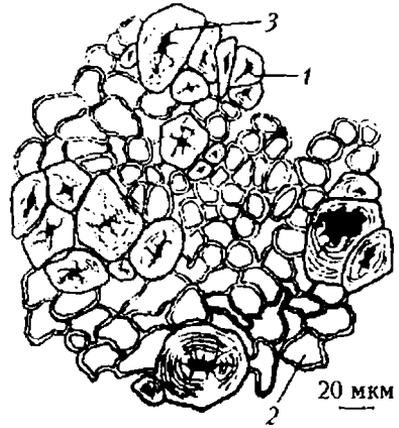


Рис. 58. Фрагмент поперечного среза коры калины: 1 — каменные клетки; 2 — паренхимные клетки; 3 — каналцы

Склериды — каменные клетки. Они часто встречаются в различных органах растений, располагаясь одиночно или группами и даже в виде тяжей. Характерные особенности — сильное утолщение клеточной оболочки, наличие ветвистых канальцев (разветвленные простые поры), маленькая полость, заполненная воздухом, сильная степень одревеснения. Клетки всегда мертвые (рис. 58) и варьируются по форме. По этому признаку различают следующие их типы:

- трахисклериды — настоящие каменные клетки, напоминающие по форме паренхимные клетки. Широко распространены в коре, сердцевине стебля, в мякоти плодов;

- макросклериды — удлиненные палочковидные (волокнистые) клетки (склериды хинной коры);

- остеосклериды, которые напоминают по форме трубчатые кости, клетки с расширенными концами (в млечном соке);

- астросклериды — звездчатые клетки. Встречаются в листьях, придавая им прочность.

Таким образом, форма склерид может служить диагностическим признаком и иметь таксономическое значение.

В самых молодых участках растущих органов механические ткани отсутствуют. Механическую прочность и упругость

обеспечивают живые клетки благодаря состоянию тургора и прочности клеточной оболочки. По мере роста растения появляются специализированные механические ткани. Сочетаясь с другими тканями, они как бы образуют скелет, арматуру органа, поэтому их часто называют скелетными, арматурными. Из двух основных осевых органов (корень и стебель) механическая ткань более мощно развита в стебле. В корне она в основном концентрируется в центре и развита намного слабее, что вполне объясняется характером и силой механических воздействий (ветер, буря, дождь и другие факторы) на надземный орган — стебель. Напротив, корень выдерживает основное сопротивление только на разрыв.

Проводящие ткани

Проводящие ткани — комплексные. Представлены ксилемой, осуществляющей транспирационный (восходящий) ток воды с растворенными в ней солями от корня до каждой клетки побега, и флоэмой, по которой происходит отток (нисходящий ток) ассимилятов (пластических органических веществ) от листа.

В структурном отношении эти ткани сложны, так как состоят из нескольких типов клеток, выполняющих разные функции. Наиболее важны проводящие элементы.

Ксилема. Самые характерные элементы ксилемы — трахеиды и сосуды, проводящие воду. В состав ее входят также механические элементы: древесные волокна (либриформ) и клетки основной ткани, выполняющие чаще всего запасающую функцию. Паренхимные клетки живые, а либриформ, трахеи и трахеиды — мертвые. Клеточные оболочки паренхимных клеток могут быть чисто пектоцеллюлозными, могут и одревесневать. Оболочки трахеид, сосудов (трахей) и либриформа всегда одревесневшие.

Трахеиды — прозенхимные клетки с заостренными или скошенными краями. На их боковых стенках имеются окаймленные поры.

Сосуды (трахеи) состоят из многочисленных члеников, соединенных в продольные ряды с перфорацией (отверстиями) на местах сочленений. По типу утолщений сосуды могут быть кольчатыми, спиральными, лестничными и точечными (рис. 59).

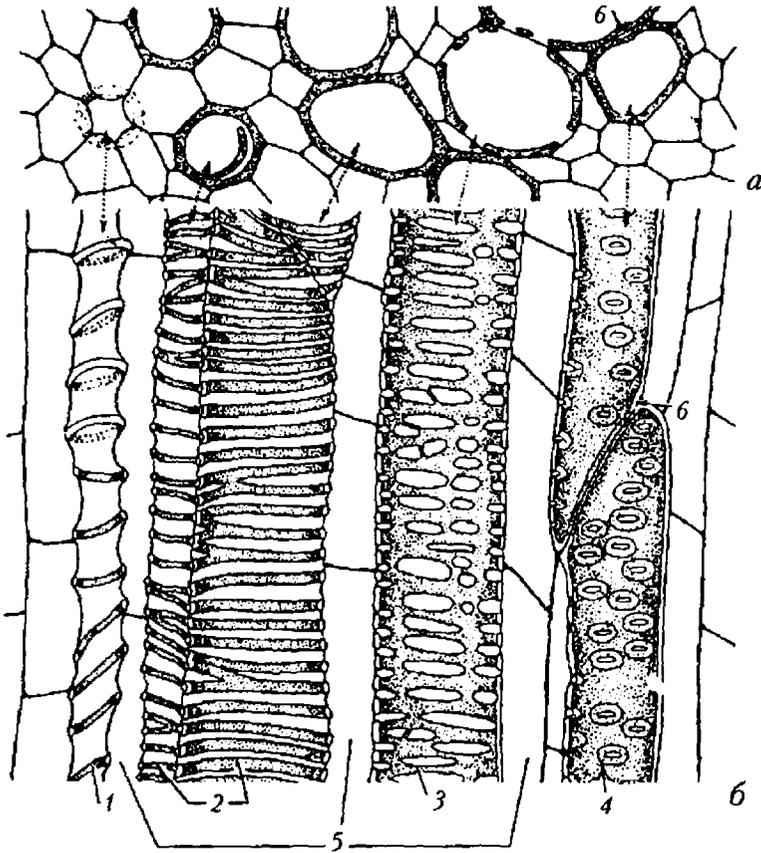


Рис. 59. Элементы ксилемы на поперечном срезе (а) и в продольном направлении (б): 1 – кольчатый сосуд; 2 – сосуд со спиральным утолщением; 3 – лестничный сосуд; 4 – точечный сосуд; 5 – паренхимные клетки; 6 – окаймленная пора

Элементы ксилемы образуются из первичной меристемы при первичной их дифференциации. Вначале появляются трахеиды, кольчатые и спиральные сосуды. Они характерны для первичной структуры осевых органов и носят название первичной ксилемы. С ростом осевых органов возникает вторичная ксилема. Она создается при делении камбиальных клеток с последующей их дифференциацией в крупнопросветные точечные, лестничные и другие виды сосудов. Вместе с проводящими элементами при образовании вторичной ксилемы формируются и механические (либриформ), а также паренхимные клетки. Последние часто именуются древесной паренхимой.

Флоэма. Проводящими элементами флоэмы являются ситовидные клетки и трубки. Данные клетки обычно длинные и узкие с заостренными концами. Эти живые клетки с цитоплазмой и ядром характерны для голосеменных растений. Сообщение между ними происходит через поровые поля, расположенные на их концах. Ситовидные трубки — более специализированные проводящие элементы флоэмы. Состоят из ситовидных члеников, сообщающихся друг с другом в продольном направлении через поровые сита с помощью плазмодесм. На боковых стенках тоже имеются поровые поля. Ситовидная трубка — живая клетка с постенным слоем цитоплазмы, большой центральной вакуолью и большим количеством слизи в клеточном соке. Рядом с ней находится клетка-спутница (одна или несколько). Это живая прозенхимная клетка, в центре которой располагается ядро, окруженное цитоплазмой. Предполагается, что клетка-спутница обеспечивает жизнедеятельность ситовидной трубки. И та и другая имеют пектоцеллюлозные, химически не видоизмененные клеточные оболочки (рис. 60).

Элементы флоэмы, как и ксилемы, появляются при первичной дифференциации из первичной меристемы. При продольном делении меристематической клетки образуются ситовидный членик и клетка-спутница. При формировании вторичных структур осевых органов элементы проводящих тканей создаются из камбиальных клеток. Вторичная флоэма характеризуется большим количеством механической ткани (лубяные волокна) и паренхимы. Функционирует она в течение одного вегетационного периода, редко дольше (в стебле липы более долговечна).

Проводящая система в осевых органах может располагаться сплошным сифоном, а может образовывать отдельные тяжи, состоящие из флоэмы и ксилемы. В зависимости от взаимного расположения флоэмы и ксилемы пучки могут быть коллатеральными, биколлатеральными, концентрическими и радиальными. По наличию или отсутствию камбия между флоэмой и ксилемой их подразделяют на открытые и закрытые.

Пучки образуются из прокамбиальных меристематических тяжей, которые формируются вблизи точек роста осевых органов. Тяжи представляют собой скопление удлиняющихся меристематических клеток. При их дифференциации и происходит формирование проводящих пучков (рис. 61).

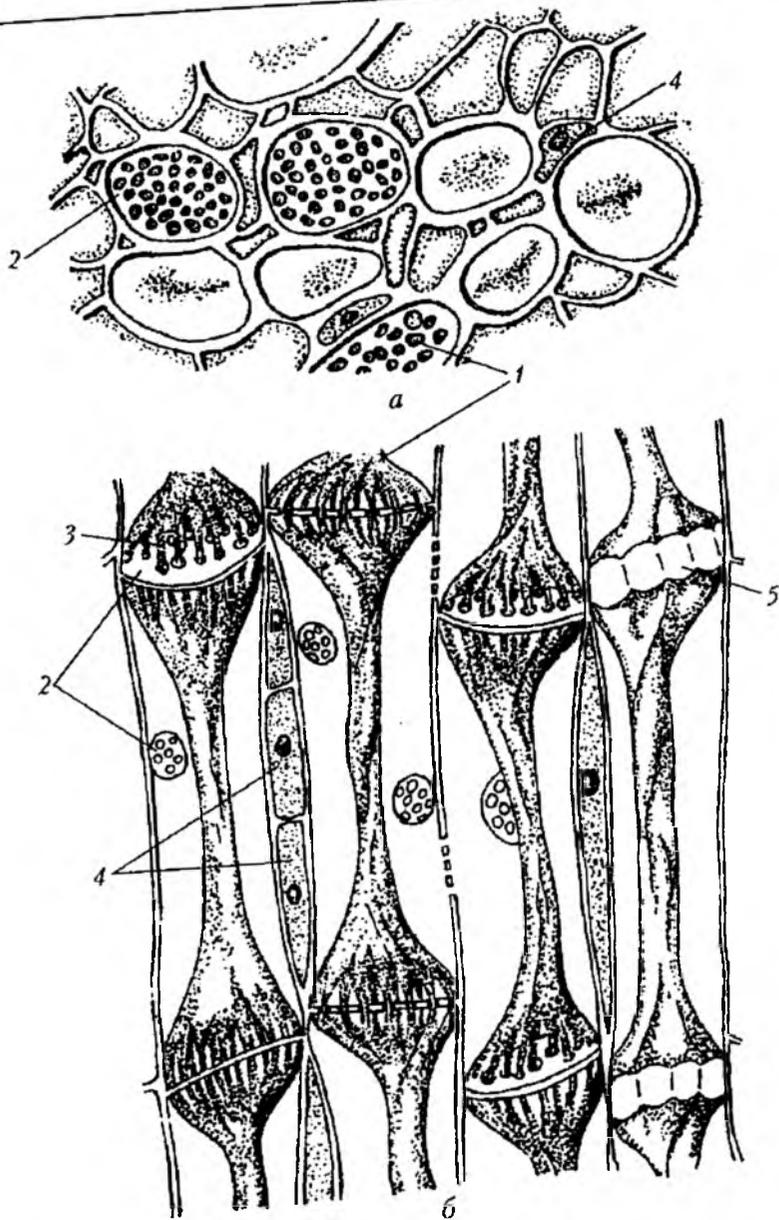


Рис. 60. Элементы флоэмы на поперечном срезе (а) и в продольном направлении (б):
 1 — функционирующая ситовидная трубка; 2 — незакупоренная ситовидная
 пластинка; 3 — плазматические тяжи; 4 — клетки-спутницы; 5 — закупоренная
 ситовидная пластинка

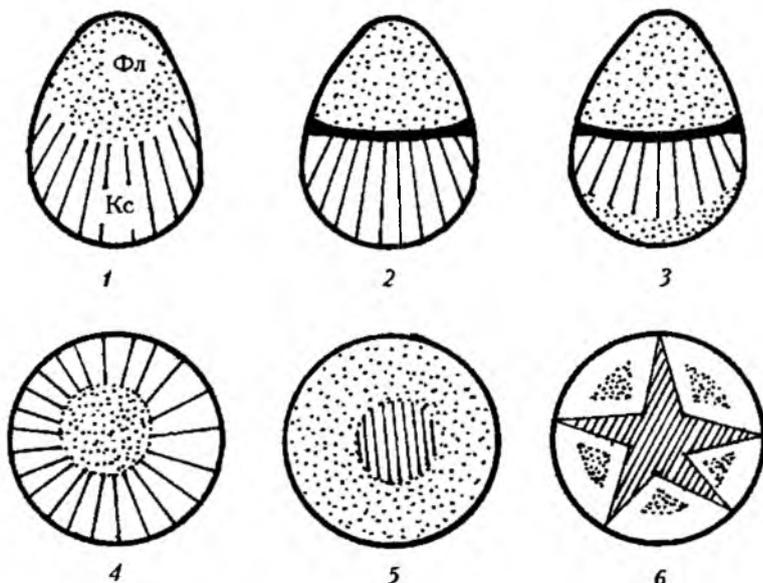


Рис. 61. Типы проводящих пучков: 1 — коллатеральный закрытый; 2 — коллатеральный открытый; 3 — биколлатеральный; 4 — центрофлоэмный (концентрический); 5 — центроксилемный (концентрический); 6 — радиальный. Флоэма представлена точками, ксилема — штрихами, камбий — зачерненной полосой

Если при дифференциации прокамбиального тяжа остается прослойка меристематических клеток между флоэмой и ксилемой, образуются открытые пучки — коллатеральный (рис. 62) и биколлатеральный. Они встречаются в стеблях и корневищах двудольных растений.

Если же все клетки прокамбиального пучка превращаются в клетки флоэмы и ксилемы, то пучок будет закрытым. Он не способен в дальнейшем увеличиваться в размерах, формировать дополнительные участки проводящих тканей (вторичную флоэму и ксилему).

Таковыми пучками являются закрытый коллатеральный (рис. 63), в котором флоэма размещена у периферии органа, а ксилема внутри; радиальный, в котором флоэма и ксилема располагаются радиально (рис. 64), и концентрический (рис. 65, 66). Концентрические пучки делятся на центрофлоэмные (амфивазальные) и центроксилемные (амфикрибральные).

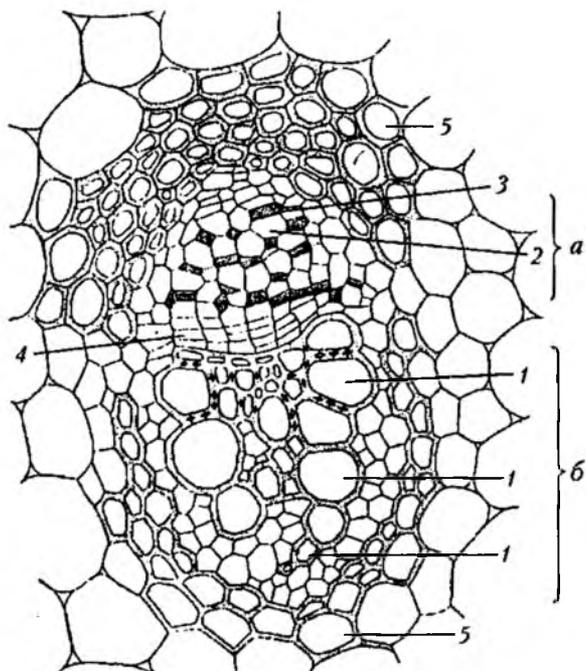


Рис. 62. Открытый коллатеральный пучок на поперечном срезе стебля лютика: *a* — участок ксилемы; *b* — участок флоэмы; 1 — сосуды ксилемы; 2 — спиральные трубки; 3 — клетки-спутницы; 4 — камбий; 5 — склеренхима

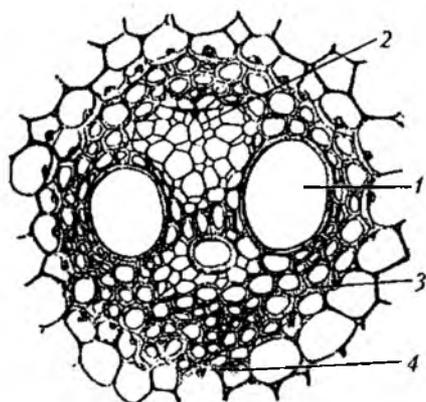


Рис. 63. Закрытый коллатеральный пучок на поперечном срезе стебля злака: 1 — сосуды ксилемы; 2 — флоэма; 3 — склеренхима; 4 — паренхимные клетки

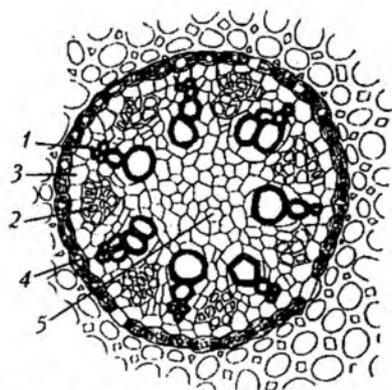


Рис. 64. Радиальный пучок на поперечном срезе корня однодольного растения: 1 — ксилема; 2 — флоэма; 3 — першккл.; 4 — эндодерма; 5 — клетки сердцевинны

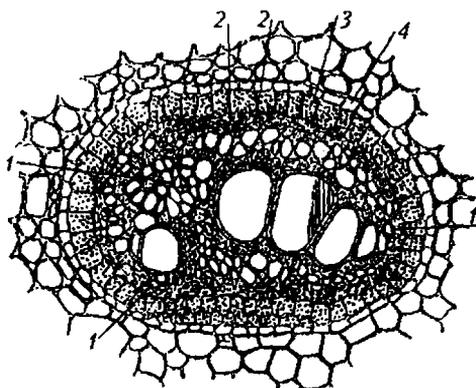


Рис. 65. Концентрический пучок на поперечном срезе корневища папоротника орляка: 1 — ксилема; 2 — флоэма; 3 — перикцил; 4 — эндодерма

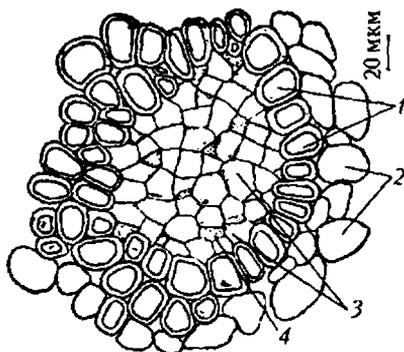


Рис. 66. Концентрический (центрофлоэмный) пучок на поперечном срезе корневища ландыша: 1 — сосуды ксилемы; 2 — клетки основной ткани; 3 — ситовидные трубки; 4 — клетки-спутницы

Они характерны для корневищ однодольных растений, папоротников, нередко встречаются в черешках листьев двудольных растений. Закрытые коллатеральные пучки существуют в листьях и стеблях однодольных растений на протяжении всей их жизни.

Глава 3. Структура вегетативных органов

Морфологическая эволюция растений

Важными событиями в эволюции растительного мира были выход растений на сушу и связанное с ним приспособление крупных многоклеточных форм к жизни в почвенно-воздушной среде, вызвавшей дифференциацию (специализацию) однородных структур. Этот этап прогрессивной эволюции сопровождался образованием органов — характерной особенностью высших растений.

Высшие растения стабилизировали содержание воды внутри своего тела и стали относительно независимыми от колебания влажности в почве и атмосфере. С выходом на сушу у растений появились надземные и подземные органы с совершенно разными функциями. Поглощение воды с минеральными веществами и фотосинтез способствовали возникновению специализированных тканей в этих органах. Сейчас установлено, что морфологическая эволюция началась с риниофитов (псилофитов). Риния обнаружена палеонтологами в Шотландии в 1913 г. Изучены ее общий облик и структура тканей. У ринии не было ни листьев, ни корней, ни стебля. Органы возникли позднее, но ее теллом имел уже внутреннюю структуру сухопутного обитателя. Имелись проводящие ткани, эпидерма с устьицами. Ученые предполагают, что ассимилирующие листья в ходе эволюции возникли из групп телломов, находящихся в одной плоскости и сросшихся между собой. Вследствие объединения вертикально расположенных телломов образовались стебли. Разделение функций между цилиндрическими осевыми органами (стебли) и плоскими боковыми (листья) привело к глубокой их специализации. Стебли сохранили способность к длительному верхушечному росту. Листья ее потеряли. Лишь у листьев папоротников сохранилась способность нарастать верхушкой вайи и даже ветвиться.

Успешному завоеванию суши способствовало возникновение почек — замкнутых вместилищ верхушечных меристем, защищенных листовыми зачатками и почечными чешуями. Они благоприятствовали сохранению побегов в условиях резких колебаний температур и влажности во внешней среде.

Корни тоже произошли от телломов, простертых на поверхности почвы, а затем углубившихся в нее.



Иоганн Вольфганг Гете
(1749–1832)

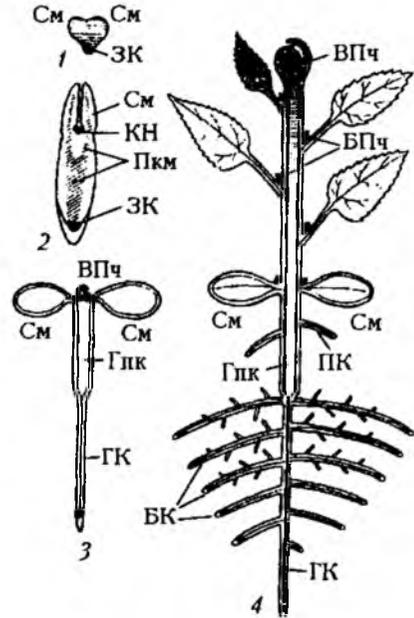


Рис. 67. Схема строения двудольного растения: 1 – молодой зародыш, 2 – зрелый зародыш, 3 – проросток, 4 – молодое растение в вегетативной фазе; См – семядоля; Гпк – гипокотиль; ГК – главный корень; БК – боковые корни; ПК – придаточные корни; ЗК – зародышевый корешок, ВПч – верхушечная почка; БПч – боковые почки; КН – конус нарастания побега; Пкм – прокамбий. Черным показаны очаги меристемы, заштрихованы растущие части

И побег, представляющий собой стебель с листьями и почками, развивающийся в течение одного вегетационного периода, и корневая система – все они возникли из осевых дихотомически разветвленных недифференцированных телломов. Это стало известно только в XX в. после изучения риниофитов и других ископаемых представителей растительного мира.

Интересно отметить, что основоположником научной морфологии растений является великий поэт и философ И.В. Гете (1790).

Итак, орган – это часть организма, имеющая определенное морфологическое и анатомическое строение, выполняющая определенные функции. Наличие органов – особенность высших растений (рис. 67). У низших растений тело представлено или одной клеткой, или телломом (недифференцированной массой клеток).

Система побегов

Побег, как и корень, — основной орган высшего растения. Вегетативные побеги в типичном случае выполняют функцию воздушного питания, но имеют ряд других функций и способны к разнообразным метаморфозам. Спороносные побеги (в том числе и цветки) специализированы как органы репродуктивные, обеспечивающие размножение.

В современной морфологии растений побег в целом как производное единого массива верхушечной меристемы принимают за единый орган того же ранга, что и корень. Однако по сравнению с корнем побег имеет более сложное строение. Он состоит из оси (стебля) более или менее цилиндрической формы и листьев (в типичном случае — плоских боковых органов, сидящих на оси). Ни стебель без листьев, ни листья без стебля образоваться не могут. Кроме того, обязательной принадлежностью побега являются почки — зачатки новых побегов, возникающие, как и листья, в определенном порядке на оси и обеспечивающие нарастание побега и его ветвление, т.е. образование системы побегов. Главную функцию побега (фотосинтез) осуществляют листья. Стебли — это преимущественно несущие органы, выполняющие механическую и проводящую, а иногда и запасающую функции.

Главная черта, отличающая побег от корня, — его облиственность, а следовательно, наличие узлов. Узлом принято называть участок стебля на уровне отхождения листа и мутовки листьев. У некоторых групп растений (злаки, хвощи, гвоздичные) узлы резко обозначены в виде утолщений на стебле, у других — границы узлов более или менее условны. Участки стебля между соседними узлами называют междуузлиями. Обычно на побеге есть несколько узлов и междуузлий, они повторяются вдоль его. Таким образом, побег имеет метамерное строение.

Первый побег растения — главный, или побег первого порядка. Он появляется из зародышевого побега, представленного гипокотилем, семядолями и почечкой, из которой формируются все последующие метамеры главного побега. По положению эта почка — верхушечная; пока она сохраняется, данный побег способен к дальнейшему росту в длину с образованием новых метамеров. Кроме верхушечной, образуются и боковые почки. У семенных растений они, как правило, находятся непосредственно над узлами, в пазухах

листьев, называемых кроющими по отношению к этим пазушным почкам. Каждый метамер типичного побега, таким образом, состоит из узла с листом и пазушной почкой и нижележащего междоузлия. Из боковых пазушных почек формируются боковые побеги, и происходит ветвление, вследствие которого увеличивается общая площадь соприкосновения растения с воздушной средой. Создается система побегов, представленная главным побегом (первого порядка) и боковыми (побегами второго порядка), а при повторении ветвления — боковыми побегами третьего, четвертого и последующих порядков.

Почка — это зачаточный, еще не развернувшийся побег. Вегетативная почка состоит из зачаточной оси, оканчивающейся конусом нарастания, и зачаточных листьев разного возраста, расположенных друг над другом на этой оси, т.е. из серии зачаточных метамеров. Наружные (нижние) листовые зачатки вследствие неравномерного роста загнуты над внутренними (верхними) и конусом нарастания, прикрывая их. Узлы в почке предельно сближены, так как междоузлия еще не успели вытянуться. В пазухах листовых зачатков в почке уже могут быть зачатки пазушных почек следующего порядка (рис. 68).

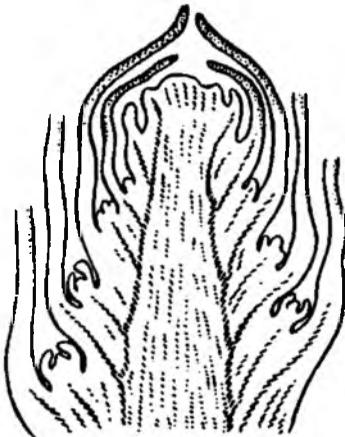


Рис. 68. Схема продольного разреза почки

В вегетативно-генеративной почке заложен ряд вегетативных метамеров, а конус нарастания превращен в зачаточный цветок или соцветие. Такие почки обычны для травянистых растений (копытень), но бывают и у древесных (сирень, бузина). Чисто генеративные, или цветочные, почки заключают в себе только зачаток соцветия без зеленых ассимилирующих листьев (вишня) или одиночный цветок; в последнем случае почку называют бутонем.

Довольно часто наружные листья почки представляют собой специализированные почечные чешуи, выполняющие защитную функцию и предохраняющие меристематические части от высыхания. В таких случаях говорят о закрытых почках, в отличие от открытых, или голых, лишенных специально видоизмененных чешуй. Хорошим

примером закрытых почек могут служить зимующие почки деревьев, кустарников и некоторых многолетних трав. Открытую почку на верхушке имеют в течение весны и лета растущие побеги тех деревьев и кустарников, которые зимой имели закрытые почки, а также побеги многих однолетних и многолетних трав. Она также свойственна многим древесным породам влажных тропиков и субтропиков.

По положению почки бывают верхушечными (терминальными) и боковыми (пазушными). Нормальные боковые почки регулярно возникают экзогенно в пазухах молодых листовых зачатков, близ верхушки материнского побега. Их местонахождение точно соответствует листорасположению, поэтому на безлистном побеге дерева зимой по почкам можно определить, как располагались их кроющие листья. С одной стороны, кроющий лист хорошо защищает молодую почку от высыхания и механических повреждений, с другой — интенсивно снабжает ее ассимилятами.

В пазухе одного листа обычно закладывается одна почка, но иногда их бывает несколько. Если они сидят в пазухе кроющего листа одна над другой вертикальным рядом, их называют сериальными (жимолость, ежевика). Если почки находятся друг с другом рядом, то именуется коллатеральными (чеснок).

Кроме нормальных, экзогенных по заложению пазушных почек, у растений часто образуются так называемые придаточные, или адвентивные, которые не имеют правильного расположения. Они возникают не в меристематической верхушке побега, а на взрослой, уже дифференцированной части органа, и при этом эндогенно, из внутренних тканей. Придаточные почки могут образовываться на стеблях (тогда они обычно расположены в междоузлиях), листьях и корнях и по строению ничем не отличаются от обычных верхушечных и пазушных почек.

Придаточные почки имеют большое биологическое значение: они обеспечивают активное вегетативное возобновление и вегетативное размножение тех многолетних растений, у которых они есть. В частности, при их помощи возобновляются и размножаются корнеотпрысковые растения, такие, как малина, осина, одуванчик, иван-чай, осот желтый, осот лиловый (бодяк) и другие, среди которых ряд трудноискоренимых сорняков. Корневые отпрыски — это побеги, развившиеся из придаточных почек на корнях.

Придаточные почки на листьях относительно редки. У бриофиллюма они сразу дают маленькие побеги с придаточными корешками, которые отпадают от материнского листа и вырастают в новые особи (такие почки называют выводковыми). Известны придаточные почки и побеги на листьях росянки, бегонии, у многих папоротников.

Листорасположение, или филлотаксис, — порядок размещения листьев на оси побега, отражающий его радиальную симметрию. Различают несколько основных вариантов листорасположения (рис. 69), в том числе спиральное, двурядное, мутовчатое и супротивное.

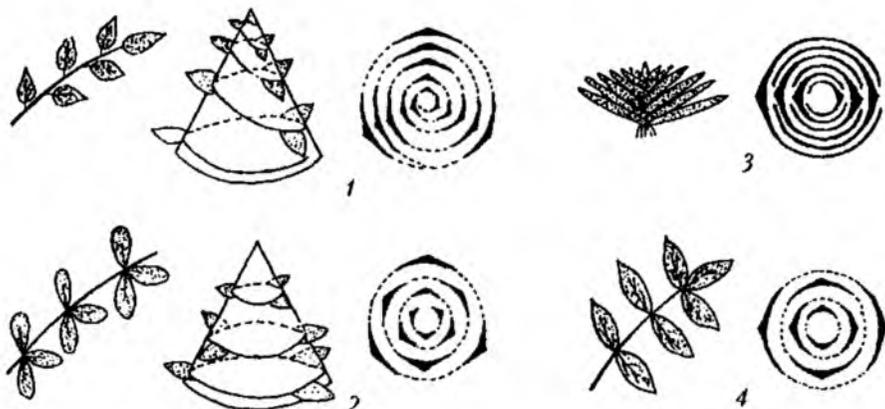


Рис. 69. Типы листорасположения: 1 — спиральное; 2 — двурядное; 3 — мутовчатое; 4 — супротивное

Спиральное, или очередное, наблюдается, когда на каждом узле имеется один лист и основания последовательно расположенных листьев можно соединить спиральной линией.

При двурядном листорасположении на каждом узле находится один лист, охватывающий широким основанием всю или почти всю окружность оси, а средние линии (медианы) всех листьев лежат в одной вертикальной плоскости. Его можно рассматривать как частный случай спирального.

Мутовчатое листорасположение возникает, если на одном уровне закладываются несколько листьев, образующих узел.

Супротивное — частный случай мутовчатого. На одном узле появляются два листа, точно друг против друга, так что их медианы лежат в одной вертикальной плоскости. Чаше всего такое

листорасположение бывает накрест супротивным, т.е. плоскости медиан соседних пар листьев взаимно перпендикулярны.

Порядок заложения листовых зачатков на апексе побега — наследственный признак каждого вида, иногда характерный для рода и даже целого семейства растений, он зависит от генетических факторов. Листорасположение взрослого побега определяется, в первую очередь, именно этим порядком заложения, т.е. внутренними причинами. Но, кроме того, в процессе разворачивания побега из почки и его дальнейшего роста на положение листьев могут оказывать влияние внешние факторы, прежде всего условия освещения, а также сила тяжести. Таким образом, окончательная картина листорасположения может сильно отличаться от первоначальной и обычно приобретает ярко выраженный приспособительный характер. Листья размещаются так, что их пластинки оказываются в наиболее благоприятных в каждом конкретном случае условиях освещения. Особенно яркое проявление таких изменений наблюдается в форме листовой мозаики. При этом пластинки всех листьев располагаются горизонтально, листья не затеяют друг друга, а образуют единую плоскость, где нет просветов; более мелкие по размерам листья заполняют просветы между крупными. Листовая мозаика чаще всего наблюдается на плагитропных побегах древесных и травянистых растений, а также на вертикально растущих розеточных побегах.

Нарастание и ветвление побега имеют свою специфику. В сезонном климате умеренной зоны возникновение побегов из почек у большинства растений носит периодический характер. У деревьев и кустарников, а также у многих многолетних трав почки разворачиваются в побеги один раз в году: весной или в начале лета, после чего формируются новые зимующие почки с зачатками побегов будущего года. Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период, раз в год, называют годичными побегами или приростами. У деревьев они хорошо различаются благодаря образованию почечных колец — рубцов, которые остаются после опадения наружных чешуй закрытых почек. По почечным кольцам можно подсчитать возраст ветви. Летом у листопадных деревьев покрыты листьями годичные побеги только текущего года, на побегах прошлых лет их уже нет. У вечнозеленых деревьев листья могут сохраняться на соответствующих годичных приростах за три — пять прошлых лет. Но формирование новых побегов из почек

может быть и неоднократным в течение астрономического года. В бессезонном влажно-тропическом климате, несмотря на отсутствие явных различий в условиях жизни в течение года, рост многих деревьев строго периодичен. На некоторое время у растений образуются покоящиеся почки, потом они разворачиваются в побеги, формируются новые почки и т.д., и это повторяется несколько раз в году (например, у гевеи бразильской до семи раз, у цитрусовых и чайного куста три — четыре раза). Такие побеги, образующиеся за один цикл роста, предложено называть элементарными. При нескольких циклах роста в год годичный побег складывается из нескольких элементарных, при одном ростовом цикле образуется единственный элементарный побег, который совпадает с годичным, как это происходит у большинства древесных пород лесной зоны умеренного климата.

Почки, впадающие на некоторое время в состояние покоя, а затем дающие новые элементарные и годичные побеги, часто называют зимующими или, с учетом другого климата (без зимы), покоящимися. По функции их можно назвать почками регулярного возобновления, так как за их счет после перерыва возобновляется периодическое нарастание системы побегов. Их наличие — обязательный признак любого многолетнего растения, древесного или травянистого. По происхождению почки возобновления могут быть и экзогенными (верхушечными или пазушными), и эндогенными (придаточными).

Если боковые почки совсем не имеют периода ростового покоя и разворачиваются одновременно с ростом материнского по отношению к ним побега, их можно назвать почками обогащения. Разворачивающиеся из них побеги обогащения сильно увеличивают (обогащают) общую фотосинтетическую поверхность растения, а иногда общее число образуемых соцветий и, следовательно, семенную продуктивность. Такие побеги характерны для большинства однолетних и для ряда многолетних трав. У деревьев и кустарников боковые побеги, образующиеся из непокоящихся почек на растущем годичном побеге в тот же сезон, в умеренном климате встречаются редко.

Особую категорию составляют так называемые спящие почки, очень характерные для лиственных деревьев, кустарников, кустарничков и ряда многолетних трав. По происхождению они, как и почки регулярного возобновления, могут быть пазушными и

придаточными, но в отличие от тех не превращаются в нормальные побеги в течение нескольких, иногда многих лет. Нередко спящие почки погибают вместе с побегом или корнем, на котором образовались, так и не развернувшись, хотя и сохраняют жизнеспособность длительное время. Стимулом для их пробуждения служит обычно или повреждение основного ствола, ветви, или же естественное старение материнской системы побегов, связанное с затуханием жизнедеятельности нормальных почек возобновления. Так, после порубки у березы, дуба и ряда других лиственных деревьев образуется пневая поросль. Жители городов ежегодно наблюдают формирование новой кроны на стволе после так называемой глубокой обрезки тополей. У хвойных деревьев способность к образованию спящих почек выражена гораздо слабее, и длительность их жизни меньше, поэтому у ели, сосны, пихты обычно не бывает отрастания новых побегов от пней.

Спящие почки некоторых растений, пробуждаясь, дают на стволе не удлинненные ассимилирующие побеги с зелеными листьями, а укороченные безлистные цветonoсные. Такое явление носит название каулифлории и характерно для многих деревьев тропических лесов, в частности какао. У гледичии, крупного декоративного дерева семейства бобовых, из спящих почек на стволе вырастают пучки крупных разветвленных колючек — метаморфизированных побегов (рис. 70).

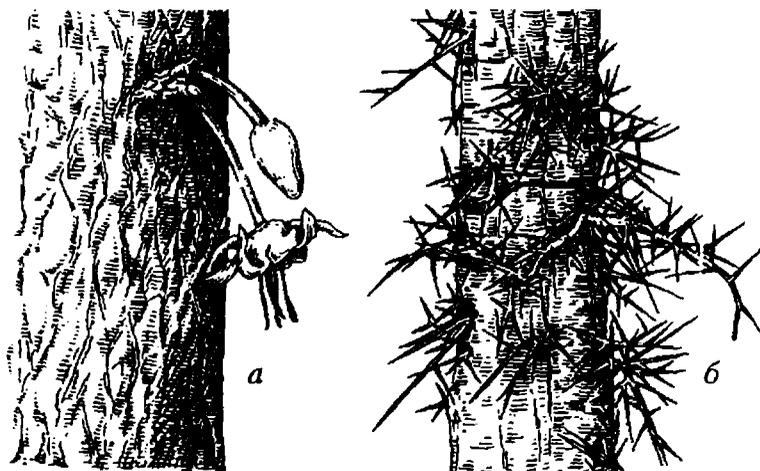


Рис. 70. Особые побеги из спящих почек: а — каулифлория (*Theobroma cacao*), б — колючки у гледичии (*Gleditsia triacanthos*) из ветвящихся спящих почек

Ветвление осевых органов может осуществляться двумя путями. Наиболее древним, первичным типом ветвления считается верхушечное, или дихотомическое (рис. 71, *а, б*). При этом верхушечная почка оси первого порядка дает начало двум осям второго порядка, верхушечная почка оси второго порядка — двум осям третьего и т.д. Если образующиеся оси растут равномерно и достигают одинаковой длины, ветвление называется изотомным, если одна из ветвей обгоняет в росте другую, ветвление будет анизотомным, и возникает перевершинивание. Дихотомическое ветвление у высших растений встречается очень редко (плауновые, некоторые папоротники).

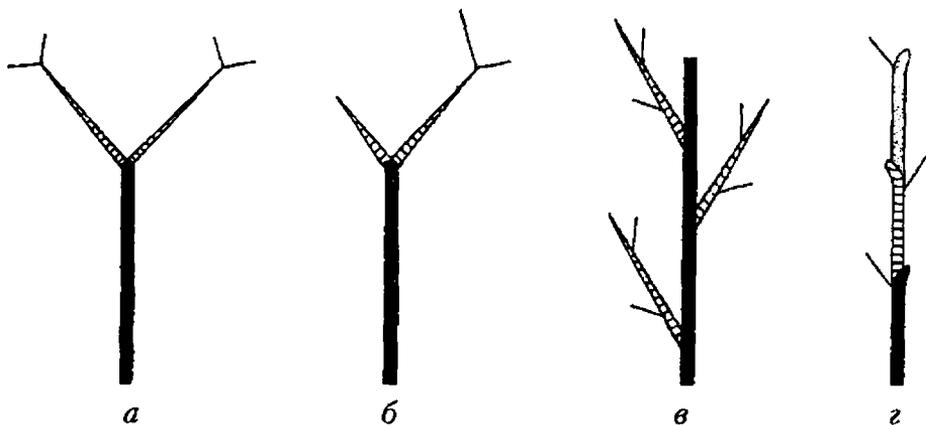


Рис. 71. Типы ветвления: *а* — дихотомическое изотомное; *б* — дихотомическое анизотомное; *в* — моноподиальное; *г* — симподиальное

Основным типом ветвления у высших растений является боковое, при котором оси второго порядка развиваются ниже верхушки оси первого порядка, оси третьего порядка — ниже верхушки оси второго и т.д. Боковое ветвление может быть моноподиальным или симподиальным (рис. 71, *в, г*). При моноподиальном каждая ось представляет собой моноподий, т.е. результат работы одной верхушечной меристемы. Ветвление осей осуществляется за счет боковых почек, а нарастание — за счет своей верхушечной почки. Подобное нарастание и ветвление побегов особенно хорошо выражено у хвойных деревьев, а также у большого ряда травянистых однолетних (ромашка аптечная, мак снотворный) и розеточных многолетних растений (подорожник, манжетка).

При симподиальном ветвлении каждая ось представляет собой симподий, т.е. является составной осью, результатом образования нескольких верхушечных меристем осей разных порядков. Такое нарастание наблюдается практически у всех древесных, лиственных пород лесной зоны. При этом верхушечная почка побега на определенном этапе отмирает, но рост данной оси продолжается за счет одной из боковых почек. Происходит так называемое перевершинивание: один из боковых побегов растет сильнее других и становится побегом замещения, принимающим направление роста и как бы продолжающим побег, прекративший рост.

У деревьев и кустарников с супротивными листьями (клен, сирень) иногда после отмирания верхушки годичного побега вырастает не один побег замещения, а два супротивных. Такой тип ветвления носит название ложнодихотомического и является частным случаем симподиального.

Симподиальное ветвление встречается и у травянистых растений, особенно оно характерно для трав с многолетним подземным корневищем (купена, медуница). Способность к замещению отмерших или удаленных верхушек побегов боковыми побегами имеет огромное биологическое значение. У некоторых растений со слабо развитыми боковыми почками, неспособными замещать главную, повреждение верхушки ствола ведет к прекращению роста и гибели. Наоборот, массовое количество и «равноправие» почек увеличивают жизнеспособность. Поэтому деревья и кустарники умеренного климата, как правило, ветвятся и имеют большой резерв жизнеспособных почек. Неветвящиеся древесные растения встречаются в основном во влажно-тропических областях (пальмы, драцены, юкки, дынное дерево и др.). У некоторых из них боковые побеги появляются регулярно в виде боковых соцветий, но после цветения и плодоношения опадают и не входят в основной скелет растения.

Есть растения, ветвящиеся очень обильно. Они представлены, в частности, жизненной формой растений-подушек. Нарастание в длину побега любого порядка у них крайне ограничено, но зато образуется множество боковых веточек, расходящихся во всех направлениях. Поверхность системы побегов растения выглядит как бы подстриженной; некоторые подушки настолько плотны, что похожи на камни (азорелла на антарктических островах). Очень сильно ветвятся и представители такой жизненной формы,

как перекасти-поле, характерной для степей. Шаровидно разветвленная, очень рыхлая система побегов, по существу, представляет собой огромное соцветие, которое после созревания плодов отламывается от материнского стебля у его основания и перекастывается ветром по степи, рассеивая семена (качим метельчатый).

Стебель представляет собой ось побега, увеличивается за счет как верхушечного, так и вставочного роста. Основные его функции — опорная (несущая) и проводящая. Стебель осуществляет связь между корнями и листьями. Кроме того, в многолетних стеблях обычно откладываются запасные питательные вещества, молодые же, имеющие под эпидермой хлоренхиму, активно участвуют в фотосинтезе.

Как правило, стебель имеет цилиндрическую форму, однако нередко в поперечном сечении он может быть угловатым — трех-, четырех- или многогранным, иногда же совершенно плоским, сплюснутым (крылатым) (рис. 72). Форма поперечного сечения часто служит систематическим признаком для некоторых семейств, родов или видов. Так, для семейства губоцветных характерен четырехгранный стебель, для осоковых — трехгранный, для злаков — полый в междоузлиях (соломина).

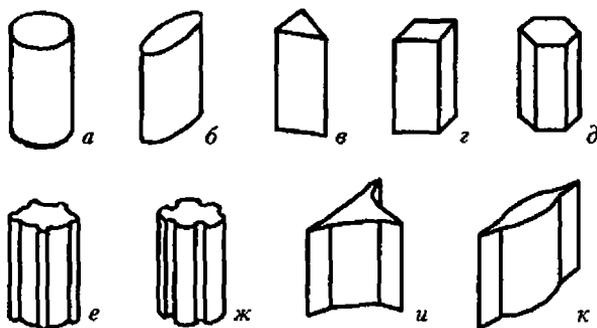


Рис. 72. Формы поперечного среза стебля: а — округлый; б — сплюснутый; в — трехгранный; з — четырехгранный; д — многогранный; е — ребристый; ж — бороздчатый; и, к — крылатые

Стебли древесных и травянистых растений резко различаются по длительности жизни. Надземные побеги трав сезонного климата живут, как правило, один год, реже два — три года (у некоторых стелющихся растений). У древесных растений стебель существует много лет. Так, баобаб (*Adansonia digitata*) живет до 5 тыс. лет, секвойя — более 5 тыс. лет, кипарис — до 3 тыс. лет,

каштан и можжевельник — в пределах 2 тыс. лет, ель и кедр — 1200, сосна — 500, а шиповник — всего 13–14 лет. Главный стебель дерева называют стволом, он достигает 155 м высоты (эвкалипт), 142 м (секвойя), 75 м (пихта), 50 м (сосна). У кустарников отдельные крупные стебли именуется стволиками.

Преобразование почки в побег начинается с разрастания листовых зачатков и роста междоузлий. У зеленых ассимилирующих листьев при выходе из почки сильно увеличиваются пластинки и черешки. Междоузлия растут вставочным (интеркалярным) ростом, при этом у многих однодольных, например у злаков, молодые листья постепенно выдвигаются из трубок влагалищ предыдущих листьев (телескопический рост). Если междоузлия растут интенсивно, получается удлиненный побег, если же заторможено, тогда побег остается укороченным; его ось практически состоит из одних узлов, сдвинутых вплотную. Укороченные побеги трав обычно называют розеточными (одуванчик, подорожник). В определителях растений такие травы нередко по традиции относят к бесстебельным, что, конечно, неверно.

У древесных растений удлиненные побеги именуют ростовыми. Их главная функция — захват пространства для воздушного питания, увеличение объема фотосинтезирующей кроны. Они располагаются по периферии кроны и определяют ее форму. Укороченные вегетативные побеги у деревьев обычно формируются внутри кроны, они способствуют наиболее полному использованию рассеянного света, проникающего в нее. У разных видов сосен и некоторых других хвойных специализация укороченных вегетативных побегов (брахибластов) еще более глубокая. Так, у обыкновенной сосны из перезимовавшей почки вырастает удлиненный ростовой побег («свечка»), несущий только бурые чешуевидные листья, которые быстро опадают. В пазухах этих чешуй одновременно с ними разворачиваются брахибласты с несколькими прозрачными чешуями и двумя зелеными хвоинками. Конусы их нарастания сразу же прекращают свою деятельность. Ограниченность роста делает брахибласт подобным отдельному листу, и ведет он себя фактически как лист, опадая целиком после 2–3-летнего функционирования. У сосны сибирской («сибирского кедра») брахибласты несут по пять хвоинок.

Укороченные побеги у деревьев часто являются цветonosными (дуб, ясень, тополь и др.), а у плодовых деревьев они носят

название «плодушки». У травянистых растений обычно розеточные побеги выполняют функцию многолетних скелетных и фотосинтезирующих, а удлиненные, в пазухах розеточных листьев, — функцию цветоносных (подорожник, примула, манжетка и др.). Если пазушные цветоносы безлистные, их называют стрелками. Биологически это хорошо объяснимо. Для успешного опыления соцветия трав должны быть приподняты над травостоем, а у деревьев даже укороченные побеги в кроне находятся в благоприятных для опыления условиях.

Направление роста побегов — важная их характеристика. Побеги, растущие вертикально, т.е. перпендикулярно поверхности земли, называются ортотропными, а растущие горизонтально (параллельно земной поверхности) — плагиотропными. Главный побег растения в большинстве случаев сохраняет первоначальный отрицательный геотропизм и является прямостоячим. Если он первоначально растет плагиотропно, а затем меняет направление на ортотропное, его именуют приподнимающимся или восходящим. Побеги с сохраняющимся в течение всей жизни плагиотропным ростом — стелющиеся; если они образуют придаточные корни, внедряющиеся в субстрат, их называют ползучими.

Плагиотропные надземные побеги обычно лучше приспособлены для поглощения рассеянного света, так как поверхность их листьев располагается в горизонтальной плоскости. Кроме того, стелющиеся и ползучие растения оказываются в лучших условиях в отношении тепла и влажности, а также лучше защищены снежным покровом зимой. Поэтому они распространены главным образом в холодных, но достаточно влажных климатических зонах (тундра, высокогорье), а также в нижних ярусах леса (в условиях затенения).

Ортотропный рост удлиненных побегов в определенной степени связан с наличием хорошо развитых механических тканей. Но нередко растения, не обладающие достаточно развитой скелетной системой таких тканей, все же растут вверх. Это достигается различными путями. Слабые побеги закручиваются вокруг какой-либо твердой опоры (вьющиеся растения), цепляются, обвивая опору усиками (цепляющиеся), или лазят с помощью различного рода шпиков, крючков, присосок (лазящие).

Очень часто удлиненные и укороченные, ортотропные и плагиотропные, надземные и подземные, вегетативные и генератив-

ные побеги не являются строго специализированными, а представляют собой только фазы развития одного и того же побега (рис. 73).

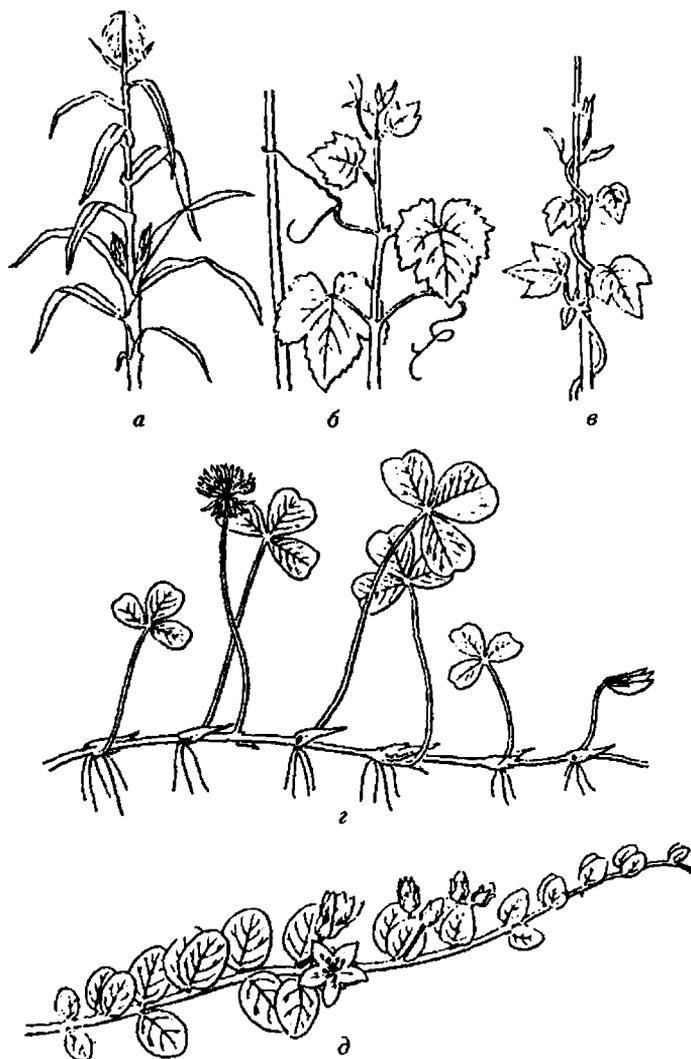


Рис. 73. Положение стеблей в пространстве: а — прямостоячий (кукуруза — *Zea mays*); б — цепляющийся (виноград — *Vitis vinifera*); в — вьющийся (хмель — *Humulus lupulus*); г — ползучий (клевер — *Trifolium repens*); д — стелющийся (вербейник — *Lysimachia nummularia*)

Специализация и метаморфоз побегов

Побег — самый изменчивый по внешнему облику орган растения. Основной его тип — надземный (воздушный) ассимилирующий побег, несущий на оси нормальные зеленые листья. Однако и ассимилирующие побеги неодинаковы. Они могут быть удлинёнными и укороченными (розеточными), ортотропными и плагиотропными, однолетними и многолетними (скелетными). Нередко наряду с основной функцией фотосинтеза имеются и другие: отложение запасов и опорная функция, вегетативное размножение, образование цветков и соцветий. Очень обычна смена форм роста одного и того же побега, связанная со сменой функций; например, розеточный вегетативный побег сменяется удлинённым цветоносным участком (редис, тмин) или плагиотропный ползучий побег загибается вверх и дает ортотропную розеточную часть (живучка ползучая).

Наряду с внутренними факторами, регулирующими смену разных форм побегов у одного растения, есть и внешние, играющие громадную роль в отборе специализированных их типов у разных растений, приспособляющихся к различным условиям местобитания. Иногда побег или его часть специализируется настолько глубоко, что говорят о его метаморфозе (рис. 74). Это чаще всего связано с полной или почти полной потерей функции фотосинтеза и приобретением или усилением других функций. Особенно это касается побегов, живущих под землей, обычных для многолетних растений. Там невозможен фотосинтез, так как нет доступа света, и подземные побеги выступают в роли органов переживания неблагоприятного периода, органов запаса и возобновления. Причем в ходе приспособительной эволюции обычно одновременно метаморфозируются листья и стебли, а иногда и почки.

Ствол и сучья деревьев. У листопадных деревьев каждый годичный побег теряет ассимиляционную функцию после первого вегетационного периода, у вечнозеленых — через несколько лет. Некоторая часть побегов в системе после потери листьев отмирает целиком, но большинство их остается в качестве основных скелетных осей, выполняющих опорную, проводящую и запасающую функции в течение десятков лет. Остаются и видоизменяются, значительно утолщаясь за счет деятельности камбия, их стеблевые части и некоторое количество почек, которые превращаются в спящие.

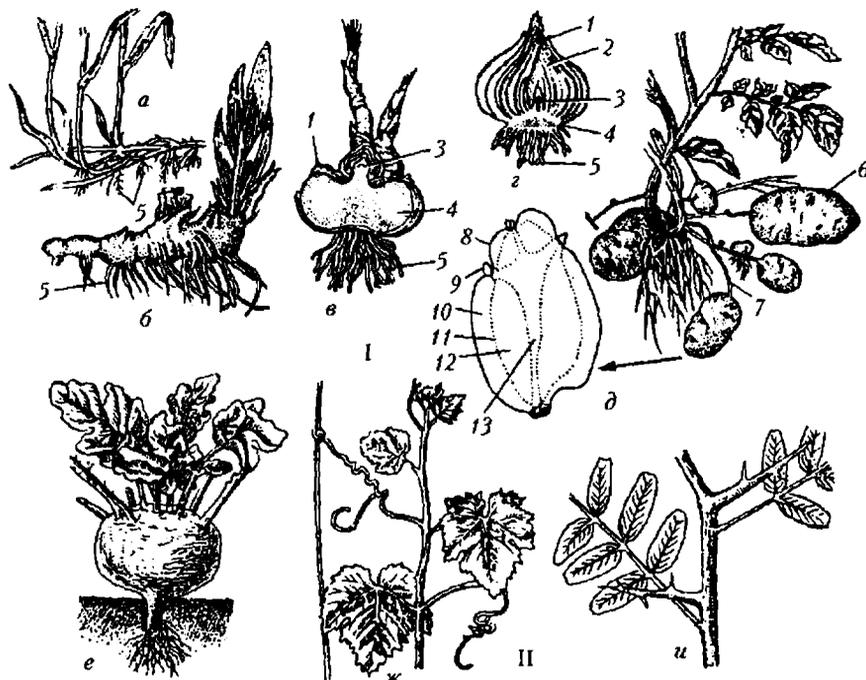


Рис. 74. Гомологичные органы побегового происхождения: I — подземные; II — надземные; а — корневище пырея (*Elyturgia repens*); б — корневище ириса (*Iris germanica*); в — клубне-луковица шафрана (*Crocus sativus*); г — луковица лука (*Allium cepa*); д — клубни картофеля (*Solanum tuberosum*); е — клубень кольраби (*Brassica oleracea* var. *Gongelodes*), ж — усик винограда (*Vitis vinifera*), и — колючка гледичии (*Gleditsia triacanthos*); 1 — сухая чешуя; 2 — сочная чешуя; 3 — почка; 4 — донце; 5 — придаточные корни; 6 — клубень; 7 — стolon; 8 — перидерма; 9 — почка; 10 — кора и наружная флоэма; 11 — камбий; 12 — ксилема и внутренняя флоэма; 13 — сердцевина

Каудекс. У многолетних трав и полукустарничков с хорошо развитым стержневым корнем, сохраняющимся всю жизнь растения, формируется своеобразный многолетний орган побегового происхождения, называемый каудексом. Вместе с корнем он служит местом отложения запасных веществ и несет на себе множество почек возобновления, часть из которых может быть спящими. Каудекс обычно бывает подземным, редко — надземным и образуется из погружающихся в почву нижних частей укороченных надземных побегов. Граница между стеблем и корнем у взрослых растений обычно неясна, поэтому каудекс вместе с корнем иногда называют стеблекорнем. Каудексовых растений много

среди бобовых (люцерна, люпин), зонтичных (бедренец, ферула), сложноцветных (одуванчик, полынь).

Корневище. Корневищем или ризомом принято называть более или менее долговечный подземный побег, горизонтальный, косой или вертикальный по направлению роста, выполняющий функции отложения запасов, а иногда и вегетативного размножения у многолетних растений, как правило, не имеющих во взрослом состоянии главного корня. Запасные вещества, главным образом крахмал, откладываются в осевой (стеблевой) части корневища, которая утолщена и богата паренхимными тканями. Корневище обычно не несет зеленых листьев, однако оно имеет, по крайней мере в молодой части, хорошо выраженную метамерную структуру. Узлы выделяются либо по листовым рубцам и остаткам сухих листьев, либо по живым чешуевидным листьям, а также по местонахождению пазушных почек. По этим признакам корневище легко отличить от корня. Как правило, на корневище формируются придаточные корни, расположенные в узлах или в междоузлиях поодиночке или группами (мочками). Из почек корневища появляются его боковые ответвления и надземные побеги.

Нарастая в верхушечной части, корневище может постепенно отмирать и разрушаться в более старой части. Молодая его часть обычно «продвигается» вперед, перенося почки возобновления в новые точки, на то или иное расстояние от прежних надземных побегов. В зависимости от преобладания коротких или длинных междоузлий либо от интенсивности нарастания различают соответственно короткие и длинные корневища, короткочерневищные и длиннокорневищные растения.

В целом корневище может представлять собой моноподий (вороний глаз) или симподий (купена). Формируется оно или изначально под землей (ландыш, купена, черника), или сначала растет как надземный ассимилирующий побег, который затем погружается в почву и превращается в корневище (медуница, копытень, земляника).

Когда оно ветвится, формируя несколько дочерних корневищ, то образуется куртина надземных побегов, которые фактически принадлежат одной особи, пока они связаны подземными «коммуникациями» — участками системы корневищ. Если связующие части разрушаются, то отдельные элементы этой системы обособляются и происходит вегетативное размножение. Совокупность

новых особей, образовавшихся из одной вегетативным путем, называют клоном. Корневища характерны преимущественно для травянистых многолетников, но бывают и у кустарников (бересклет), и у кустарничков (брусника, черника). Длительность их жизни колеблется от двух—трех до нескольких десятков лет.

Подземные столоны и клубни. Недолговечные тонкие подземные побеги получили название подземных столонов. У них отсутствует запасающая функция. Столоны, чаще всего растущие горизонтально, служат, главным образом, для вегетативного размножения растений. Верхушечные почки их нередко разрастаются, утолщаются и превращаются в клубни (картофель). Клубни отличаются от корневищ формой (шаровидной, овальной), более мощным утолщением оси и более сильной редукцией листьев. Клубни не всегда развиваются на столонах. У некоторых многолетних растений клубневидно разрастаются и утолщаются гипокотиль и основание главного побега (цикламен). Во всех случаях клубень — запасающий орган.

Надземные столоны и усы. Надземные столоны — это недолговечные ползучие побеги, служащие для захвата территории и вегетативного размножения. Если такой побег несет зеленые листья и участвует в фотосинтезе, его называют плетью (живучка ползучая, костяника). У лесной и садовой земляники надземные столоны более высоко специализированы для функции вегетативного размножения. Они лишены развитых зеленых листьев, стебли их тонки, хрупки, с очень длинными междоузлиями. Такие надземные столоны обычно называют усами.

Луковица. Это подземный, реже надземный, побег с очень короткой уплощенной осью (донцем) и чешуевидными мясистыми, сочными листьями, запасующими воду и растворимые питательные вещества, главным образом сахара. Из верхушечной и пазушных почек луковиц вырастают надземные побеги, а на донце образуются придаточные корни. Таким образом, это типичный орган вегетативного возобновления и размножения. Луковицы наиболее характерны для растений из семейства лилейных (лилия, тюльпан, лук) и близких к нему амариллисовых (амариллис, нарцисс, гиацинт).

В качестве органа возобновления и запаса луковица приспособлена, главным образом, к климату средиземноморского типа: с теплой и влажной осенью, достаточно мягкой зимой и с очень

жарким засушливым летом. Она служит растению не столько для благополучной перезимовки, сколько для того, чтобы пережить летнюю засуху. Запасание воды в паренхимных тканях луковичных чешуй обеспечивается благодаря выработке клетками этих тканей особых слизистых веществ, набухающих и прочно удерживающих воду. В большинстве случаев луковичные растения ведут себя как эфемероиды, т.е. их надземные цветоносные побеги живут очень недолго, появляясь рано весной, а к началу лета, после плодоношения, полностью отмирают, «убегая» от засухи. В качестве многолетнего органа на лето и зиму остается только подземная луковица. Такие растения наиболее обильны в степях, полупустынях и некоторых пустынях, а также в высокогорьях и широколиственных лесах. Много луковичных растений, преимущественно из Южной Африки, разводят в комнатах (кринумы, амариллисы и др.).

Клубнелуковицы. Внешне эти органы напоминают луковицы, но у них чешуевидные листья не являются запасующими, они сухие, пленчатые. Собственно запасующий орган — стеблевая часть клубнелуковицы, она утолщена и паренхиматизирована. Клубнелуковица — это скорее облиственный клубень, а не луковица. Она характерна для таких растений, как гладиолус, шафран.

Побеги суккулентов. Сочными, мясистыми, приспособленными для накопления воды могут быть не только подземные побеги — луковицы, но и надземные, обычно у растений, живущих в условиях длительного недостатка влаги. Такие растения называются суккулентами (лат. *succulentus* — сочный). При этом собственно водозапасающими органами могут быть или листья, или стебли, иногда даже почки.

Листовые суккуленты очень характерны для семейства толстянковых, за что оно и получило свое название (очитки, родиола, или золотой корень, молодило и др.). Кроме того, ими, как и луковичными растениями, богаты семейства лилейных и амариллисовых и близкие к ним (например, агавовые — алоэ, агавы и т.п.), произрастающие в пустынях Южной Африки, Центральной и Южной Америки. Их побеги сохраняют основную функцию: участвуют в фотосинтезе. Но листья, кроме зеленого мезофилла, имеют много слоев водозапасающей слизистой паренхимы.

Один из немногих примеров метаморфоза почки в суккулентный орган — кочан, образующийся у обычной культурной капусты. Многочисленные листья кочана почти лишены окраски, содержат

мало хлоропластов, мясисты и накапливают много воды и растворимых запасных веществ, главным образом сахаров. Возникновение такой специализации легко объяснимо средиземноморским происхождением капусты. Здесь после теплой влажной весны наступает жаркое засушливое лето, которое и переживает такая водозапасующая почка (естественно, что у диких предковых форм она не была такой гипертрофированной, как у культурных сортов).

Стеблевые суккуленты наиболее ярко представлены и разнообразны в чисто американском семействе кактусовых, а также характерны для многих африканских молочайных, некоторых ластовневых и маревых. Обычно с образованием суккулентного стебля связана потеря или метаморфоз листьев: сочный стебель выполняет обе функции — и ассимиляционную, и водозапасующую. У большинства кактусов стебли колонновидные или шаровидные, листья на них совсем не образуются или представлены быстро опадающими чешуями; в узлах находятся метаморфизированные укороченные боковые побеги с пучками колючек или волосков вместо листьев, так называемые ареолы. Удивительно конвергентное сходство суккулентных побегов некоторых африканских молочаев и американских кактусов, отличить которые можно только в период цветения. На примере кактусов и других стеблевых суккулентов хорошо видно, что метаморфоз затрагивает не просто стебель или листья, а весь побег в целом.

Колючки. Колючки кактусов имеют листовое происхождение. Они выражают реакцию растения на недостаток влаги и тенденцию к уменьшению испаряющей поверхности. Их вторичная биологическая роль может заключаться в защите растений от поедания животными, что, безусловно, способствует выживанию колючих форм в процессе естественного отбора. Листовые колючки встречаются и у других, несуккулентных растений (барбарис).

У многих растений колючки имеют не листовое, а стеблевое происхождение. У дикой яблони, дикой груши, крушины слаби-тельной в них метаморфизируются укороченные побеги, имеющие ограниченный рост и оканчивающиеся острием. Вид жесткой одревесневшей колючки они приобретают после опадения листьев. У боярышника подобные шипы, формирующиеся в пазухах листьев и соответствующие боковым побегам, совершенно безлистные с самого начала. У гледичии мощные разветвленные колючки образуются на стволах из спящих почек.

Появление колючек любого происхождения, как правило, есть результат недостатка влаги, постоянного или временного. При выращивании колючих растений в искусственной влажной атмосфере вместо стеблевых колючек вырастают нормальные облиственные побеги (например, у дрека английского).

Филлокладии и кладодии. Приспособление к недостатку влаги очень часто выражается в ранней утрате, метаморфозе, редукции листьев, теряющих основную функцию фотосинтеза. Это компенсируется тем, что роль ассимилирующего органа берет на себя стебель. Иногда такой ассимилирующий стебель безлистного побега остается внешне неизменным, но может метаморфозироваться в филлокладии или кладодии. Это уплощенные листообразные стебли или целые побеги. Наиболее обычный пример — иглица (*Ruscus*). На ее побегах, в пазухах чешуевидных листьев, развиваются плоские листовидные филлокладии, топографически соответствующие целому пазушному побегу и имеющие ограниченный рост (подобно листу). На филлокладиях, в свою очередь, образуются чешуевидные листья и соцветия, чего никогда не бывает на нормальных листьях. Такое же явление свойственно видам большого тропического рода филлантус (*Phyllanthus*) из семейства молочайных. Близкородственный иглицам род спаржа (*Asparagus*) характеризуется мелкими, иногда игольчатыми филлокладиями, сидящими в пазухах чешуевидных листьев основного скелетного побега.

Уплощенные зеленые стебли с довольно жесткой консистенцией функционально заменяют собой листья, в целом же способствуют уменьшению испаряющей поверхности. При этом, как и в других случаях, метаморфозируются не листья или стебли отдельно, а весь побег, чаще же их система.

Кладодиями, в отличие от филлокладиев, называют уплощенные стебли, сохраняющие способность к длительному росту. Они встречаются, например, у австралийской мюленбекии (*Muehlenbeckia platyclados*) и у мексиканского кустарника *Colletia*.

Усики. Для многих лазящих растений характерно видоизменение листьев или их частей, а иногда целых побегов в усики, которые обладают способностью закручиваться вокруг опоры (других растений, изгородей, камней и прочих твердых предметов). Стебель у них обычно тонкий и слабый, неспособный самостоятельно сохранять вертикальное положение.

У многих бобовых с перистосложными листьями в усики преобразуется верхняя часть листа — центральная жилка и несколько листочков (например, у гороха, горошков). У некоторых видов чины (*Lathyrus*), например *L. aphaca*, вся листовая пластинка преобразована в разветвленный усик, а фотосинтезирующую функцию выполняют крупные зеленые прилистники. В других случаях в усики превращаются прилистники при сохранении нормальной листовой пластинки (сассапариль — *Smilax officinalis*). Усики побегового происхождения можно наблюдать у разных видов винограда, пассифлоры и ряда других растений.

Конус нарастания стебля. Первичная дифференциация тканей

Стебель обладает длительным ростом в длину за счет верхушечной (апикальной) меристемы. Ниже точки роста появляются зачатки листьев (примордии) — листовые бугорки. По теории гистогенов, предложенной Ф. Ван Тигемом и Г. Шмидтом в меристематической ткани стебля формируются два гистогенных слоя — туника и корпус. Из клеток туники образуются при их дифференциации эпидерма и первичная кора. Из клеток корпуса — центральный цилиндр (стель), включающий в себя первичные проводящие системы. В зависимости от того, каким путем идет дифференциация корпуса, возникают различные типы микроскопической структуры стебля. Стеллярная теория строения осевых органов была впервые сформулирована в 1876 г. Ф. Ван Тигемом и А. Дулио и подразумевала первичную структуру стебля и корня. Были выделены следующие типы стели.

Протостель — лишенная сердцевины центральный цилиндр. Свойственна стеблю плауна, селлагинеллы. Центральный цилиндр, характерный для первичного строения корней покрытосеменных растений, обычно также интерпретируют как протостель.

Сифоностель — трубчатая стель, характерная для непучкового типа строения стебля, корневища. Отличительная особенность — наличие сердцевины.

Диктиостель типична для корневища папоротников. Проводящая система у них расчленена и напоминает сеть, каждый сегмент которой — это концентрический проводящий пучок.

Эустель — истинная стель, проводящая система которой состоит из коллатеральных открытых или биколлатеральных пучков.

Она отличает первичную структуру стеблей и корневищ травянистых двудольных растений.

Атактобель представлена многочисленными закрытыми коллатеральными пучками, расположенными по всей поверхности стебля, иногда имеет полость в цилиндре. Этот тип стели встречается в стеблях однодольных растений и сохраняется на всю жизнь, характеризую первичную их структуру.

У двудольных растений, травянистых и древесных, первичная структура осевых органов сменяется на вторичную благодаря деятельности вторичных меристем: камбия и феллогена.

Структура стебля однодольных травянистых растений

В гистогенном слое корпуса закладываются прокамбиальные тяжи чаще всего двух типов (рис. 75). Особенность дифференциации прокамбиальных тяжей в том, что все меристематические клетки превращаются в клетки постоянных тканей — ксилему и флоэму. Камбий отсутствует, следовательно, нет и прироста стебля в объеме. На всем протяжении стебли однодольных растений имеют одинаковую толщину. У некоторых (злаков) они способны удлиняться за счет не только верхушечной, но и вставочной (интеркалярной) меристемы. Посредством нее удлиняются междоузлия.

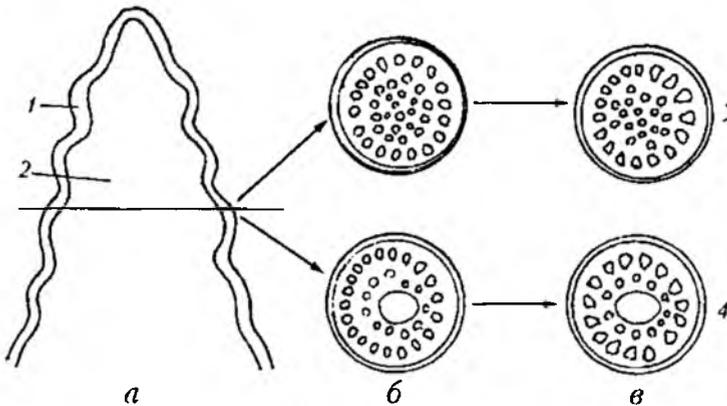
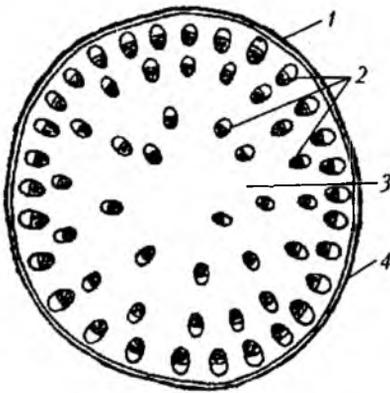


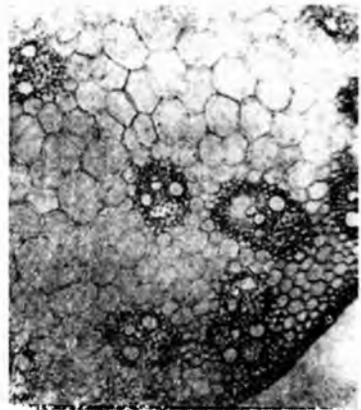
Рис. 75. Схема формирования микроскопической структуры стебля однодольного растения: а — конус нарастания стебля (1 — гистогенный слой «туника», 2 — гистогенный слой «корпус»); б — формирование прокамбиальных тяжей, в — формирование микроскопической структуры стебля кукурузы 3 и ржи 4

Второй особенностью является слаборазвитая первичная кора, иногда ее практически невозможно различить. Она может быть

представлена одним — двумя слоями колленхимы и коровой паренхимой. В этих клетках располагаются хлоропласты. Покровная ткань — эпидерма. Так как первичная структура у однодольных стабильно сохраняется, то с возрастом у травянистых растений наступает активный процесс склерификации. Одревесневают клеточные оболочки эпидермы и паренхимы, расположенной под эпидермой, склерифицируются клетки, окружающие пучки. Сливаясь между собой, они образуют сплошные склеренхимные кольца с вкрапленными в них пучками. Пучки же могут быть распределены по всему осевому органу или располагаться не менее чем в два ряда, как у злаков (рис. 76, 77).



а



б

Рис. 76. Схема (а) и фрагмент (б) поперечного среза стебля кукурузы (*Zea mays*) — первичное строение: 1 — эпидерма; 2 — закрытые коллатеральные пучки; 3 — клетки основной ткани; 4 — механическая ткань

Как уже было отмечено, у большинства однодольных (травянистых) нет вторичного прироста. Но у древовидных представителей семейства лилейных (драцены, алоэ, юкки и др.) происходит вторичное утолщение стебля за счет заложенного кольца утолщения (особое кольцо меристемы). Камбиальное кольцо закладывается между плохо выраженной первичной

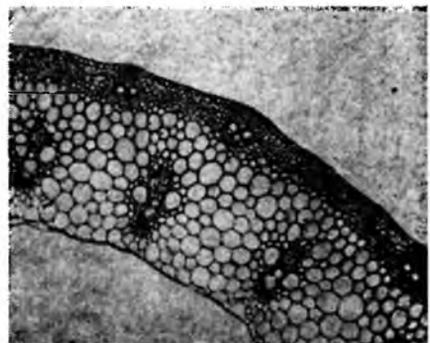


Рис. 77. Фрагмент поперечного среза стебля ржи (*Secale cereale*)

корой и стелей, т.е. образуется либо из внутренних слоев коры, либо из перицикла. Из этой меристемы образуются и паренхимные клетки и даже дополнительные проводящие пучки, чаще всего амфивазального типа. Проводящими элементами ксилемы являются только трахеиды.

Строение корневища однодольных растений

Корневище однодольных, как и любые виды корневищ, — это видоизмененный побег. Морфологическим признаком их служит наличие листовых остатков, междоузлий и следов от придаточных корней. Они могут располагаться горизонтально и быть укороченными вертикальными. У однодольных примером первых могут служить корневища пырея, ириса, диоскореи, айра, а вторых — корневище чемерицы. В отличие от стебля в корневище очень хорошо развита первичная кора. Ее внутренний слой представляет собой двух-, трехслойную эндодерму. В центральном цилиндре два типа пучков: закрытые коллатеральные (по периферии стели) и концентрические, чаще всего амфивазальные (центрофлоэмные).

Наличие концентрических пучков — диагностический признак корневищ однодольных растений. Покровная ткань — эпидерма. Хорошо представлена основная ткань, выполняющая запасную функцию, механическая ткань очень слабо развита (рис. 78, 79).

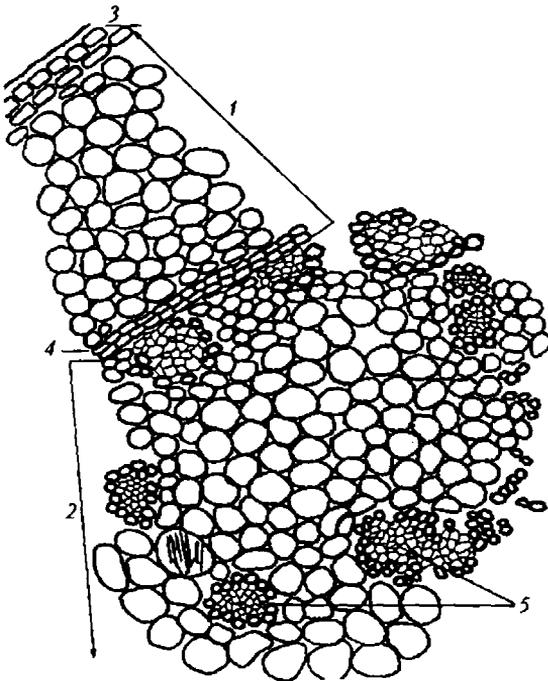


Рис. 78. Фрагмент поперечного среза корневища вороньего глаза (*Paris quadrifolia*): 1 — первичная кора; 2 — центральный цилиндр; 3 — эпидерма; 4 — эндодерма; 5 — концентрические центрофлоэмные пучки

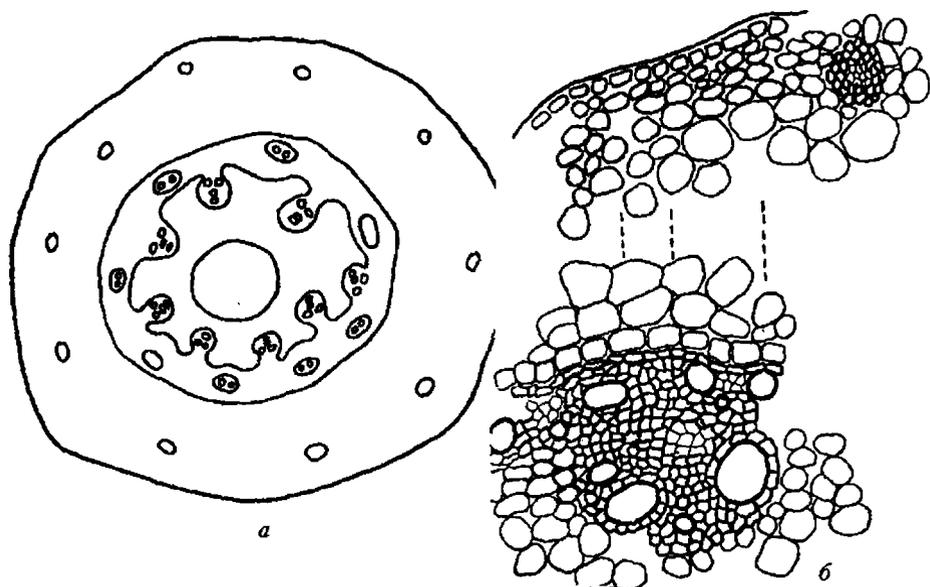


Рис. 79. Схема (а) и фрагмент поперечного среза (б) корневища пырея (*Elytrigia repens*)

Строение стебля травянистых двудольных растений

Закладка прокамбиальных тяжей в гистогенном слое происходит двумя способами (рис. 80): по кругу в один ряд либо сплошным кольцом — цилиндром. При дифференциации этих прокамбиальных участков формируются первичные структуры стебля: в первом случае — зузель, во втором — сифоностель.

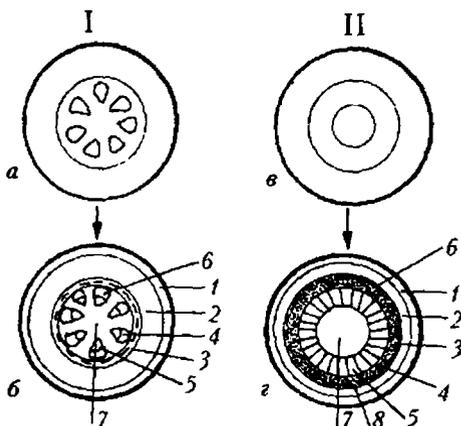


Рис. 80. Схема формирования микроскопической структуры стебля травянистых двудольных растений: I — зузель, II — сифоностель; а, б — закладка прокамбиальных тяжей, в — сформированный пучковый тип строения стебля двудольного растения, г — сформированный непучковый тип строения стебля двудольного травянистого растения; 1 — эпидерма; 2 — первичная кора; 3 — эндодерма; 4 — флоэма; 5 — ксилема; 6 — камбий; 7 — сердцевина; 8 — перицикл

На этом этапе фиксируется первичная структура стеблей пучкового типа строения (рис. 80, в) и непучкового типа (рис. 80, г), характерных для двудольных травянистых растений. Первичную структуру можно зафиксировать, если сделать поперечный срез стебля вблизи точки роста. В условиях практической диагностики лекарственного сырья наблюдается уже вторичная структура органа. Вторичные изменения связаны с активной деятельностью камбия и перидикла, при усилении которой образуется межпучковый камбий, в коревой части возникает слой склеренхимы — лубяных волокон (например, в стебле кирказона, льна), эндодерма деформируется.

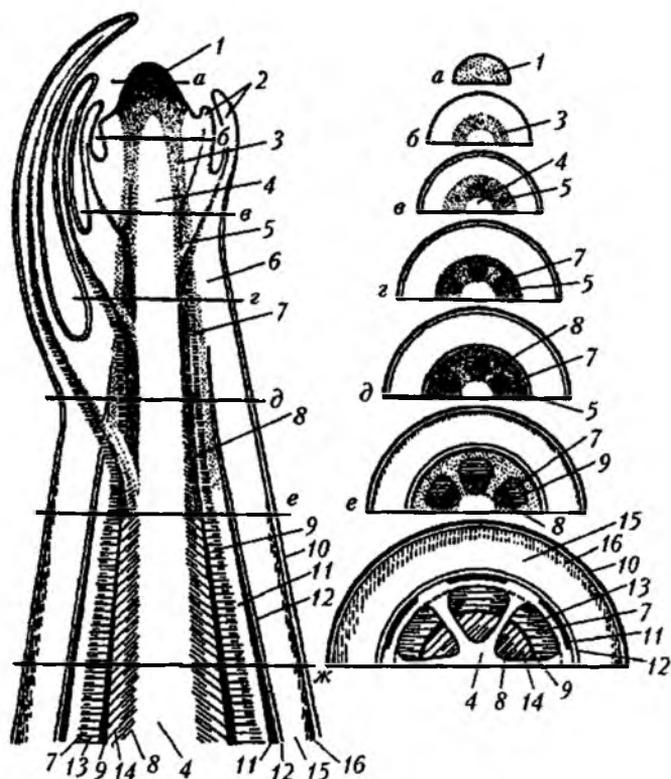
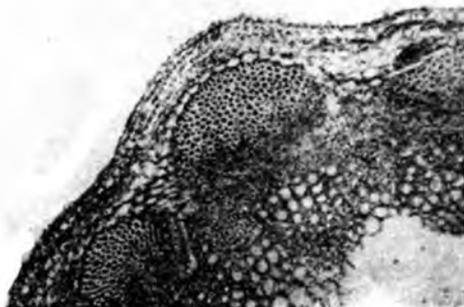


Рис. 81. Схема развития постоянных тканей в стебле (а–ж) двудольного растения (пучковый тип): 1 — зона верхушечной меристемы; 2 — листовые зачатки; 3 — меристематическое кольцо; 4 — сердцевина; 5 — прокамбий; 6 — первичная кора; 7 — первичная флоэма; 8 — первичная ксилема; 9 — камбий; 10 — флоэма; 11 — перидикл; 12 — эндодерма; 13 — вторичная флоэма; 14 — вторичная ксилема; 15 — паренхима первичной коры; 16 — колленхима

От первичной коры остается лишь несколько слоев колленхимы под эпидермой. Мощно развивается вторичная кора, включающая в себя слой механических волокон и флоэму (до камбия). Неизменной остается покровная ткань — эпидерма (рис. 81—86).

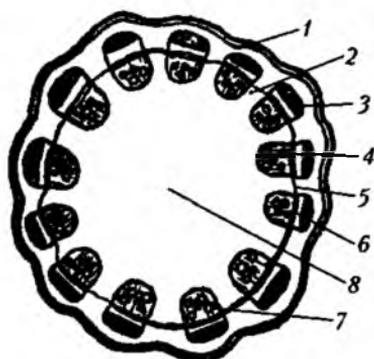


а

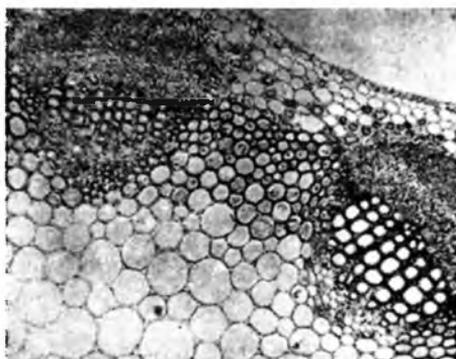


б

Рис. 82. Схема (а) и фрагмент (б) поперечного среза стебля полыни Сиверса (*Artemisia sieversiana*): 1 — эпидерма; 2 — колленхима; 3 — первичная кора; 4 — эндодерма; 5 — флоэма; 6 — склеренхима; 7 — камбий; 8 — ксилема; 9 — паренхимные клетки сердцевины; 10 — слизевой ход



а



б

Рис. 83. Схема (а) и фрагмент (б) поперечного среза стебля клевера лугового (*Trifolium pratense*): 1 — эпидерма; 2 — сердцевинный луч; 3 — склеренхима (лубяные волокна); 4 — флоэма; 5 — межпучковый камбий; 6 — пучковый камбий; 7 — ксилема; 8 — сердцевина

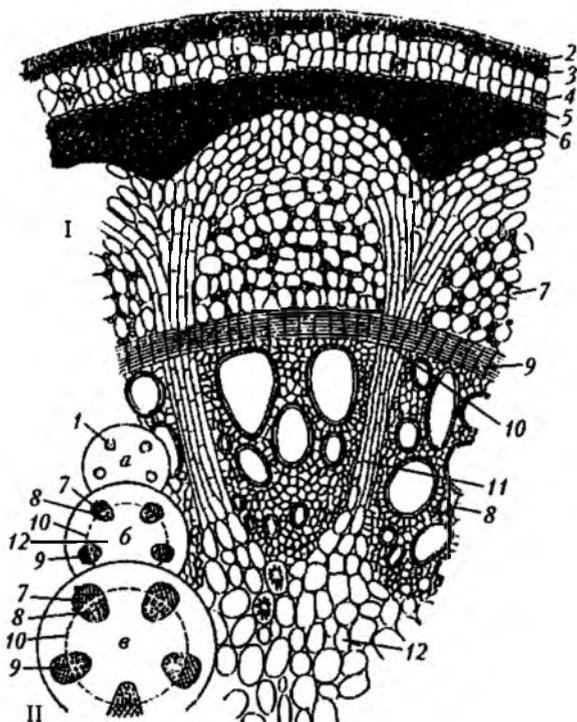


Рис. 84. Фрагмент поперечного среза стебля кирказона (*Aristolochia clematitis*) (I) и схемы строения стебля на разных уровнях (II): *a* — срез на уровне появления прокамбия; *b* — на уровне появления камбия; *в* — на уровне сформированной структуры; 1 — прокамбий; 2 — эпидерма; 3 — колленхима; 4 — паренхима коры; 5 — эндодерма; 6 — склеренхима периклического образования; 7 — флоэма; 8 — ксилема; 9 — камбий (7–9 — открытый коллатеральный пучок); 10 — межпучковый камбий; 11 — сердцевинный луч; 12 — паренхима сердцевины

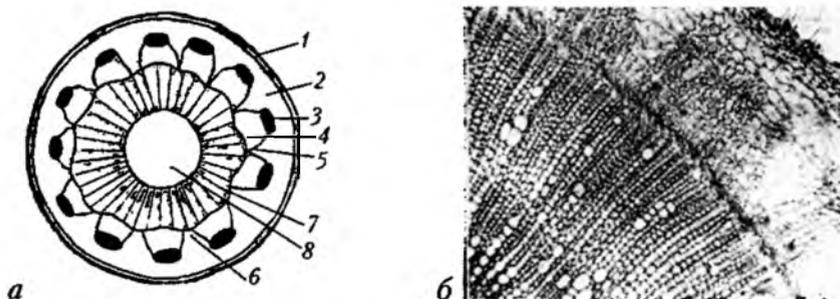


Рис. 85. Схема (*a*) и фрагмент (*b*) поперечного среза стебля кенфа: 1 — эпидерма; 2 — первичная кора; 3 — склеренхима (лубяные волокна); 4 — флоэма; 5 — камбий; 6 — сердцевинный луч; 7 — ксилема; 8 — сердцевина

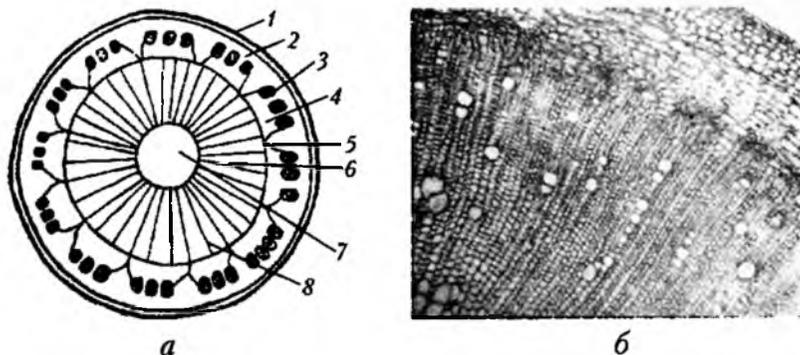


Рис. 86. Схема (а) и фрагмент (б) поперечного среза стебля канатника: 1 — эпидерма; 2 — первичная кора; 3 — склеренхима; 4 — флоэма; 5 — камбий; 6 — сердцевина; 7 — сердцевинный луч; 8 — ксилема

Микроскопическая структура корневища травянистых двудольных растений

Главная особенность корневищ двудольных растений — слабо развитая проводящая ткань, практическое отсутствие механической и большая масса основной запасующей ткани. Тип структуры соответствует стеблю: пучковый и непучковый. В отличие от стебля у некоторых корневищ довольно хорошо представлена первичная кора. У большинства их с увеличением диаметра первичная кора с эндодермой деформируется, и на поперечных срезах ее обнаружить невозможно. Покровная ткань разнообразна. Если первичная кора сохранилась, она представлена эпидермой или экзодермой, но чаще всего у многолетних корневищ покровной тканью служит перидерма (рис. 87–90).

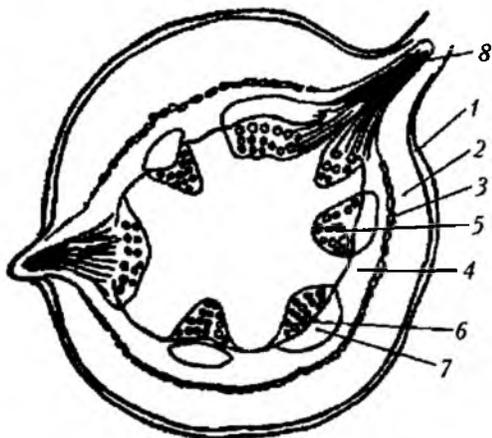


Рис. 87. Схема поперечного среза корневища валерианы (*Valeriana officinalis*): 1 — перидерма; 2 — первичная кора; 3 — эндодерма; 4 — центральный цилиндр; 5 — ксилема; 6 — камбий; 7 — флоэма; 8 — придаточный корень

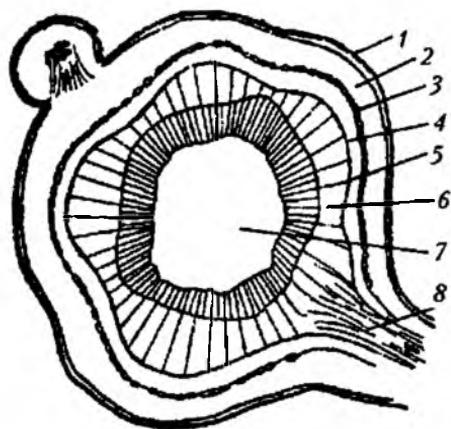


Рис. 88. Схема поперечного среза синюхи (*Polemonium coeruleum*): 1 — перидерма; 2 — первичная кора; 3 — эндодерма; 4 — камбий; 5 — флоэма; 6 — ксилема; 7 — сердцевина; 8 — корневой след

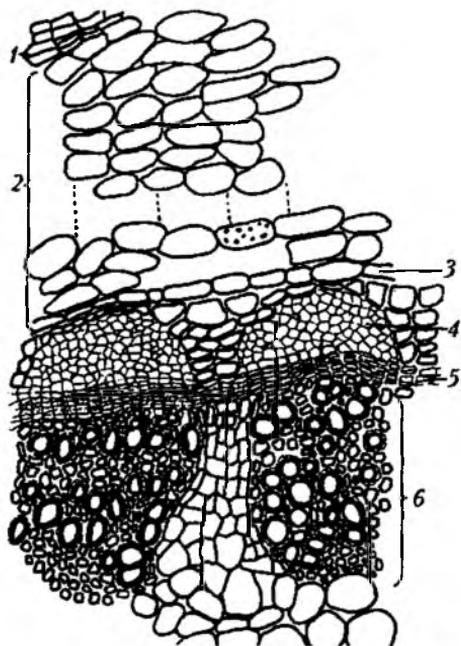


Рис. 89. Фрагмент поперечного среза корневища бруннеры сибирской (*Brunnera sibirica*): 1 — пробка; 2 — первичная кора; 3 — эндодерма; 4 — флоэма; 5 — камбий; 6 — ксилема открытого коллатерального пучка

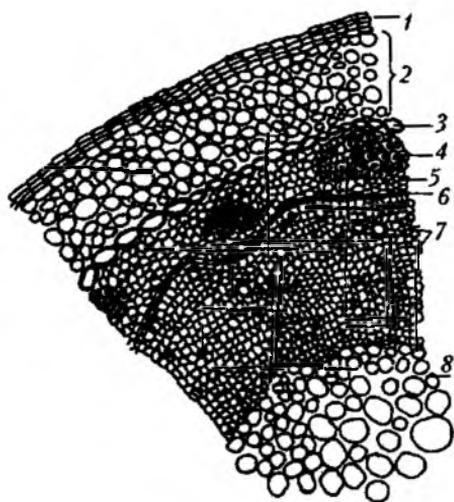
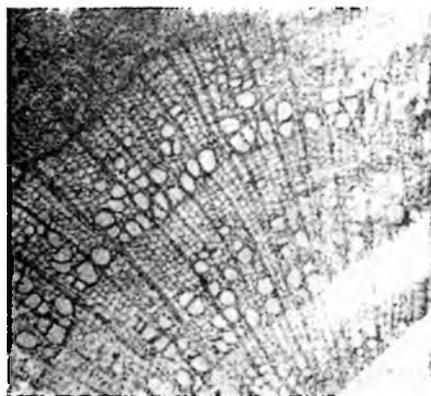
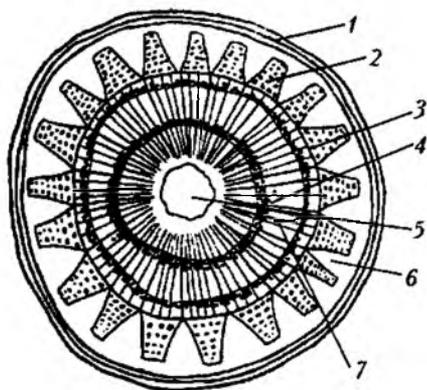


Рис. 90. Фрагмент поперечного среза корневища тысячелистника (*Achillea millefolium*): 1 — пробка; 2 — первичная кора; 3 — эндодерма; 4 — участок склеренхимы (лубяные волокна); 5 — флоэма; 6 — камбий; 7 — ксилема; 8 — сердцевина

Стебли древесных двудольных и хвойных растений

Если рассматривать срез только что сформировавшегося стебля древесного растения (вблизи точки роста), то его нельзя отличить от первичной структуры стебля травянистого двудольного растения с непучковым типом строения. Но уже к середине лета и, особенно, к осени можно обнаружить эти различия. Во-первых, у древесных растений (деревьев и кустарников) всегда формируется непучковый тип строения, во-вторых, покровная ткань уже в первый год жизни меняется на перидерму, а с возрастом на древесном стволе образуется корка (ритидом). Следующая особенность — наличие годичных колец. Они создаются путем ежегодного образования с помощью камбия слоя весенней (крупнопросветной) и осенней (толстостенной и мелкопросветной) ксилемы, именуемой у деревьев древесиной (рис. 91). Толщина годичного кольца зависит от климатических условий, состава, влажности почвы и других эколого-географических факторов. Например, у 40-летней карликовой березы (*Betula nana*), выросшей в Гренландии, ствол имел 4 мм в диаметре, а средняя ширина годичного кольца была не более 0,05 мм, а у экземпляров того же вида, выращенных в ботаническом саду Центральной Европы, средняя ширина годичного кольца составляла уже примерно 0,16 мм. Древесина еще при жизни дерева подвергается с течением времени значительным изменениям.



а

б

Рис. 91. Схема (а) и фрагмент (б) поперечного среза стебля липы (*Tilia cordata*): 1 — перидерма; 2 — флоэма; 3 — камбий; 4 — ксилема; 5 — сердцевина; 6 — сердцевинный луч; 7 — годичное кольцо древесины

Сосуды закупориваются тиллами — выростами стенок соседних с ними паренхимных клеток, проникающих сквозь поры в оболочках сосудов. Процесс закупорки предохраняет древесину от повреждения различными грибковыми заболеваниями. Тиллы в большом количестве характерны для старой древесины. Закупоренные сосуды прекращают функционировать в качестве проводящих воду элементов. Живые клетки этих слоев ксилемы отмирают и выполняют лишь механическую функцию (как и либриформ) — обеспечение прочности ствола. Более старая часть древесины (ближе к сердцевине) резко выделяется своей окраской. Это ядровая древесина. Ее окраска обусловлена локализацией в ней различных, чаще всего фенольных, соединений. У ольхи она имеет оранжевый цвет, у барбариса — желтый, у красного дерева (*Caesalpinia brasiliensis*) — красный, у грецкого ореха — бурый, у тисса — темно-красный, у кампешевого дерева, из которого, в частности, извлекают очень популярный в гистологии и цитологии краситель гематоксилин, — кроваво-красный.

Живая, более молодая ксилема (расположена ближе к камбию) называется у работников лесного хозяйства заболонью. Она имеет светлую окраску и очень активно функционирует в качестве проводящей воду ткани.

Строение стебля хвойных растений

Стебель хвойных растений имеет общую со стеблем лиственных растений структуру непучкового типа (рис. 92), где ксилема и флоэма располагаются сплошным кольцом. Между флоэмой и ксилемой имеется слой камбиальных клеток, обеспечивающих рост стебля в толщину. В древесине хорошо выражены годичные кольца. В центре находится сердцевина. Покровная ткань — перидерма или корка. Отличительная особенность структуры стебля хвойных растений заключается в том, что проводящие элементы ксилемы представлены только трахеидами с различными типами утолщений, от чего ксилема однородна. Трахеиды не закупориваются тиллами, а заполняются смолой; кроме того, этот процесс происходит значительно позднее, чем у лиственных пород. Хвойным присуще также наличие смоляных ходов в стебле двух типов: однослойных и бочонковидных. Их можно обнаружить и в древесине, и в коровой части, рассматривая стебель в

тангенциальном или радиальном направлении и на поперечных срезах. Во флоэме отсутствуют клетки-спутницы.

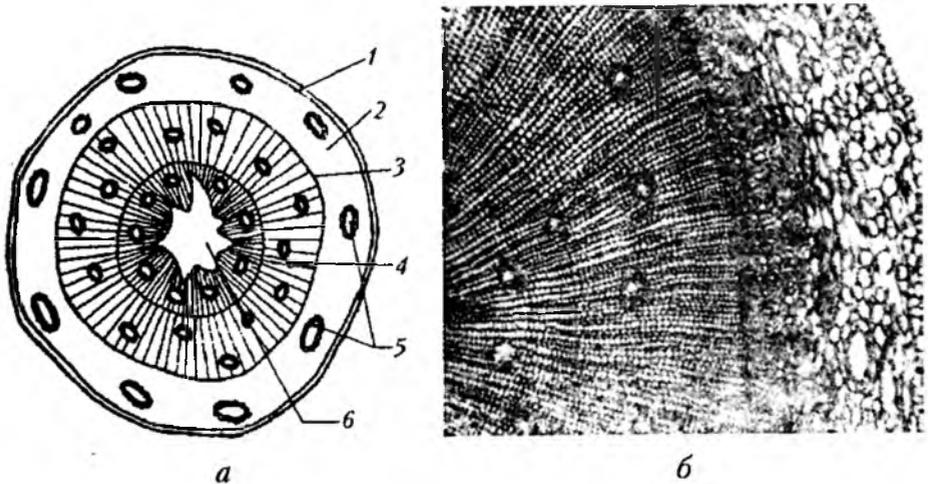


Рис. 92. Схема (а) и фрагмент (б) поперечного среза стебля сосны (*Pinus sylvestris*): 1 — перидерма; 2 — корневая часть стебля; 3 — камбий; 4 — ксилема (два годовичных кольца); 5 — смоляные ходы; 6 — сердцевина

Корень и корневые системы

Корень — безлистный подземный осевой орган, функциями которого являются закрепление растения в почве, всасывание воды с растворенными в ней минеральными солями и подача их в стебель и другие органы и ткани. Он способствует осуществлению дальнего и ближнего транспорта воды и минеральных веществ.

Корень обладает радиальной симметрией и неопределенно долго нарастает в длину благодаря деятельности апикальной меристемы. От побега он морфологически отличается тем, что на нем никогда не возникают листья, а апикальная меристема всегда прикрыта чехликом. Из физиологических функций корню свойствен положительный геотропизм (уклонение от солнечных лучей) и положительный гидротропизм (рост в сторону большей увлажненности среды).

Кроме главной функции поглощения веществ из почвы, корни выполняют и другие функции:

- укрепляют («заякоривают») растение в почве, делают возможным вертикальный рост побегов вверх;
- запасают и синтезируют различные вещества (многие аминокислоты, гормоны, алкалоиды и пр.), которые затем передвигаются в другие органы;
- взаимодействуют с корнями других растений, микроорганизмами, грибами, обитающими в почве.

Обычно корни многочисленны и сильно разветвлены. Совокупность их у одной особи образует единую в морфологическом и физиологическом отношении корневую систему. В состав ее входят корни различной морфологической природы – главный, боковые и придаточные.

Главный корень развивается из зародышевого корешка, боковые возникают на корне (главном, боковом, придаточном), который по отношению к ним обозначается как материнский. Они возникают на некотором расстоянии от апекса, обычно в зоне поглощения или несколько выше, эндогенно, за счет деления клеток перицикла. Если бы ветвление происходило в самом апексе материнского корня, то это затруднило бы его продвижение в почве. Придаточные корни очень разнообразны. Они могут возникать на стеблях (стеблеродные), на старых участках корней (корнеродные), на листьях. Развиваются же за счет меристем или тканей, сохранивших способность к новообразованиям.

Если главный корень хорошо развит и резко выделяется по мощности среди остальных, возникает стержневая корневая система. Если же он не развит или мало отличается по диаметру от остальных корней, такая система носит название мочковатой. Типовую мочковатую систему имеют злаки.

Если стеблеродные придаточные корни образуются на укороченном вертикальном корневище, то возникает кистевидная корневая система. Появившиеся же на длинном горизонтальном корневище составляют бахромчатую. Иногда придаточные корни, зародившиеся на горизонтальном побеге, сильно утолщаются, ветвятся и образуют вторично-стержневую корневую систему.

Корневые системы классифицируют также по признаку распределения массы корней по горизонтам почвы. Формирование поверхностных, глубинных и универсальных корневых систем отражает приспособление растений к условиям почвенного водоснабжения (рис. 93).

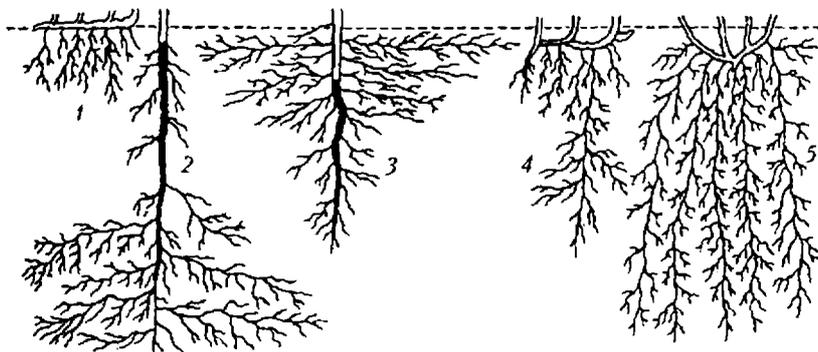


Рис. 93. Корневые системы: 1 — первично гоморизная (поверхностная); 2—4 — аллоризные (2, 3 — стержневые: глубинная и поверхностная соответственно, 4 — бахромчатая); 5 — вторично гоморизная (мочковатая универсальная). Главный корень зачернен

У большинства растений в составе одной корневой системы отчетливо различают ростовые и сосущие окончания. Первые обычно более мощные, быстро удлиняются и продвигаются в глубь почвы. Вторые возникают в большом числе в почве и интенсивно ее «обсасывают». Сосущие корни обычно недолговечны. Ростовые могут длительно существовать или же через несколько лет отмирают вместе с сосущими ответвлениями.

Корень обладает потенциально неограниченной способностью роста. Однако в естественных условиях его рост и ветвление ограничены влиянием других корней и надземных органов. Общий характер корневой системы, масса и протяженность всех корней, величина поглощающей поверхности, размещение основной массы корней по горизонтам почвы и ширина распространения отражают наследственно закрепленные приспособительные особенности данного растения, но колеблются в зависимости от условий обитания.

У одного куста ржи, выращенного в теплице, общая длина всех корней составила 623 км, т.е. оказалась примерно равной расстоянию от Москвы до Санкт-Петербурга. Суммарный прирост их за одни сутки равнялся примерно 5 км, а общая поверхность составила 237 м² и была в 130 раз больше поверхности надземных органов.

Метаморфозы корней обусловлены их специализацией. Часто корни выполняют особые функции, и в связи с этим у них меняется строение. Если строение изменяется так сильно, что для выяснения морфологической природы корня требуется специальное

исследование, говорят, что он метаморфизирован. Под метаморфозом понимают резкое наследственно закрепленное видоизменение органа, вызванное сменой функций. Видоизменения корней очень разнообразны.

Корни многих растений, соседствуя с почвенными грибами, образуют микоризу (грибокорень) – сожительство конечных разветвлений корней с гифами грибов (рис. 94). У микоризных растений практически отсутствуют корневые волоски. Примером может служить сосна, где функцию всасывания выполняют именно гифы гриба. Различают эктотрофную (наружную) и эндотрофную (внутреннюю) микоризу. Первая чаще всего наблюдается у древесных растений. В этом случае гифы гриба оплетают кончики корня, образуя как бы чехол, и лишь отчасти внедряются в поверхностные ткани корня.

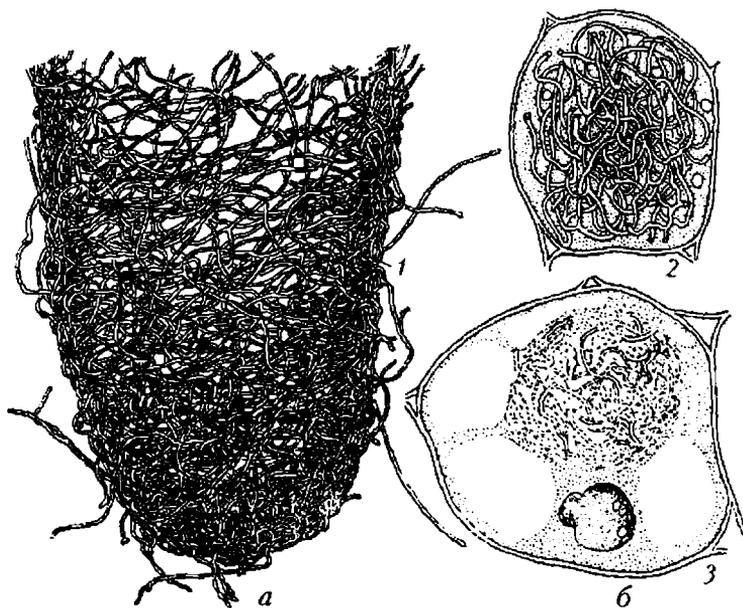


Рис. 94. Микориза: *a* – экто-эндотрофная дуба (*Gueraes robur*); *б* – эндотрофная ятрышника (*Orchis maculata*); *1* – гифы гриба; *2* – гифы гриба заполняют всю клетку; *3* – переваривание гиф клеткой

Вторая встречается у 80% сосудистых растений и характерна в основном для травянистых растений. У них гифы развиваются внутри тканей корня и могут прорасти даже в надземную часть.

В образовании микоризы участвуют шляпочные грибы (подберезовик, обабок, масленок, белый) и даже несовершенные. Высшие растения и гриб из такого симбиоза извлекают взаимную пользу. Растение снабжает грибные клетки углеродистым питанием (продуктами фотосинтеза), а гифы гриба добывают из почвы азотистые вещества, необходимые для зеленого растения. Они разлагают почвенный перегной, в котором образуется при этом азот в доступной для растения форме (NH_3). Такой тип питания называется микотрофным.

Микотрофное питание возникло, по-видимому, сотни миллионов лет назад у примитивных сухопутных растений, у которых еще не было корней. Оно сыграло важную роль в процессе завоевания ими суши. В настоящее время микориза распространена очень широко. Всего несколько семейств цветковых не образуют ее или образуют очень редко, например крестоцветные и осоковые. Особенно велика роль микоризы в снабжении растений фосфатами. Семена орхидных в природе прорастают только при наличии гриба-микоризатора, снабжающего проростки органическими веществами.

Бактериальные клубеньки на корнях бобовых, видимо, представляют собой корни, приспособленные к симбиозу с бактериями (рис. 95). Эти бактерии проникают через корневые волоски внутрь молодых корней и вызывают образование на них клубеньков коровой паренхимы, разросшейся под влиянием поселившихся в ее клетках клубеньковых бактерий. Размер этих одноклеточных организмов $1 \times 4-5$ мкм. Их обнаружил и описал акад. М.С. Воронин в 1866 г.

Бактерии рода *Rhizobium* способны фиксировать азот воздуха, т.е. восстанавливать N_2 до NH_4 , делая его доступным для использования высшими растениями. Часть веществ, синтезированных в клубеньках, усваивают бобовые растения, бактерии же используют различные вещества, находящиеся в корнях.

Этот симбиоз очень важен для практики. Благоприятное влияние бобовых на почву известно с древности. Теофраст, живший в III в. до н. э., писал, что греки выращивали бобы для обогащения почвы. В современном сельском хозяйстве обычно практикуется севооборот со сменой зерновых культур и бобовых. При этом бобовые скашивают, оставляя в почве их богатые азотом корни, или просто запахивают в землю. Запаханый урожай люцерны может добавить от 300 до 350 кг азота на гектар почвы.

Кроме бобовых, клубеньки образуются на корнях ольхи, лоха, подокарпуса, болотного мирта и некоторых других растений в результате поселения азотфиксирующих актиномицетов, однако их экономическое значение ничтожно по сравнению с бобовыми.

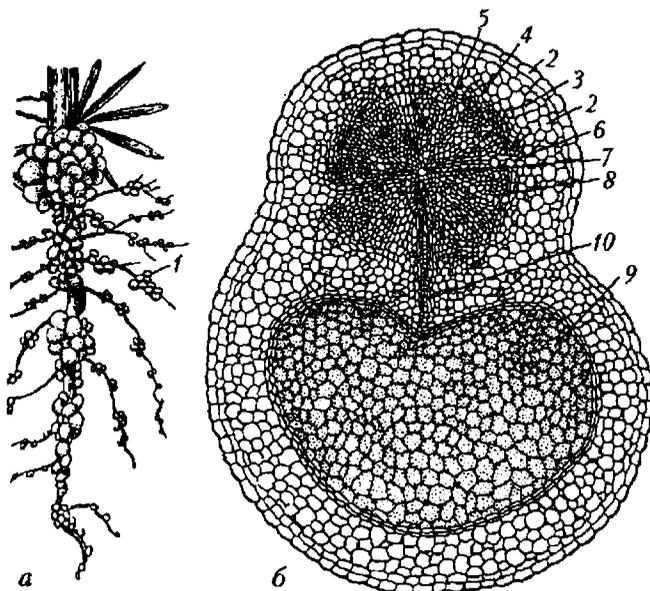


Рис. 95. Общий вид корневой системы люпина (*Lupinus polyphyllus*) с клубеньками (а) и поперечный срез корня (б) с клубеньком: 1 — клубеньки; 2 — покровная ткань; 3 — паренхима вторичной коры; 4 — флоэма; 5 — камбий; 6 — радиальный луч; 7 — первичная ксилема; 8 — вторичная ксилема; 9 — бактероидная ткань; 10 — проводящие ткани

Втягивающие, или контрактильные, корни могут укорачиваться у своего основания и втягивать побег (луковицу, корневище) в почву, тем самым они помогают побегам находить глубину залегания в почве, оптимальную для их сохранения в период летней засухи или зимних морозов. Втягивающие корни можно узнать по утолщенным основаниям с поперечной морщинистостью.

Запасающими органами являются многие корни, а у некоторых растений они специально приспособлены для выполнения этой функции, становясь мясистыми вследствие сильного разрастания паренхимы. Сильно утолщенные придаточные или боковые

корни называются корневыми шишками или корнеклубнями (георгин, зопник, любка).

Если запасующим становится главный корень стержневой корневой системы, возникает *корнеплод* (морковь, редис, свекла). Морфологическая природа его сложна, так как в его образовании принимают участие и корень, и стебель.

Воздушными называют придаточные корни, развивающиеся на надземных органах. У некоторых растений они служат опорой и именуется в разных случаях столбовидными, ходульными или корнями-подпорками. Вступая в контакт с почвой, они разветвляются и начинают поглощать воду и минеральные вещества. Такие корни развиваются на стволах и ветвях многих тропических деревьев, в частности у мангровых зарослей по берегам океанов (ризофора). Благодаря своим сильно разветвленным корням деревья стоят, словно на ходулях, и сохраняют устойчивость на зыбком илистом грунте даже во время отлива, распределяя свою массу на большую площадь опоры. У индийских баньянов корни закладываются на горизонтальных ветвях и свешиваются вниз. Достигнув почвы, они сильно разрастаются, превращаясь в столбовидные образования, поддерживающие крону дерева. Такие корни-подпорки позволяют дереву разрастись в стороны, покрывая площадь до 2500 м².

Воздушные корни другого типа, например у плюща, внедряются в поверхность стен и других предметов, закрепляя на них лазающий стебель. Они образуются у многих тропических эпифитов из семейств орхидных, ароидных, бромелиевых. Эпифиты не паразитируют на деревьях, а только используют их как субстрат, подпорку для поднятия вверх, к свету. Воздушные корни орхидей свободно висят в воздухе и приспособлены к поглощению влаги, попадающей на них в виде дождя или росы.

Корни нуждаются в кислороде для дыхания, и по этой причине большинство растений не может жить в недостаточно дренированной почве, где отсутствуют воздушные полости. Некоторые деревья болотистых местообитаний (авиценния, мангровые заросли, болотный кипарис) развивают корни, поднимающиеся вертикально вверх из воды и служащие не только для «заякоривания» в субстрате, но и для снабжения кислородом. Такие корни называются дыхательными корнями или пневматофорами.

Зоны роста корня и дифференциация тканей

Апикальная меристема, за счет которой растет корень, покрыта корневым чехликом, предохраняющим точку роста от механических повреждений. С другой стороны, благодаря ослизнению оболочек наружных слоев клеток этот чехлик облегчает продвижение корня в почве. Наиболее мощно он развит у долгорастущих корней, а корни водных растений вовсе лишены его. По мере того, как на поверхности клетки корневого чехлика разрушаются, изнутри они восстанавливаются за счет деятельности меристематических клеток точки роста.

В молодом растущем корне различают три зоны.

Первая — зона роста — представляет собой скопление апикальной меристемы. Длина этой зоны колеблется от 0,2 до 10 мм. Здесь идет постоянный процесс митотического деления и накопления клеток меристемы.

Вторая зона служит для нарастания, растяжения. Ее длина 0,1—10 мм. Здесь образуются гистогенные слои и происходит дифференциация клеток меристемы. Гистогенными слоями в корне являются дерматоген, периблема и плерома (рис. 96, 97). Теория дерматогена, приложенная к формированию тканевых структур корня, была сформулирована И. Ганштейном. Из дерматогена образуется однослойная ткань — эпиблема (ризодерма), из периблемы — первичная кора, а из плеромы — центральный цилиндр.

Гистогенные слои, дифференцируясь в клетки постоянных тканей, формируют первичную структуру корня, которую можно видеть в следующей зоне — зоне всасывания. Характерной чертой ее является наличие корневых волосков — одноклеточных выростов клеток ризодермы. Длина их 0,15—8 мм, а количество на 1 мм² поверхности у корня гороха составляет 232, у кукурузы — 425, у яблони — 300. Корневые волоски — живые, но недолговечные клетки. Жизнедеятельность у них в среднем сохраняется до 20 дней. В зоне всасывания они достигают максимальных размеров и периодически деформируются. На смену ризодерме в роли покровной ткани выступает верхний слой первичной коры (экзодерма). В нижней зоне роста идет постоянный процесс образования молодых корневых волосков (рис. 98). В клетках эпиблемы и в корневых волосках осуществляется активный процесс дыхания, а освобождающаяся энергия затрачивается на поглощение и транспорт минеральных веществ из почвы.

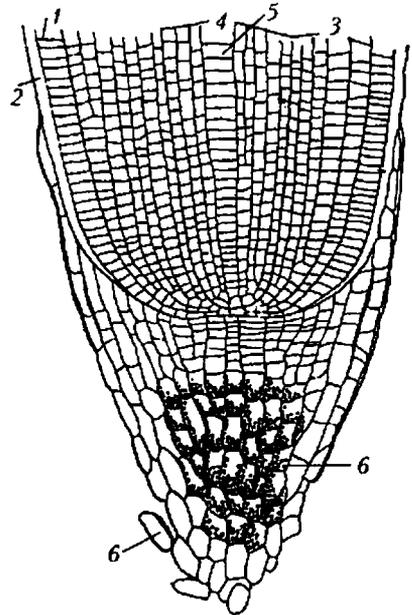
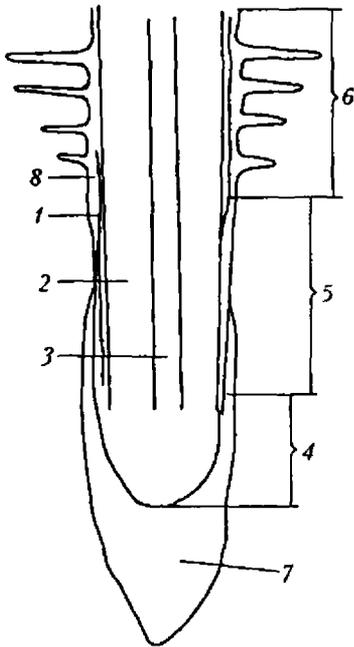


Рис. 96. Схема распределения гистогенных слоев (1, 2, 3) и зон роста корня: 1 — дерматоген; 2 — перилема; 3 — плерома; 4 — зона роста; 5 — зона растяжения и дифференциации тканей; 6 — зона всасывания; 7 — корневой чехлик; 8 — эпилема

Рис. 97. Продольный разрез через зону роста корня: 1 — дерматоген; 2 — утолщенная наружная стенка дерматогена; 3 — перилема; 4 — плерома; 5 — клетки, из которых дифференцируются клетки сердцевины; 6 — клетки корневой чехлика

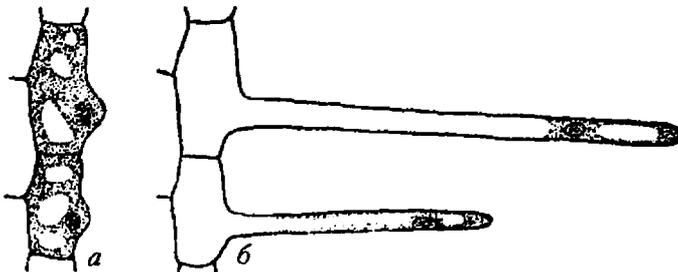


Рис. 98. Схема образования корневых волосков: а — заложение; б — поздняя стадия развития

У растений, культивируемых на водных средах (гидропоника) и растущих в воде, корневые волоски отсутствуют. Поглощение воды и элементов минерального состава происходит через всю поверхность молодых корней.

Строение корня однодольных и двудольных растений

Общая структура корня в зоне всасывания — первичная. И у однодольных, и у двудольных растений камбий отсутствует, но по структуре центрального цилиндра можно их различить. Центральный цилиндр — типичная протостель. В середине находится радиальный пучок (рис. 99, 100). Если лучей в ксилеме пучка более пяти, это корень однодольного растения, если пять и менее, — двудольного.

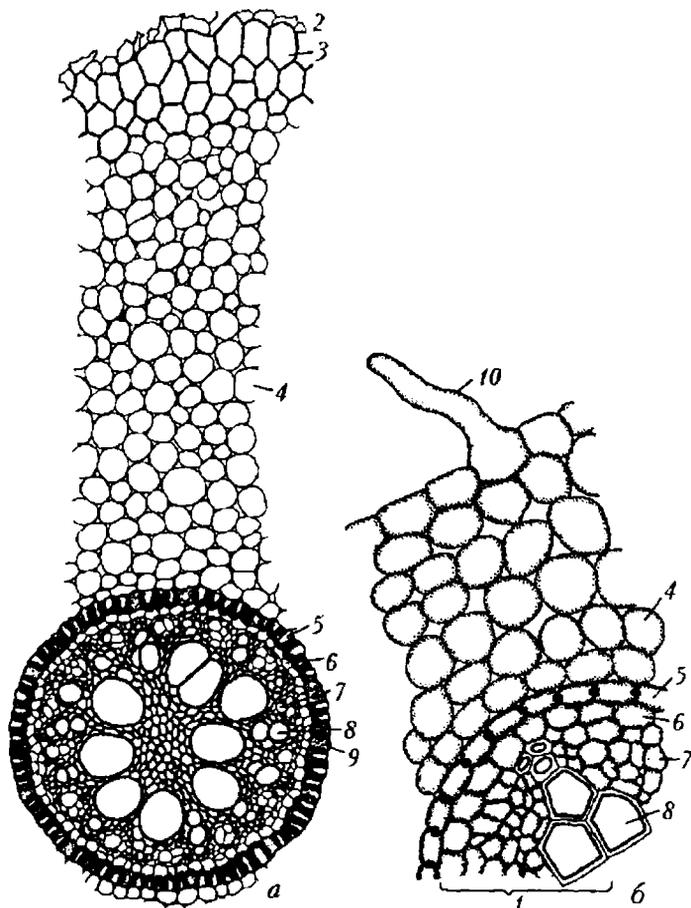


Рис. 99. Поперечный срез корня однодольного (а) и двудольного (б) растения: 1 — центральный (осевой) цилиндр; 2 — остатки эпидлемы; 3 — экзодерма; 4 — мезодерма; 5 — эндодерма; 6 — перичикл; 7 — первичная флоэма; 8 — сосуды первичной ксилемы; 9 — пропускные клетки; 10 — корневой волосок

У однодольных первичная структура корня остается на всю жизнь. У древесных однодольных растений при полной сохранности центрального цилиндра в области первичной коры или перицикла возникают участки меристемы (камбиальные слои), которые, функционируя, наращивают большую массу вторичной паренхимы, в которой формируются закрытые амфизальные пучки. Прочность корню придают склерифицированные паренхимные клетки первичной коры и центрального цилиндра, оболочки которых одревесневают.

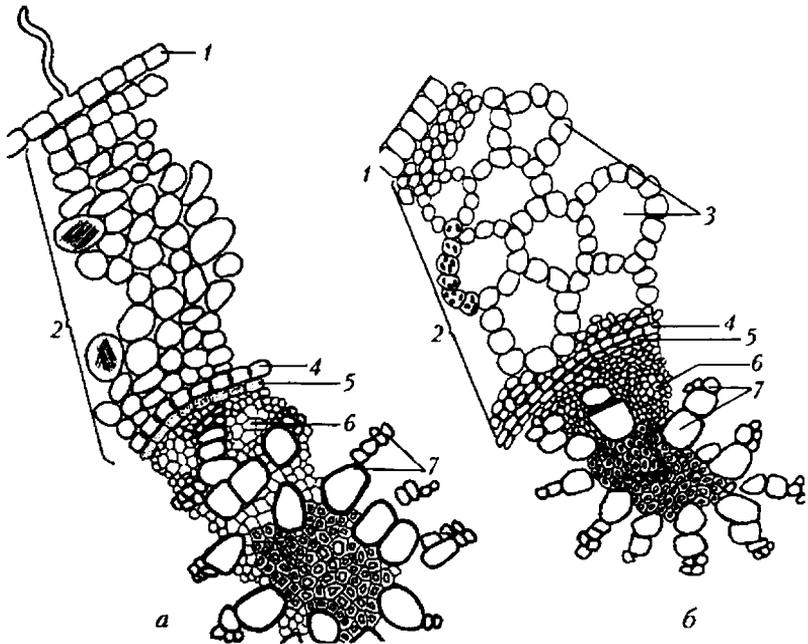


Рис. 100. Фрагменты поперечного среза корня купены (а) и айра (б): 1 — первичная покровная ткань; 2 — первичная кора; 3 — аэренхима; 4 — эндодерма; 5 — перицикл; 6 — флоэма; 7 — лучи ксилемы в радиальном пучке

У двудольных растений первичная структура корня сохраняется очень короткий промежуток времени. Вторичные изменения начинаются в центральном цилиндре. В радиальном пучке между лучами ксилемы и флоэмы возникают камбиальные клетки — своеобразные дуги (рис. 101). Клетки, делясь и дифференцируясь, наращивают внутрь вторичную ксилему, а наружу — вторичную флоэму, сдвигая и раздавливая элементы первичной флоэмы.

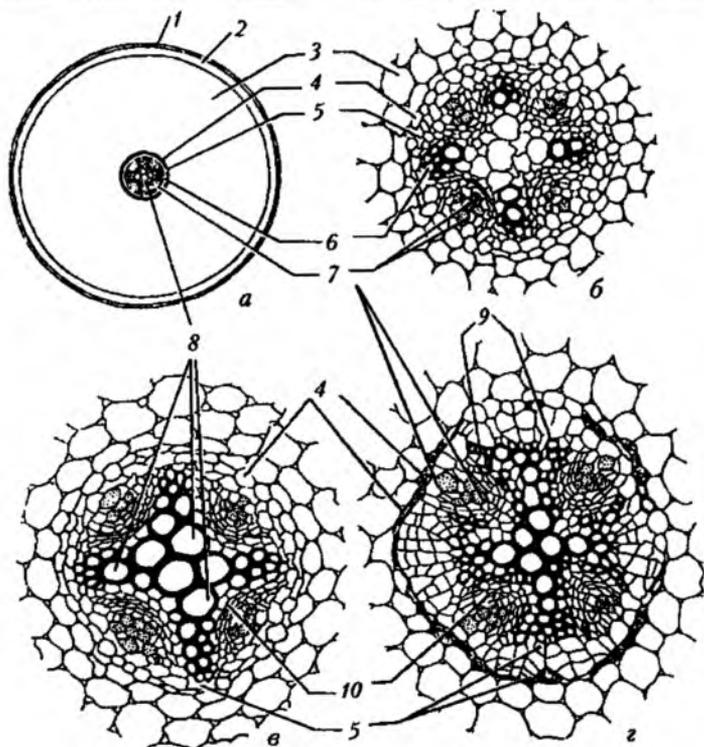


Рис. 101. Дифференциация проводящей ткани в тетраплоидном корне лютика (*Ranunculus*): а — полностью сформированный корень (первичная структура); б–г — стадии преобразования тканей в центральном цилиндре при переходе ко вторичной структуре корня; 1 — эпидерма; 2 — экзодерма; 3 — кора; 4 — эндодерма; 5 — перицикл; 6 — протоксилема; 7 — флоэма; 8 — метаксилема; 9 — вторичная ксилема; 10 — камбий

Так как ксилемы создается больше, камбиальные дуги выпячиваются к периферии и, смыкаясь с клетками перицикла, образуют сплошную окружность. Первичная ксилема всегда сохраняется. Над ее лучами камбий формирует широкие лубодревесные сердцевинные лучи. Паренхимные клетки, являющиеся тоже продуктами деятельности камбия, выполняют запасную функцию. Широкие сердцевинные лучи служат одним из диагностических признаков корня. Из наружных слоев перицикла формируется феллоген. Образовавшаяся перидерма изолирует первичную кору от проводящих тканей, и первичная кора отмирает и сбрасывается, а слой феллодермы увеличивает объем вторичной коры, включающей все элементы вплоть до камбия. Итак, у корней двудоль-

ных растений покровной тканью является перидерма, редко — корка (у многолетних древесных растений). Механическая ткань во вторичной коре развита слабо. Чаще всего встречаются склериды. Флоэма и камбий располагаются по кругу. В центре находится ксилема, имеющая лучистое строение. Проводящие ткани делятся на участки с помощью сердцевинных лучей (рис. 102—104).

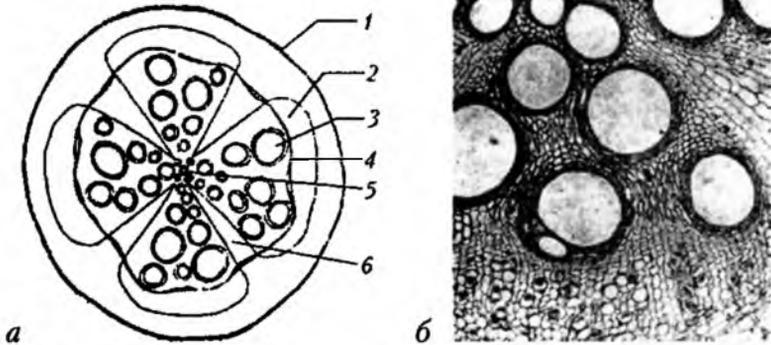


Рис. 102. Схема (а) и фрагмент (б) поперечного среза корня тыквы (вторичное строение): 1 — перидерма; 2 — вторичная флоэма; 3 — вторичная ксилема; 4 — камбий; 5 — первичная ксилема; 6 — сердцевинный луч

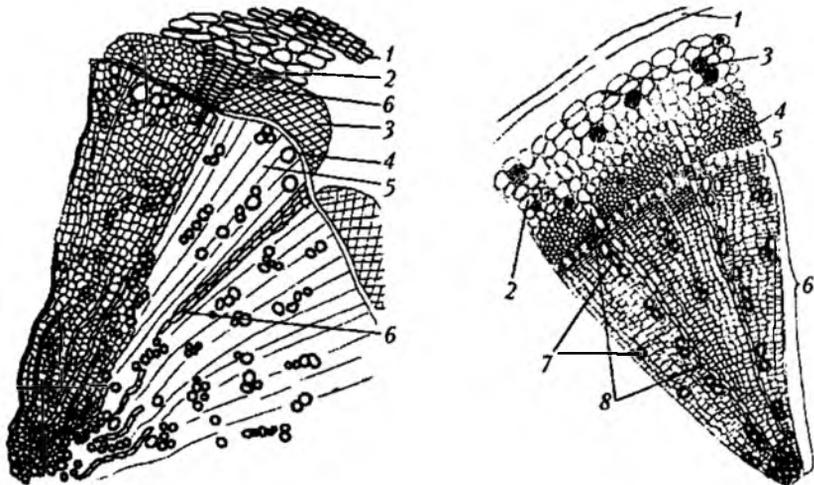


Рис. 103. Схема поперечного среза корня желтушника (*Erysimum cheiranthoides*): 1 — пробка; 2 — коровая паренхима; 3 — флоэма; 4 — камбий; 5 — ксилема; 6 — сердцевинные лучи

Рис. 104. Поперечный срез корня ревеня (*Rheum*): 1 — пробка; 2 — коровая паренхима; 3 — друзы; 4 — флоэма; 5 — камбий; 6 — ксилема; 7 — сосуды ксилемы; 8 — сердцевинный луч

Строение видоизмененных корней

Примеры видоизмененных корней – корнеплоды (морковь, редис, петрушка, свекла) и корнеклубни (салеп, желтая лилия). У корнеплодов (рис. 105–108) мощно разрастается вторичная кора стержневого корня (у моркови) или ксилема (у редьки, редиса).

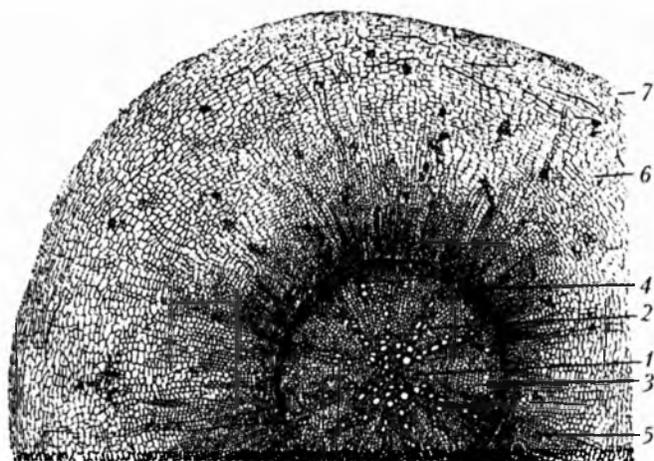


Рис. 105. Вторичное строение корня моркови (*Daucus carota*): 1 – первичная ксилема; 2 – вторичная ксилема; 3 – радиальный луч; 4 – камбий; 5 – первичная и вторичная флоэма; 6 – коровая паренхима; 7 – пробка

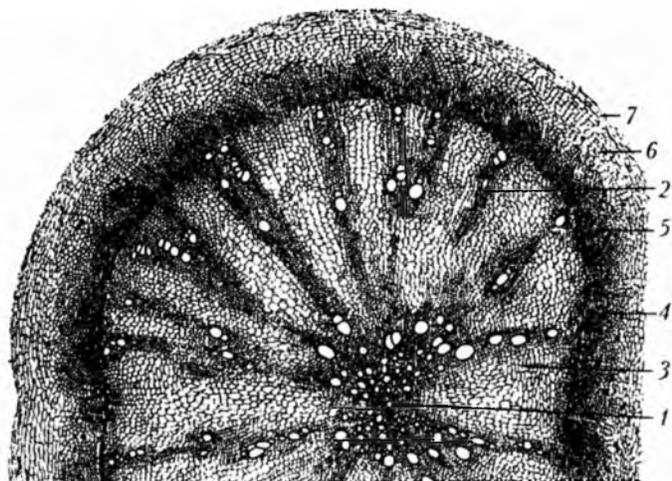


Рис. 106. Вторичное строение корня редьки (*Raphanus sativus*): 1 – первичная ксилема; 2 – вторичная ксилема; 3 – радиальный луч; 4 – камбий; 5 – первичная и вторичная флоэма; 6 – коровая паренхима; 7 – пробка

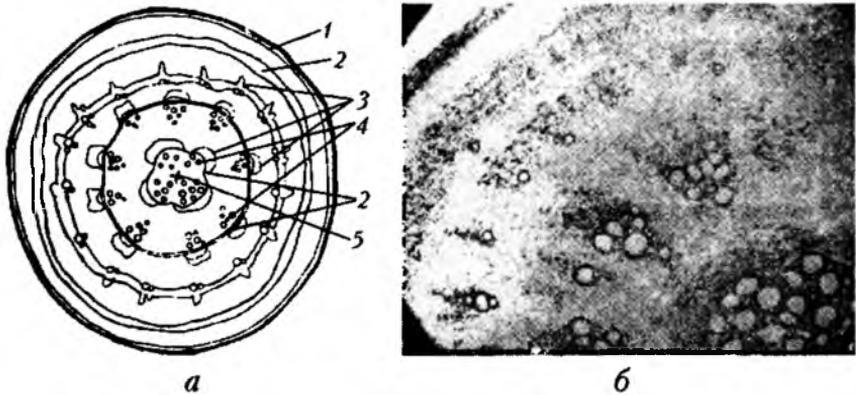


Рис. 107. Схема (а) и фрагмент (б) поперечного среза корнеплода свеклы (*Beta vulgaris*): 1 — пробка; 2 — меристема (камбий); 3 — вторичная флоэма; 4 — вторичная ксилема; 5 — первичная ксилема

В этих мясистых корнях очень мощно развивается основная запасающая ткань. В клетках ее откладываются сахар, крахмал, инулин и другие вещества. Корнеплод редиса, моркови имеет, тем не менее, типичную вторичную структуру корня двудольного растения. Корнеплод же свеклы имеет атипичную структуру. Он состоит из мясистой верхней части стержневого корня и разросшегося в толщину гипокотыля. У свеклы в первичном строении осевой цилиндр имеет диархный радиальный пучок без сердцевинки, со сплошным перициклом. Примерно на десятый день жизни проростка начинается образование первого нормального камбия, производящего вторичную флоэму и вторичную ксилему, расположенную в центре. Вскоре за этим в паренхиме вторичной коры возникают один за другим несколько дополнительных камбиальных слоев, продуцирующих паренхимные клетки и проводящих пучки коллатерального типа (см. рис. 108).

Атипичными корнями являются и воздушные. Они чаще всего встречаются у эпифитных однодольных растений (орхидные, ароидные), корни которых имеют первичную структуру. Покровная ткань у них — веламен, образующийся в онтогенезе органа из дерматогена. Клетки веламена многогранны и изодиаметричны, иногда несколько вытянуты в радиальном направлении. Сформировавшиеся, они лишены живого содержимого и заполнены водой или воздухом. Веламен энергично всасывает, подобно губке, дождевую воду и росу (в количестве 44–80% от массы корня).

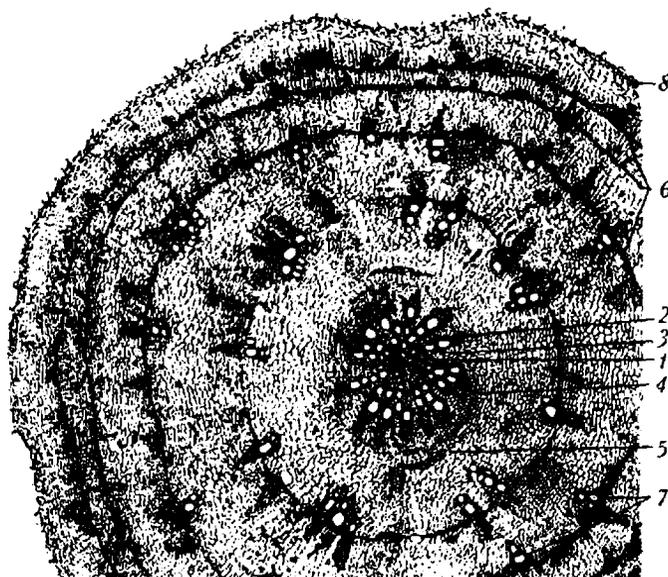


Рис. 108. Строение полкамбиального корня свеклы (*Beta vulgaris*): 1 – первичная ксилема; 2 – вторичная ксилема; 3 – радиальный луч; 4 – камбий; 5 – первичная и вторичная флоэма; 6 – добавочные слои камбия; 7 – коллатеральные проводящие пучки; 8 – пробка

Для облегчения диагностики типов осевых органов предлагается определитель их по поперечным срезам, откуда видно, что основным диагностическим признаком стебля и его видоизменений, а также отличием от корня является наличие сердцевины. Характер распределения проводящих тканей лежит в основе более детальной диагностики осевых вегетативных органов.

Определитель осевых вегетативных органов растений по поперечным срезам

1. Сердцевина (полая или заполненная паренхимными клетками) хорошо выражена – **стебель, корневище** – 2.
 - Сердцевина отсутствует – **корень** – 9.
2. Строение осевого органа пучковое – 3.
 - Строение осевого органа непучковое – 6.
3. Пучки открытые, расположены по одному кругу – 4.
 - Пучки закрытые, расположены беспорядочно или в два круга – 5.

4. Пучки коллатеральные. Покровная ткань – эпидерма. Первичная кора слабо выражена – **стебли двудольных травянистых растений.**

• Покровная ткань – пробка (реже эпидерма): Первичная кора и ее внутренний слой (эндодерма) хорошо выражены – **корневища двудольных травянистых растений.**

5. Пучки только коллатеральные. Первичная кора слабо выражена – **стебель однодольного растения.**

• Коллатеральные и концентрические пучки в центральном цилиндре. Первичная кора хорошо развита. В ней иногда встречаются проводящие пучки – **корневище однодольного растения.**

6. Покровная ткань – эпидерма – 7.

• Покровная ткань – пробка – 8.

7. Покровная ткань всегда выражена только эпидермой. Первичная кора выражена слабо – **стебель двудольного травянистого растения.**

• Покровная ткань может быть выражена эпидермой, но чаще – пробкой. Первичная кора выражена очень хорошо – **корневище двудольного растения.**

8. Покровная ткань – пробка. Слой эпидермы может долго сохраняться (его клетки опробковывают и отмирают). Ксилема образует одно годичное кольцо (или слившиеся проводящие пучки – переход пучкового строения в непучковый тип) – **стебли полукустарника и кустарника.**

• Покровная ткань – пробка. Клетки эпидермы отсутствуют. Ксилема образует годичные кольца. Ксилема неоднотипная, смоляные ходы отсутствуют – **стебель древесного листовенного растения.**

• Ксилема однородная, образована трахеидами. Смоляные ходы характерны для древесины и коры – **стебель древесного хвойного растения.**

9. Первичная кора мощно развита, в центральном цилиндре имеется радиальный проводящий пучок. Камбий отсутствует. Первичное строение корня – 10.

• Первичная кора отсутствует. Камбий располагается сплошным кольцом. Ксилема занимает центральную часть среза – 11.

10. В радиальном пучке имеется от одного до пяти лучей ксилемы – **корень двудольного растения.**

- В радиальном пучке много лучей ксилемы — *корень од-
нодольного растения*.

11. Ксилема образует два луча (сегмента) — *диархный тип строения корня*.

- Ксилема образует четыре, пять лучей — *тетрархный тип строения корня*.

Лист — боковой орган побега

Первые листовые органы семенных растений — семядоли зародыша формируются еще до возникновения апекса и верхушечной почки главного побега. Все последующие листья возникают в виде экзогенных меристематических бугорков или валиков на апексе побега, сначала главного, а по мере их заложения и каждого из боковых.

По происхождению листья являются боковыми органами и, как правило, имеют более или менее плоскую форму и дорсовентральное (спинно-брюшное) строение в отличие от более или менее цилиндрических и радиально симметричных осевых органов — корня и стебля. У семенных растений листья ограничены в росте в отличие от осевых органов, способных длительное время сохранять меристематическую верхушку.

Лист, как правило, не производит на себе никаких других органов. Редко на листе могут образовываться придаточные почки и придаточные корни (бегония, бриофиллум, некоторые росянки), но непосредственно новый лист обычно не появляется. Сам же лист всегда сидит только на оси побега — стебле. Плоская пластинчатая форма его создает наибольшую поверхность на единицу объема тканей, что наилучшим образом способствует выполнению основных функций типичного зеленого листа: воздушного питания, или фотосинтеза и транспирации.

Плоская форма делает этот орган бифациальным (двусторонним). По отношению к верхушке побега выделяют верхнюю и нижнюю стороны листа. Верхнюю называют еще внутренней, брюшной или адаксиальной, а нижнюю — наружной, спинной или абаксиальной. Это связано с положением листового зачатка в почке, когда он сначала растет, загибаясь над верхушкой апекса. Дорсовентральность листа заключается в том, что у него, как по анатомическому строению, так и по характеру жилок (они на

нижней стороне выпуклые), по опушению и даже по окраске (нижняя сторона часто бывает более бледной и тусклой, чем верхняя, а иногда окрашена антоцианом в красный или фиолетовый цвет) стороны различаются.

Встречаются и отклонения от типичной дорсовентральной симметрии. У некоторых растений ксерофитов листья эквивациальные, т.е. с обеих сторон имеют однотипное строение. У некоторых суккулентов (растений с сочными листьями) они цилиндрические по форме, с радиальной симметрией. У ряда однодольных образуются унифациальные (односторонние) листья, в сечении круглые (лук) или уплощенные, но не в спинно-брюшной плоскости, а с боков (ирис). Обычно они ориентированы не горизонтально, а вертикально и приспособлены к жизни в условиях прямого солнечного освещения. Рост листа происходит за счет краевой и плоскостной вставочных меристем и ограничен во времени. Достигнув определенных размеров, он до конца жизни останется без изменений. Исключения из этого правила среди семенных растений очень редки. В течение всей жизни растут вставочно собственными основаниями листья своеобразного африканского голосеменного растения — вельвичии удивительной. Длительный верхушечный рост характерен для перистых листьев папоротника, называемых вайями.

Основная часть типичного взрослого листа именуется пластинкой. Нижняя его часть, сочлененная со стеблем, — это основание. Довольно часто между основанием и пластинкой формируется стеблеподобный цилиндрический или полукруглый в сечении черешок. В этих случаях лист называется черешковым. Кроме опорной и проводящей функций, роль черешка в том, что он долго сохраняет способность к вставочному росту и может регулировать положение пластинки, изгибаясь по направлению к свету.

Основание листа принимает различную форму. Иногда оно почти незаметно или имеет вид небольшого утолщения (листовая подушечка), например у кислицы. Часто основание сильно разрастается, охватывая узел целиком и образуя трубку, называемую влагалищем листа. Образование влагалища особенно характерно для однодольных, в частности для злаков, а из двудольных — для зонтичных.

Влагалища защищают стебель и почки, способствуют длительному сохранению интеркалярной меристемы стебля в нижней части

междоузлия, выполняют опорную функцию. Зеленая окраска свидетельствует об их способности участвовать в фотосинтезе, однако нередко влагалища бывают прозрачными пленчатыми или бурыми кожистыми.

Часто основание листа дает парные боковые выросты — прилистники. Форма и размеры прилистников различны у разных растений. Они бывают свободными или приросшими к черешку, могут смещаться на внутреннюю сторону листа, и тогда их называют пазушными. Чаще всего прилистники разрастаются раньше пластинки и играют защитную роль, составляя главную часть почечных покровов. При этом они недолговечны и при разворачивании почек опадают (береза, дуб, липа) или подсыхают (земляника, клевер). Порой прилистники имеют зеленую окраску и функционируют наравне с пластинкой (или пластинками) листа как фотосинтезирующие органы, например у многих розоцветных и бобовых (рис. 109).

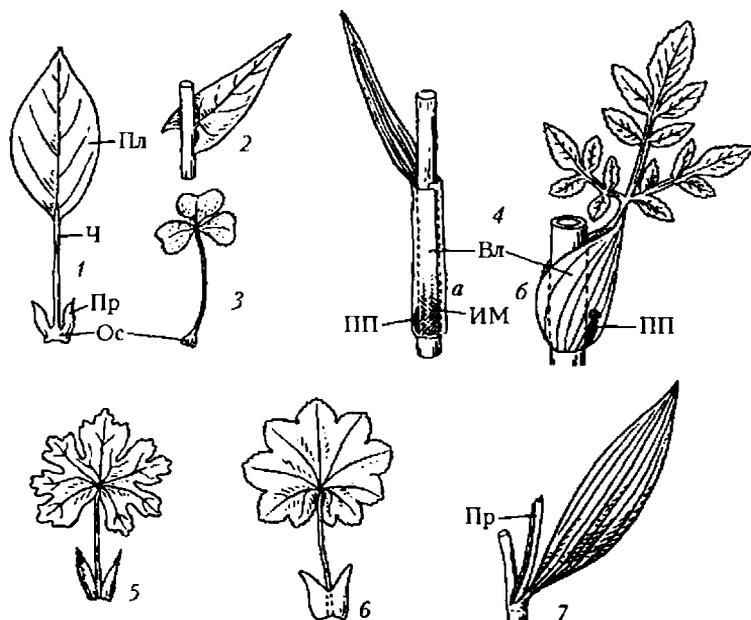


Рис. 109. Типы листа: 1 — черешковый; 2 — сидячий; 3 — с подушечкой в основании; 4 — с влагалищем (а — цилиндрическим, б — расширенным); 5 — со свободными прилистниками; 6 — со сросшимися прилистниками; 7 — с пазушными прилистниками; ПЛ — пластинка; Ос — основание; Вл — влагалище; Пр — прилистники; Ч — черешок; ПП — пазушная почка; ИМ — интеркалярная (вставочная) меристема

Иногда в основании листа формируется раструб, который можно рассматривать как результат слияния двух пазушных прилистников. Раструб очень характерен для всех видов семейства гречишных.

Если лист имеет одну пластинку, его именуют простым (рис. 110). Если на одном черешке с общим основанием располагаются два, три или несколько обособленных пластинок, иногда даже с собственными черешками, — это сложный лист (рис. 111). Отдельные пластинки называют листочками сложного листа, а их общую несущую ось — рахисом. В зависимости от расположения листочков на рахисе различают перисто- и пальчатосложные листья. Частный случай сложного листа — тройчатый с тремя пластинками (земляника, кислица, клевер).

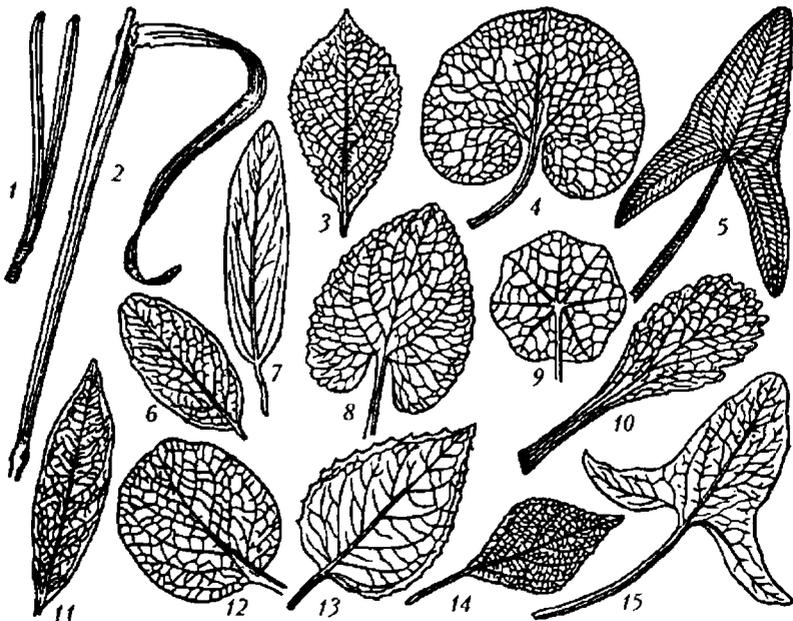


Рис. 110. Простые листья с цельной пластинкой: 1 — игольчатый; 2 — линейный; 3 — обратно-яйцевидный; 4 — почковидный; 5 — стреловидный; 6 — овальный; 7 — продолговатый; 8 — сердцевидно-яйцевидный; 9 — щитовидный; 10 — лопаточный; 11 — ланцетный; 12 — округлый; 13 — яйцевидный; 14 — ромбический; 15 — копьевидный

Процесс его формирования напоминает ветвление, которое может идти до второго — третьего порядка, и тогда образуются

листья дважды- и триждыперистосложные, многократно тройчатые и т.д. Если рахис перистосложного листа любого порядка заканчивается на верхушке непарным листочком, лист называется непарноперистосложным, при отсутствии листочка — парноперистосложным.

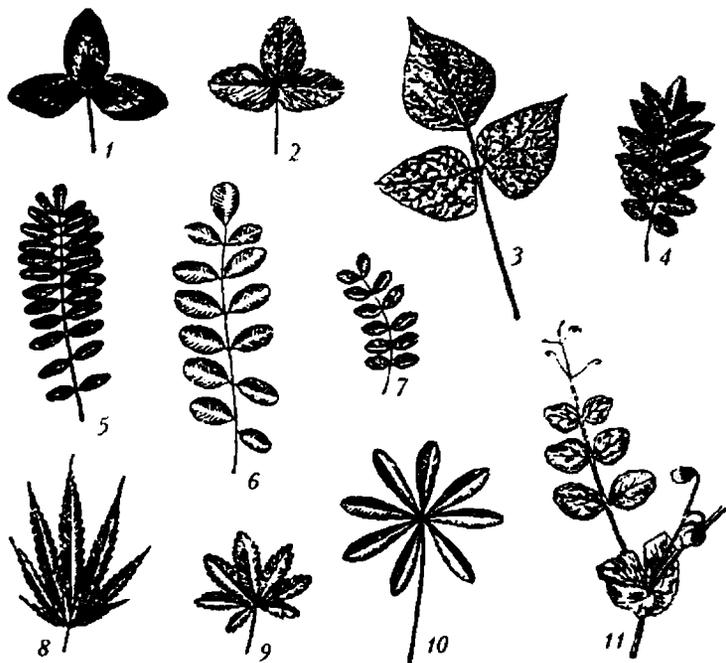


Рис. 111. Различные формы сложных листьев: тройчатый лист (1 — красного клевера; 2 — люцерны; 3 — сои); непарноперистый лист (4 — рябины; 5 — эспарцета; 6 — белой акации); 7 — парноперистый лист карагана, астрагала; пальчатосложный лист (8 — конопля; 9 — лапчатки; 10 — лютика); 11 — перистый лист гороха, чины с усиками и прилистниками

Морфология листа

Форма и размер листа. Форма пластинок простых листьев и листочков сложных листьев очень разнообразна. По ней можно различить разные роды и виды растений в природе. Пластинка листа или листочка может быть цельной или расчлененной более или менее глубокими выемками на лопасти, доли или сегменты, располагающиеся при этом перисто или пальчато. Получаются перисто- и пальчаторассеченные листья (рис. 112, 113).

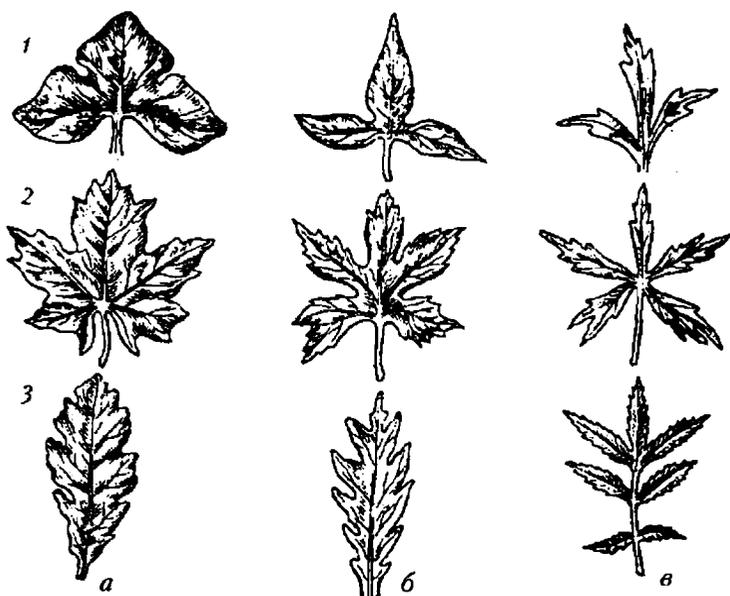


Рис. 112. Простые листья с расчлененной пластинкой: а – лопастные; б – раздельные; в – рассеченные: 1 – тройчато-; 2 – пальчато-; 3 – перисторасчлененные

Сложные листья (листочки на черешках с сочленениями)	Простые листья			Расчл. нелинейные
	Рассеченный (до основания)	Раздельный (глубже половины ширины полуластинки)	Лопастный (менее чем до половины ширины полуластинки)	
				Тройчато- (трех-)
				Пальчато-
				Перисто-

Рис. 113. Типы расчленения пластинки простого листа

Чаще встречаются однократно расчлененные листовые пластинки, но у представителей некоторых семейств двудольных (зонтичные, лютиковые и др.) известны дважды-, трижды- и многократно расчлененные.

При характеристике пластинки обращают внимание на ее форму, верхушку, основание и край. Обобщенная схема форм листовых пластинок приведена на рис. 114, из которого видны наиболее часто встречающиеся типы их оснований и верхушек, а также края (рис. 115).

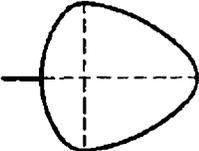
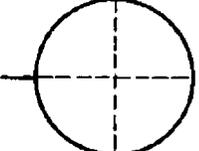
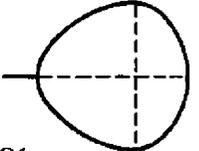
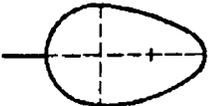
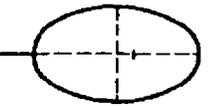
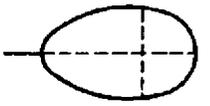
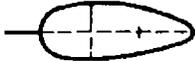
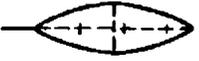
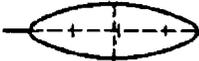
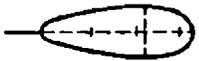
Длина листа	Наибольшая ширина находится		
	ближе к основанию листа	посередине листа	ближе к верхушке листа
равна ширине или превышает ее очень мало	 Широкояйцевидный	 Округлый	 Обратно-широкояйцевидный
превышает ширину в 1,5-2 раза	 Яйцевидный	 Эллиптический	 Обратнояйцевидный
превышает ширину в 3-4 раза	 Узкояйцевидный	 Ланцетный  Продолговатый	 Обратно-узкояйцевидный
превышает ширину более чем в 5 раз	 Линейный		

Рис. 114. Обобщенная схема форм листьев

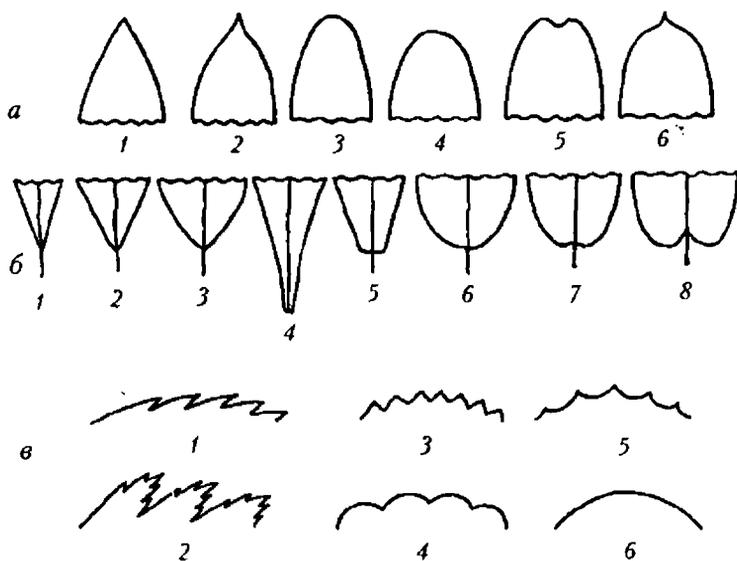


Рис. 115. Основные типы оснований, верхушек и края листа: *a* — верхушки (1 — острая; 2 — оттянутая; 3 — туповатая; 4 — округлая; 5 — выемчатая; 6 — с остроконечием); *б* — основания (1 — узкоклиновидное; 2 — клиновидное; 3 — ширококлиновидное; 4 — нисбегающее; 5 — усеченное; 6 — округлое; 7 — выемчатое; 8 — сердцевидное); *в* — край листа (1 — пильчатый; 2 — двоякопильчатый; 3 — зубчатый; 4 — городчатый; 5 — выемчатый; 6 — цельный)

Один из важнейших описательных признаков — характер жилкования (рис. 116). Жилками условно называют проводящие пучки листа, которые хорошо заметны с его нижней стороны. Наиболее примитивно дихотомическое жилкование, характерное для папоротников и некоторых голосеменных растений (гинкго). У однодольных жилки проходят через листовую пластинку, не сливаясь друг с другом или сливаясь отчасти только близ верхушки листа. Между собой они соединяются сетью более мелких поперечных жилок — анастомозов. В зависимости от особенностей прохождения продольных жилок в пластинку выделяют параллельное и дугонервное жилкование.

Основные типы жилкования у двудольных — перистое и пальчатое. У листьев с перистым жилкованием имеется одна главная жилка, которая проходит от основания пластинки к ее верхушке. От нее под тем или иным углом ответвляются боковые жилки первого порядка, от них — жилки второго порядка и т.д. При пальчатом жилковании от основания пластинки отходят несколько

дланевидно-расходящихся крупных жилок первого порядка, от которых, в свою очередь, — жилки второго и следующих порядков.

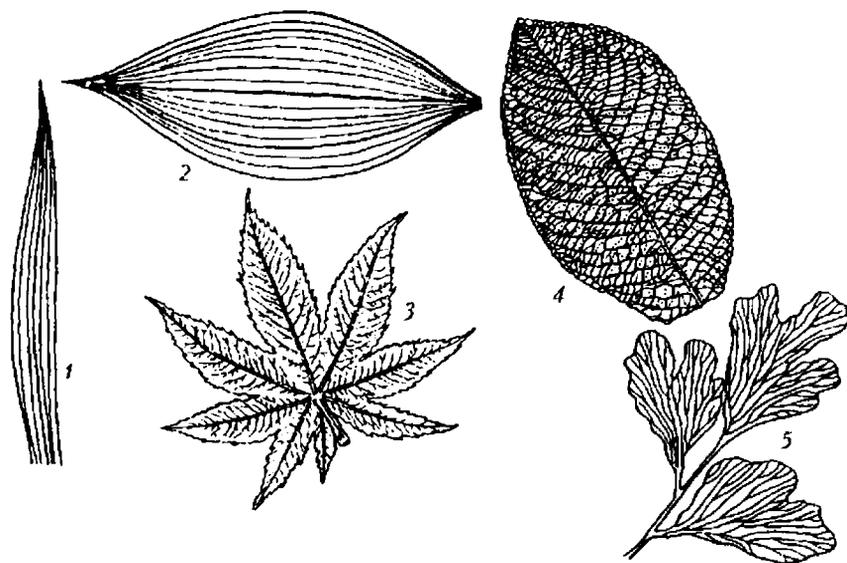


Рис. 116. Типы жилкования: 1 — параллельное; 2 — дуговерное; 3 — сетчатое с пальчатым расположением основных жилок; 4 — сетчатое с перистым расположением основных жилок; 5 — дихотомическое

Размеры листовых пластинок свидетельствуют об экологических особенностях растений. Обычно наиболее крупные листья имеют растения, живущие в благоприятных условиях среды, например во влажных тропических лесах (древовидные папоротники, пальмы, бананы). Очень велики также плавающие листья нескольких видов водных растений: кувшинок, лотосов (у известной амазонской кувшинки виктории их диаметр достигает 2 м). Во флоре умеренной зоны листья растений, выросших в условиях прямого и сильного освещения, обычно гораздо более мелкие и узкие по сравнению с родственными видами из более тенистых и влажных мест обитания.

Листья неодинаковы не только у разных растений, но и в пределах одного. Разнообразие их форм на одном и том же растении носит название гетерофилии или разнолистности. Эти различия могут быть вызваны возрастными изменениями или влиянием

внешних условий. Экологически обусловленная гетерофилия имеет у так называемых филлодийных акаций, обитающих в Австралии. В условиях достаточной влажности (например, в оранжерее) у них формируются дваждыперистосложные листья с нежными листочками, такие же листья образует проросток сразу после семян. Но в резко засушливом климате у последующих листьев постепенно редуцируется пластинка, а черешок уплощается и принимает на себя функцию фотосинтеза. Этот листовидный черешок с ксероформной структурой и называют филлодием (рис. 117).

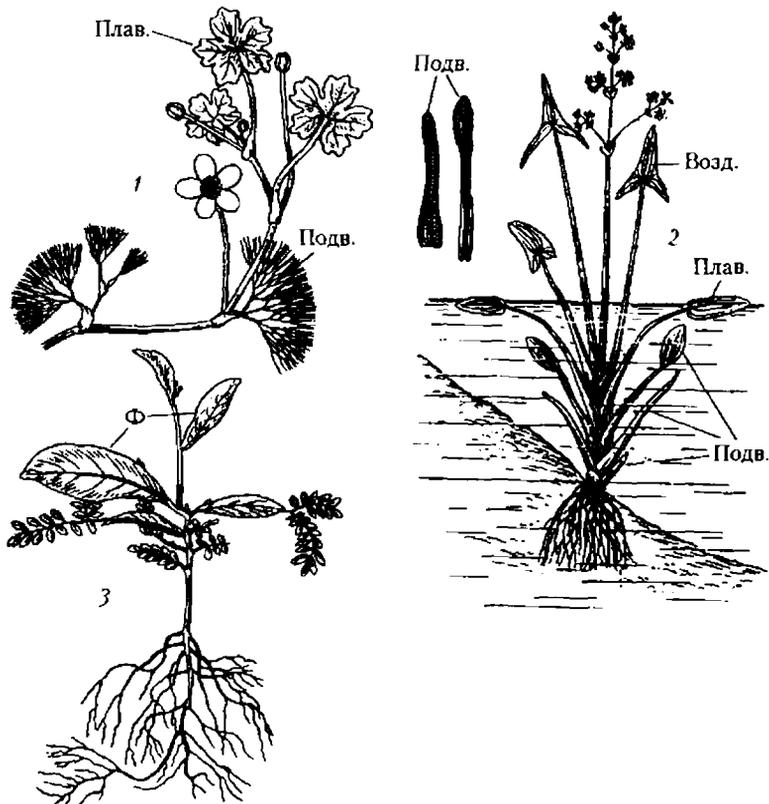


Рис. 117. Гетерофилия: 1 — водяной лютик; 2 — стрелолист; 3 — гетерофилия и филлодии у акации (*Acacia melanoxyloides*); Подв. — подводные; Плав. — плавающие; Возд. — воздушные; Ф — филлодии

Анатомия листа

Лист — это боковой (плагитропный) орган оси побега, возникающий в виде листового бугорка близ точки роста стебля. Количество и место образования бугорков соответствуют характеру формирования, форме будущего листа и листорасположению. Время роста листа ограничено. Сначала в массе меристематических клеток растущего примордия (листового бугорка) образуется центральная осевая зона, а затем пластинка (этот процесс идет за счет деления верхушечных и базальных меристематических клеток). С момента полного формирования листовой пластинки и внутренней дифференциации специализированных тканей верхушечный рост листа прекращается. Возможно лишь удлинение черешка за счет интеркалярной меристемы. Из туники создается покровная ткань — эпидерма. Клетки гистогенного слоя корпуса превращаются в мезофилл листа, в проводящие, механические и другие элементы тканей. Вся структура листа приспособлена для выполнения основных функций.

Лист — это орган фотосинтеза, газообмена и транспирации. Хотя в фотосинтезе частично участвует и стебель травянистых растений (хлоропласты в небольшом количестве размещаются в паренхимных клетках субэпидермального слоя или в клетках колленхимы), но основная масса ассимиляторов (продуктов фотосинтеза) производится зеленым листом, где в клетках мезофилла сконцентрированы хлоропласты. Структура мезофилла зависит от формы листовой пластинки, от экологических условий, от расположения листа на стебле и других морфологических и эколого-географических факторов. Типичная широкая листовая пластинка имеет дифференцированный мезофилл: он отчетливо делится на столбчатый (палисадный) и губчатый. Столбчатый ориентирован к верхней (адаксиальной) стороне листа и состоит из одного — трех рядов тесно прижатых друг к другу клеток призматической или слегка удлиненной формы. В этих клетках в изобилии находятся хлоропласты. Несколько меньше их в паренхимных клетках губчатого мезофилла, которые ориентированы к нижней (абаксиальной) стороне листа, расположены рыхло. Для них характерно наличие межклетников и воздушных полостей. Проводящая ткань представлена закрытым коллатеральным пучком. Ксилема состоит из кольчатых и спиральных утолщенных сосудов и трахей и

ориентирована к верхней поверхности листовой пластинки. С нижней стороны, располагаясь полукругом, ее окружает флоэма. Пучок окружен или колленхимной, или склеренхимной обкладкой. Из механических тканей среди клеток мезофилла иногда встречаются ветвистые склереиды (астросклереиды). На поперечном срезе листа, кроме проводящего пучка центральной жилки, можно видеть пучки дополнительных жилок. Их количество зависит от типа жилкования, формы и размера листовой пластинки. При анализе парадермальных препаратов можно отчетливо наблюдать, как пучки при приближении к краю пластинки становятся меньше и тоньше. Сначала исчезают элементы механической ткани. Постепенно становится меньше флоэмных элементов, они представлены неразделившимися материнскими (ситовидными) клетками. Ближе к краю и они отсутствуют. Уменьшается и количество ксилемных элементов. К краю листовой пластинки остаются лишь единичные трахеиды, снабжающие водой окружающие клетки, обеспечивая их тургорное состояние и жизнеспособность.

Большую роль в обеспечении газообмена и транспирации играет покровная ткань листа — эпидерма со всеми характерными для нее образованиями, самым важным из которых является устьичный аппарат. В зависимости от того, где устьица расположены, различают три типа листа. Амфистоматный тип характеризуется тем, что устьица располагаются и на верхней, и на нижней стороне листа. При эпистоматном типе они размещаются на верхней стороне листа. Если же их можно встретить только на нижней стороне листа, что чаще всего и бывает, это гипостоматный тип. Наличие кутикулы, воскового налета на эпидерме, различного типа волосков способствует сохранению влаги, тургорного состояния эпидермы и клеток мезофилла, предохраняет лист от перегрева и переохлаждения.

Описанное классическое строение листа является дорсовентральным (бифациальным, двусторонним). В нем хорошо можно различить и верхнюю, и нижнюю сторону (рис. 118—122).

Если мезофилл листа не дифференцирован на столбчатую и губчатую паренхиму, такой лист носит название изолатерального (унифациального) с гомогенной, т.е. однородной структурой мезофилла (у большинства злаковых и других однодольных растений). Такая структура листа возникает в связи с равномерным освещением его со всех сторон (вертикально растущие листья лилий, тюльпанов, луков и др.).

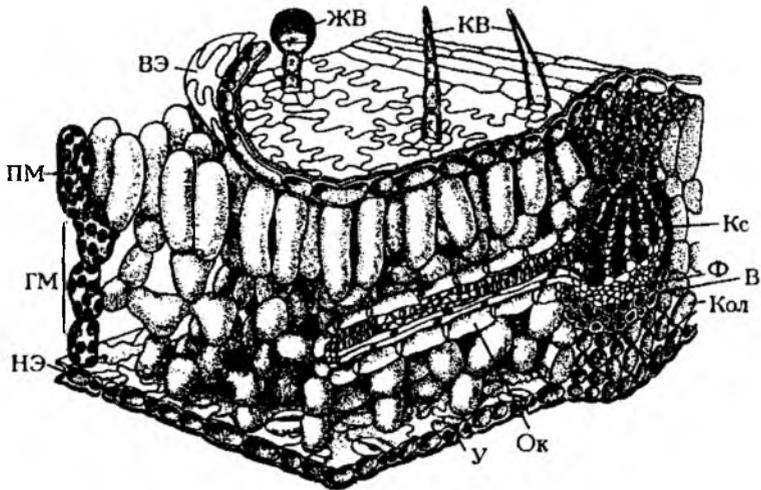


Рис. 118. Полусхематическое объемное изображение части листовой пластинки: В — волокна (склеренхима); ВЭ — верхняя эпидерма; НЭ — нижняя эпидерма; У — устьице; Ф — флоэма; Кс — ксилема; Кол — колленхима; ГМ — губчатый мезофилл; ПМ — палисадный мезофилл; ЖВ — железистый волосок; КВ — крючкий (простой) волосок; Ок — обкладка

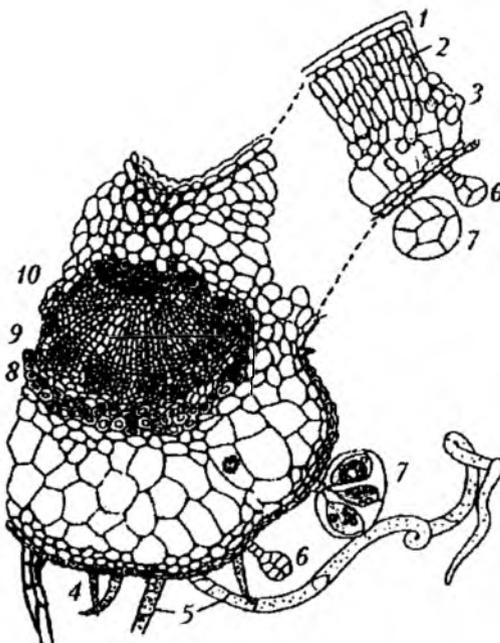
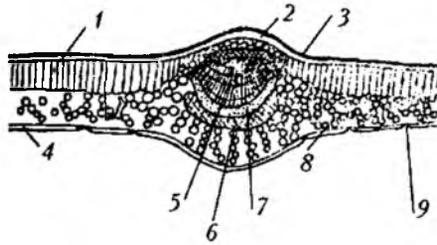


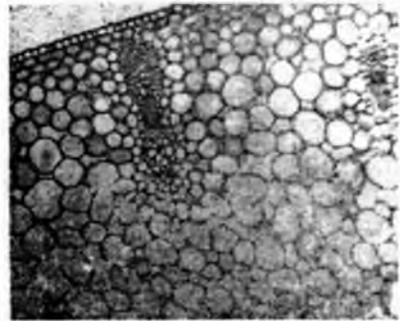
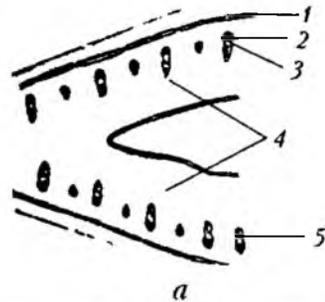
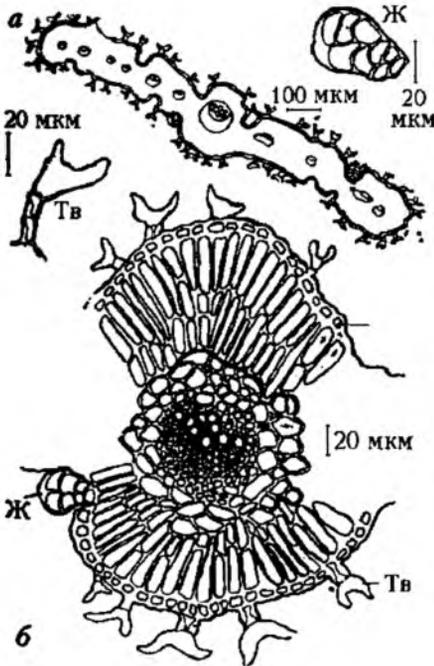
Рис. 119. Фрагмент поперечного среза листа багульника болотного (в области центральной жилки): 1 — эпидерма; 2 — палисадный мезофилл; 3 — губчатый мезофилл; 4 — одноклеточные бородавчатые волоски; 5 — многоклеточные волоски; 6 — железистый волосок; 7 — эфирно-масличная железа; 8 — склеренхима; 9 — флоэма; 10 — ксилема



a

б

Рис. 120. Схема (*a*) и фрагмент (*б*) поперечного среза листа камелии: 1 – столбчатая паренхима; 2 – эпидерма; 3 – кутикула; 4 – нижняя эпидерма; 5 – ксилема; 6 – склеренхима; 7 – флоэма; 8 – губчатая паренхима; 9 – устьице



a

б

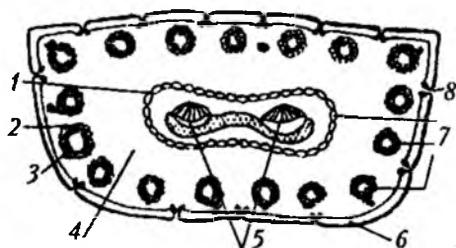
Рис. 121. Схема (*a*) и фрагмент (*б*) поперечного среза листа полыни рутолистной: Ж – железка; Тв – Т-образный волосок

Рис. 122. Схема (*a*) и фрагмент (*б*) поперечного среза листа ириса: 1 – эпидерма; 2 – склеренхима; 3 – флоэма закрытого коллатерального пучка; 4 – однородный мезофил; 5 – ксилема

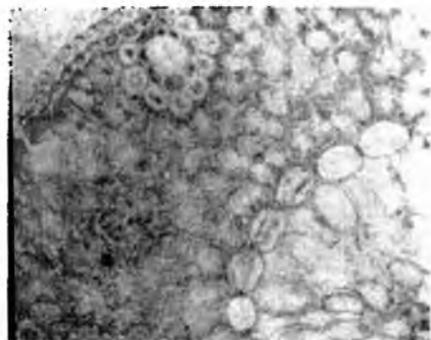
У эвкалипта же лист имеет эквафациальную структуру. Мезофилл дифференцирован, но, в отличие от бифациальных листьев, столбчатый мезофилл расположен с двух сторон, а губчатый — между палисадной паренхимой, занимая центральную часть листовой пластинки. Лист эвкалипта к солнцу поворачивается ребром листовой пластинки, поэтому в эвкалиптовой роще путник не найдет тени, не спасется от палящих лучей солнца.

Для большинства хвойных структура листьев ближе всего к изолатеральной. Под влиянием экологических и биологических факторов (листья многих хвойных зимуют) в их морфологии и микроскопической структуре возникли специфические микроскопические особенности. Эпидерма состоит из мелких клеток с очень толстыми одревесневшими оболочками. На эпидерме имеется мощный слой кутикулы, особенно по ребрам хвоинок. Устьица распределены по всей поверхности хвоинки. Расположены они в углублениях и погружены в складчатый мезофилл, именуемый так из-за наличия многочисленных выростов клеточных оболочек, вдающихся внутрь клеток.

По краю мезофилла (под эпидермой) располагаются смоляные ходы (рис. 123). В середине листа находится центральный цилиндр, окруженный слоем эндодермы, радиальные стенки клеток которой неравномерно утолщены поясками Каспари. В центре расположен тяж склеренхимы, а по его бокам — два коллатеральных закрытых пучка.



а



б

Рис. 123. Схема (а) и фрагмент (б) поперечного среза хвои сосны: 1 — эндодерма; 2 — лубяные волокна; 3 — секреторные клетки; 4 — складчатый мезофилл листа; 5 — проводящие пучки; 6 — эпидерма; 7 — смоляной ход; 8 — устьице

Место обитания и экологические факторы накладывают специфический отпечаток и на структуру листьев других растений. Так, ксерофиты приспособлены к экономному расходованию воды. У всех видов ксерофитных растений листья имеют эпидерму с толстостенными клетками, покрытую толстым слоем кутикулы, или обильно опушены. Проводящие пучки мелкие. Если растение обитает в сухих каменистых степях, ткани листа подвергаются сильной склерификации, что особенно характерно для злаковых. Устьица у них располагаются внутри свернувшегося в трубочку листа. Такое расположение устьиц, а также обильное опушение уменьшают испарение воды, а наличие механической ткани способствует сохранению формы и положения листа при дефиците влаги.

У водных растений мезофилл не дифференцирован. Он представлен аэренхимой. Эпидерма состоит из тонкостенных клеток. Устьица отсутствуют, кутикула и волоски тоже. Эпидерма выполняет ассимиляционную (в клетках есть хлоропласты) и всасывающую функции. Проводящие элементы по сравнению с наземными растениями развиты очень слабо.

Структура листа растений, живущих под пологом леса, приспособлена к усилению транспирации, так как транспирация у них затруднена из-за большой влажности почвы и воздуха и его неподвижности в чаще леса. Клетки эпидермы и мезофилла тонкостенные. Мощно развита система воздухоносных межклетников. Устьица нередко возвышаются над поверхностью эпидермы. Так как освещенность поверхности листа слабая, то вся его структура приспособлена к возможно полному использованию слабого света: хлоропласты богаты хлорофиллом, темно-зеленого цвета, ассимиляционная ткань имеет небольшую толщину, палисадная -- состоит из почти квадратных клеток или совсем не дифференцирована. Устьица сосредоточены на нижней стороне листа. Пучки маленькие, механическая ткань слабо развита.

Теневые растения, как правило, имеют листья с широкой листовой пластинкой, что также обеспечивает более полное улавливание рассеянного света.

Кроме того, у затененных растений улавливанию света способствует наличие хлоропластов в клетках эпидермы (папоротник), что нехарактерно для растений, живущих на хорошо освещенной местности.

В жизни бытует суждение о делении древесных и кустарниковых растений на растения с опадающей листвой и вечнозеленые. Но оказывается, что «вечнозеленость» — это относительное понятие. У вечнозеленых растений, действительно, листья более долговечны, чем у листопадных, но периодически опадают, сменяясь новыми. Так, у сосны они живут от трех до пяти лет, а у пихты — даже десять.

Листопадные растения отличаются ежегодным листопадом в осенне-зимний период. Он более свойствен растениям умеренных климатических зон, но и в тропиках это вполне закономерное явление на тех территориях, где есть четкое чередование дождливого и засушливого сезонов.

Сбрасывание листьев имеет двойное значение. Во-первых, уменьшается испаряющая поверхность. Находясь в покое, растение сохраняет свою жизнеспособность. У хвойных уменьшение испаряющей поверхности достигается благодаря укупорке погруженных устьиц смолой и бальзамами. Во-вторых, достигается большой оздоровительный эффект. К осени листья стареют, хлорофилл разрушается, в клетках накапливаются продукты метаболизма (соли щавелевой и других кислот в виде различной формы кристаллов). Эти балластные вещества вместе с листвой сбрасываются. Учитывая, что опавшие листья уносят с собой нередко значительное количество пластических и биологически активных веществ, некоторые из них возможно использовать в качестве лекарственного сырья. Так, уже доказано экспериментально, что для производства препарата «Эскузан» рационально использовать не только семена каштана (традиционный вид сырья), но и опавшие листья.

Отделение листа от ветви подготавливается образованием разделительного слоя у основания черешка, т.е. места прикрепления листа к стеблю. Из одревесневших элементов здесь имеются лишь клеточные элементы пучка. Разделительный слой клеток заметен (при тщательном анализе продольных срезов) уже при формировании листовой пластинки и черешка. Он отличается мелкими тонкостенными клетками, богатыми цитоплазмой и крахмалом. Они способны делиться, увеличивая число рядов клеток разьединительной пластинки. Иногда разделительный слой возникает за несколько дней или недель до начала листопада. Сосуды проводящих пучков в месте отделения листа закупориваются тиллами, иногда камедями, слизями. Срединные пластинки и клеточные оболочки клеток раз

делительного слоя видоизменяются. Иногда они ослизняются, превращаются в пектин, иногда опробковывают. В том и другом случае они округляются и разъединяются. Теперь вполне достаточно небольшого механического воздействия, чтобы перервались проводящие элементы пучков. При порывах осенних ветров и дождей и происходит массовое опадание листвы. Рана легко и быстро зарубцовывается чаще всего путем опробковения и одревеснения оболочек клеток на раневой поверхности и образования слоя перидермы из возникшего ниже разъединительного слоя феллогена.

* * *

Заканчивая анализ структуры вегетативных органов растений, отметим, что именно вегетативные органы определяют основные группы лекарственного растительного сырья (травы, листья, побеги, коры, корни, корневища). В свою очередь, они являются основным объектом товароведческого анализа в фармакогнозии, т.е. по морфологическим признакам конкретного сырья устанавливается его подлинность и доброкачественность. Не менее важную роль играют сведения по указанному разделу ботаники на этапе заготовки лекарственного сырья, его сушки и хранения, так как знание морфологических особенностей каждого вида растений обеспечивает правильный их сбор, а умение отличать морфологические и анатомические признаки, с учетом содержащихся биологически активных веществ, позволяет подобрать температурный режим сушки и условия хранения. Кроме того, указанные знания дают возможность точно с использованием современной терминологии описывать лекарственное растительное сырье.

Глава 4. Морфология генеративных органов

Происхождение цветка покрытосеменных растений, как полагают многие ученые, связано со стробилом голосеменных. Однако он, как правило, обоеполый и в несравненно большей степени специализирован благодаря далеко зашедшим эволюционным процессам. Последние привели к тому, что природа органов цветка с трудом распознается и нередко вызывает различные толкования.

Цветки возникают из апикальных и пазушных меристем побегов и представляют собой специализированные репродуктивные органы, функционирующие и как спороносные, и как половые. В цветке протекают и спорогенез, и гаметогенез, и половой процесс.

Происхождение и эволюция цветка

Огромное разнообразие цветков покрытосеменных и их резкое отличие от соответствующих органов голосеменных обуславливают значительные трудности в объяснении их происхождения. В то же время, поскольку цветок — характернейший орган покрытосеменных, проблема его возникновения, по сути дела, есть проблема генезиса цветковых растений.

Первой гипотезой происхождения цветка покрытосеменных была гипотеза псевданция, или псевдантовая, предложенная известным австрийским систематиком Р. Веттштейном в начале XX столетия. Согласно ей, цветок представляет собой видоизмененное соцветие (лат. *pseudantium* — ложный цветок), состоящее из мелких разнополых цветков, претерпевших в процессе эволюции ряд преобразований. Наиболее примитивные покрытосеменные, с точки зрения Р. Веттштейна, имеют просто устроенные цветки с простым околоцветником или вовсе без околоцветника, часто раздельнополые. В настоящее время эта гипотеза имеет лишь историческое значение.

Наиболее широкое распространение получила стробилилярная, или эвантовая (лат. *evantium* — настоящий цветок), гипотеза, которую также в начале XX в. выдвинули американские ботаники А. Арбер и Дж. Паркин. По их мнению, цветок — это метаморфизированный укороченный спороносный побег, произошедший из обоеполого стробила вымерших мезозойских голосеменных. В процессе эволюции микроспорофиллы превратились в тычинки, а мегаспорофиллы, смыкаясь краями и срастаясь, — в замкнутые плодолистки с расположенными внутри семязачатками.

Обе эти гипотезы фолиарные, так как исходят из представлений, что цветки образовались из листостебельных побегов. Подобные взгляды высказаны И. В. Гете еще в конце XVIII в. Фолиарным гипотезам противопоставляются различные теломные гипотезы. Согласно им, все части цветка могут быть выведены из теломов — цилиндрических структур, свойственных вымершим девонским риниофитам. По мнению А. Л. Тахтаджяна, которое разделяет большинство современных ученых-ботаников, цветком, наиболее близким по общему строению к примитивному, среди ныне живущих растений обладают магнолиевые. Он состоит из многочисленных плодолистиков, тычинок и листочков околоцветника, причем все эти структуры не срастаются между собой и располагаются спирально на вытянутом коническом цветоложе.

Сравнивая такие цветки с более специализированными, можно проследить четыре главных направления эволюции цветка:

- от большого и нефиксированного числа частей к малому и четко определенному;
- от спирального к циклическому расположению частей цветка (число кругов сокращается от четырех до трех, двух, а иногда и до одного у более продвинутых групп; части цветка срастаются);
- от верхней завязи к нижней;
- от радиальной симметрии, или актиноморфности, к билатеральной, или зигоморфности.

Морфология цветка

Цветок имеет ось (или цветоложе), которая несет листочки околоцветника, тычинки и пестики; последние образуются из одного или нескольких плодолистиков (карпелл). Основные части

пестика — замкнутая завязь, внутри которой находятся семязачатки, и рыльце, воспринимающее пыльцу. Принципиальное отличие цветка от стробила голосеменных как раз и состоит в том, что семязачатки заключены внутри завязи, и пыльца попадает при опылении на рыльце, а не непосредственно на семязачаток (рис. 124). После опыления и оплодотворения цветки превращаются в плоды, а семязачатки — в семена. Плод не может возникнуть независимо от цветка, а всегда образуется из него

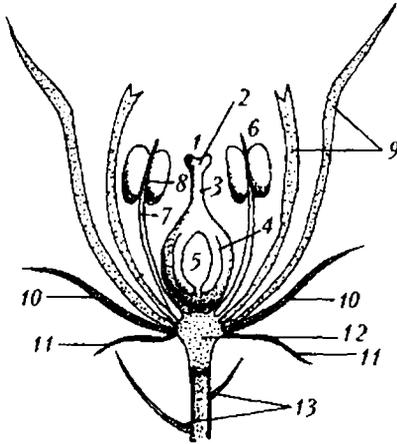


Рис. 124. Схема строения цветка: 1 — пестик; 2 — рыльце; 3 — столбик; 4 — завязь; 5 — семяпочка (семязачаток); 6 — тычинка; 7 — тычиночная нить; 8 — пыльники; 9 — лепестки венчика; 10 — чашечка; 11 — подчашие; 12 — цветоложе; 13 — прицветники

(рис. 125). Цветоложе чаще бывает плоское, реже выпуклое (лютик, малина, магнолия) или несколько вогнутое.

Цветок бывает верхушечным или выходит из пазухи кроющего листа (прицветника), большей частью отличающегося по форме от вегетативных листьев. Междоузлие под цветком называют цветоножкой. Цветки, не имеющие цветоножки, являются сидячими.

Плоскость, проходящую через ось соцветия, середину цветка и кроющий лист, называют медианной, а проходящую через середи-

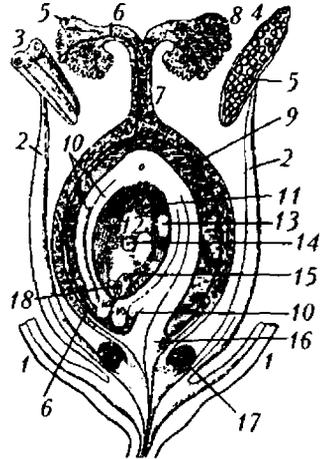


Рис. 125. Схема пестика покрытосеменного растения в момент оплодотворения: 1 — околоцветник; 2 — тычиночная нить; 3, 4 — пыльники в поперечном (3) и продольном (4) разрезе; 5 — пыльцевое зерно; 6 — пыльцевая трубка; 7 — столбик пестика; 8 — рыльце пестика; 9 — завязь пестика; 10 — наружный и внутренний интегументы; 11 — антиподы; 12 — зародышевый мешок; 13 — нуцеллус; 14 — вторичное ядро; 15 — яйцеклетка; 16 — плацента; 17 — нектарники; 18 — синергиды

ну цветка перпендикулярно предыдущей — поперечной. Это основные плоскости симметрии в цветке. Если другие плоскости симметрии провести невозможно, говорят о билатеральном строении цветка, характерном, главным образом, для крестццветных. Кроме билатерально-симметричных, встречаются цветки правильные, или актиноморфные, через которые можно провести более двух вертикальных плоскостей симметрии, зигоморфные, или неправильные, имеющие только одну плоскость симметрии, и асимметричные, у которых нет ни одной плоскости симметрии. Симметрия цветка определяется, в основном, венчиком.

Цветок, содержащий тычинки и пестики, называют обоеполым. Он отличается от голосеменных, у которых обоеполые стробилы представляют большую редкость. Однако у сравнительно немногих покрытосеменных цветки содержат или только тычинки, или только пестик (пестики). Соответственно различают цветки мужские, или тычинковые (обозначаемые значком ♂), и женские, или пестичные (♀). Обоеполые цветки обозначают ♂♀.

Растения с раздельнополыми цветками на одном и том же экземпляре именуют однодомными (кукуруза, осока, береза, дуб). Растения, обладающие тычиночными и пестичными цветками, но на разных экземплярах, называют двудомными (крапива двудомная, тополь, ива). У однодомных чаще мужские и женские цветки собраны в различные соцветия, реже соцветия бывают смешанными (некоторые виды осок, настоящий каштан). У многих растений (клены, гречишные и др.) наряду с обоеполыми цветками встречаются и раздельнополые, распределение их различно и образует те или иные комбинации. Они известны под названием многодомных или многобрачных (полигамных).

Иногда наблюдается полная редукция половых функций и возникают стерильные цветки, назначение которых — привлечение насекомых. Как правило, такие цветки располагаются по периферии специализированных соцветий, в центре которых помещаются обоеполые цветки (василек, калина).

У большинства растений части цветка образуют хорошо заметные мутовки, или круги (циклы). Наиболее распространены 5- или 4-круговые, иначе пентациклические и тетрациклические, цветки. Количество частей в каждом круге может быть различным. У однодольных наиболее часто встречаются трехчленные, у двудольных — пятичленные, реже дву- или четырехчленные цветки.

Среди так называемых многоплодниковых (магнолиевые, лютиковые) распространено, главным образом, спиральное расположение частей. В этом случае листочки околоцветника, тычинки и плодолистики встречаются в неопределенном, часто в большом, числе. В связи с этим различают спиральные (ациклические) и циклические, а также гемициклические цветки. В последних околоцветник имеет циклическое, а тычинки и пестик — спиральное расположение (лютик), или чашечка — спиральное, а остальные части цветка — циклическое (шиповник). В циклических цветках большей частью отчетливо видно, что члены какого-либо круга чередуются с членами соседних кругов, а не противостоят им. Отсюда выводят правило чередования кругов. Если тычинки расположены в два круга, то наружный бывает обычно противочашечным, а члены внутреннего противостоят лепесткам. Однако при редукции одного из кругов сохраняется либо наружный, либо внутренний круг, и, таким образом, правило как бы нарушается. Следует также иметь в виду, что благодаря тем или иным процессам, происходившим в ходе эволюции различных групп цветковых, в кругах может быть различное число членов.

Для краткого условного выражения строения цветков применяют формулы. При их составлении учитывают симметрию цветка, число кругов в нем, а также число членов в каждом круге, срастание частей цветка и положение пестиков (верхняя или нижняя завязь).

Используют следующие обозначения: \odot — спиральный цветок; * — актиноморфный, или правильный, \times — двусторонне-симметричный; \uparrow или \downarrow — зигоморфный, или неправильный; \curvearrowright — асимметричный; P — простой околоцветник; $Ca(K)$ — чашечка; $Co(C)$ — венчик; A — тычинки (андроцей); G — пестики (гинецей). Если какие-либо органы расположены в несколько кругов, используют знак «+», например $A_{10+10+5}$; срастание частей показывают круглыми скобками, например $C_{(5)}$. Знак умножения « \times » обозначает расщепление органов. Большое и неопределенное число обозначают знаком ∞ . Положение завязи показывают чертой: $G_{\bar{(5)}}$ — нижняя завязь, $G_{(5)}$ — верхняя завязь, $G_{(5)}$ — полунижняя завязь.

Примеры формул:

— лилия: * $P_{(3+3)} A_{(3+3)} G_{(3)}$;

— лютик: * $Ca_5 Co_3 A_{\infty} G_{\infty}$;

- пастушья сумка: $K_{2+2} C_4 A_{2+4} G_{(2)}$;
- шиповник: $* \odot K_5 C_5 A_{10+10+10+10+10+10+10+10} G_{(2)}$;
- одуванчик: $\downarrow C_{(5)} A_{(5)} G_{(2)}$;
- яснотка белая: $\uparrow K_{(5)} C_{(5)} A_4 G_{(2)}$;
- береза: $P_{2 \times 2} G_{(2)}$;
- осока волосистая: $A_3 G_{(3)}$.

Диаграмма цветка представляет собой схематическую проекцию его на плоскость, перпендикулярную его оси и проходящую также через кроющий лист и ось соцветия или побега, на котором сидит цветок. Ориентируется диаграмма так, что медианная плоскость проходит вертикально. Чашелистики изображаются горизонтальной фигурной скобкой (\frown); лепестки — круглой скобкой (\smile); для тычинок дается поперечный разрез через пыльник (\cap); при большом числе тычинок возможно упрощенное изображение в виде овала (\circ); для гинецея — поперечный разрез завязи (или завязей) с семязачатками (\circ). Диаграмма отражает также срастание органов и некоторые дополнительные детали цветка: нектарники, диски и пр. Необходимо отметить, что на ней не видно общего количества семязачатков в завязи, положения завязи (верхнее или нижнее), типа семязачатка, а также формы оси цветка (цветоложа).

В целом, однако, диаграммы дают гораздо более полное представление о цветке, чем формула, кратко и условно выражающая его строение. Составляются они по поперечным разрезам бутонов, так как при распускании цветка некоторые части могут опадать (например, чашелистики у маковых, околоцветник у винограда).

Околоцветник бывает простой и двойной. Двойной дифференцирован на чашечку и венчик.

Чашечка образует наружный круг околоцветника. Ее листочки, или чашелистики, имеют обычно сравнительно небольшие размеры и зеленую окраску. Различают отдельно- и сростнолистную чашечки. В сростнолистной чашечке можно выделить трубку и зубцы (или лопасти, доли), число которых показывает число чашелистиков, пошедших на ее образование. По форме трубки различают трубчатую и колокольчатую чашечки. Подобно венчику, чашечка бывает актиноморфной и зигоморфной. Она обычно выполняет функцию защиты внутренних частей цветка до раскрытия бутона и, как правило, сохраняется во время цветения. В некоторых случаях чашечка опадает при распускании цветка, что особенно характерно для семейства маковых. У растений других

семейств, например губоцветных, она остается и после цветения и служитместилищем для плодов.

Иногда чашечка бывает более или менее видоизменена морфологически и функционально. Она может быть ярко окрашена подобно венчику (например, у видов *Physalis*, *Acantholimon*). В некоторых случаях она подвергается редукции, как у представителей семейства зонтичных, что связано с формированием таких соцветий, где обычная ее функция оказывается лишней. У сложноцветных орган, способствующий распространению плодов ветром, — хохолок (*parpus*) — по происхождению связан с чашечкой.

Чашелистики произошли из верховых листьев, что доказывается их связью с последними, а также морфологическим и анатомическим строением: спираль чашечки в верхушечных примитивных цветках есть продолжение спирали вегетативных листьев (пион, шиповник). В отличие от лепестков и тычинок чашелистики обладают тем же числом проводящих пучков, что и черешки вегетативных листьев данного растения. Например, у лютиковых чашелистики имеют, подобно листьям, три листовых следа, тогда как лепестки и тычинки — по одному.

Венчик образует внутреннюю часть двойного околоцветника и, как правило, отличается от чашечки яркой окраской и более крупными размерами. Обычно именно венчик создает облик цветка. Их размеры соответствуют друг другу. По разнообразию размеров, формы и окраски венчик далеко превосходит все остальные части цветка. Различают раздельно- и сростнолепестный венчики. Раздельнолепестный состоит из отдельных лепестков. В более развитых семействах раздельнолепестных (гвоздичных, крестоцветных) лепесток дифференцирован на узкую нижнюю часть — ноготок и расширенную верхнюю — пластинку, которые расположены под прямым углом друг к другу.

В сростнолепестных венчиках различают трубку и перпендикулярно расположенный по отношению к ней отгиб. Последний обычно дифференцирован на сросшуюся часть и зубцы, или лопасти. Место перехода трубки в отгиб обозначают как зев. Иногда отгиб не выражен, и венчик состоит из трубки и зубцов (колокольчики). По количеству зубцов венчика обычно можно судить о числе лепестков, принявших участие в его образовании.

В зеве нередко возникают различные чешуйки, валики и т.п., что особенно характерно для семейства бурачниковых. Их роль

сводится, вероятно, к тому, чтобы мешать проникновению нежелательных насекомых или воды в основание трубки. Там же, в зеве, нередко бывают привенчики или коронки, усиливающие, очевидно, привлекательность венчика для опылителей. Привенчики в виде зубцов характерны для многих гвоздичных. Коронки особенно известны у некоторых нарциссов.

Лепестки могут быть зубчатыми, выемчатыми, расщепленными и т. д. Длина трубки венчика различна, что отражает особенности механизма опыления. Увеличение ее связано с опылением бабочками. Так, табак, тропические виды дурманов из семейства пасленовых опыляются бражниками с хоботком длиной 20–25 см.

Симметрия цветка связана в основном именно с венчиком. Актиноморфные венчики встречаются чаще у сравнительно примитивных семейств, таких, как лютиковые, розовые, гвоздичные, лилейные, но они характерны и для таких развитых семейств, как зонтичные, мареновые, колокольчиковые, отчасти даже для сложноцветных трубчатых цветков. Различают несколько форм сростнолепестных актинорморфных венчиков (рис. 126):

– колесовидный, у которого трубка короткая или почти совершенно отсутствует, а отгиб перпендикулярен ей и развернут почти в одну плоскость (вербейник, незабудка);

– воронковидный, имеющий длинную воронковидную трубку и сравнительно небольшой отгиб (табак, дурман);

– блюдцевидный, очень близкий к трубчатому, но имеющий широкий отгиб (сирень);

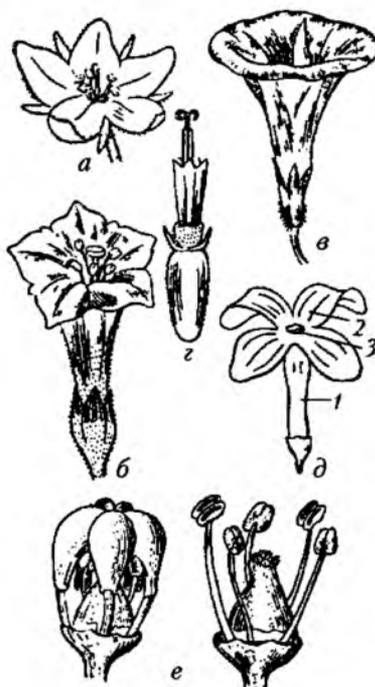


Рис. 126. Формы сростнолепестных актинорморфных венчиков: а – колесовидный (вербейник – *Lysimachia*); б – воронковидный (табак – *Nicotiana tabacum*); в – колокольчатый (вьюнок – *Convolvulus arvensis*); г – трубковидный (подсолнечник – *Helianthus annuus*); д – блюдцевидный (сирень – *Syringa*): 1 – трубка, 2 – отгиб, 3 – зев; е – колпачковый с колпачком и без (виноград – *Vitis vinifera*)

– колокольчатый, трубка которого сферическая, чашеобразная, постепенно переходящая в малозаметный отгиб (ландыш, колокольчик);

– трубковидный (трубчатый) с цилиндрической трубкой и прямостоячим, более или менее коротким отгибом (подсолнечник и другие сложноцветные);

– колпачковый, у которого лепестки срастаются верхушками (виноград).

У многих развитых семейств существуют зигоморфные венчики. Последние возникли в процессе эволюции в связи с приспособлением к избирательному насекомопопылению. Уже в семействе лютиковых можно видеть зигоморфные венчикообразные околоцветники у аконита и живокости. Раздельнолепестный зигоморфный пятичленный венчик встречается у большинства мотыльковых. Он состоит из верхнего лепестка (флага), двух боковых (весел, или крыльев) и двух нижних, отчасти срастающихся между собой, образующих лодочку. Подобные же имеются и у фиалок. Среди зигоморфных сростнолепестных венчиков наиболее часто встречаются (рис. 127):

– двугубый, отгиб которого состоит из двух неравноценных частей: верхней губы и нижней (губоцветные и многие норичниковые);

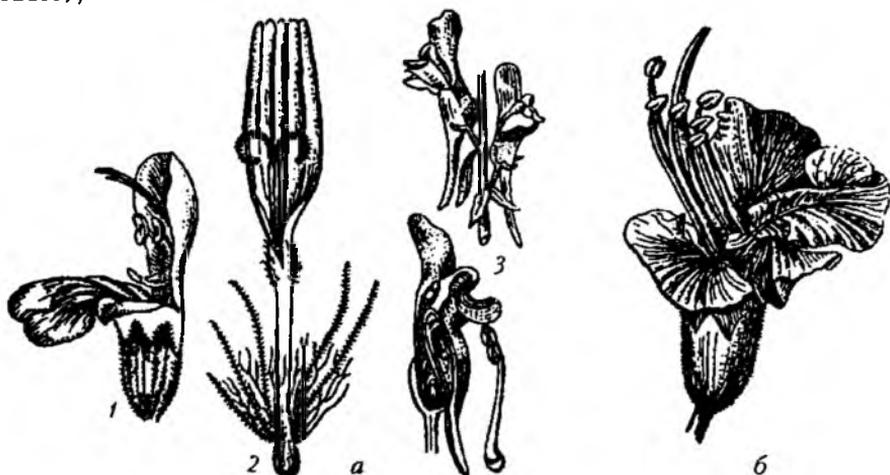


Рис. 127. Формы сростнолепестных венчиков: а – зигоморфные (1 – двугубый (у шалфея – *Salvia*); 2 – язычковый (у тау-сагыза – *Scorzonera-tan-saghyz*); 3 – двугубый со шпорцем (у льнянки – *Linaria vulgaris*) в общем виде и в разрезе); б – асимметричный (у конского каштана – *Aesculus*)

— язычковый, у которого от трубки отходят сросшиеся лепестки, имеющие вид язычка (сложноцветные);

— шпористый с лепестками, образующими полый вырост, именуемый шпорцем (льнянка). Образование шпорца связано со специализированным опылением и характерно для семейств лютиковых, маковых, фиалковых, бальзаминовых, орхидных и др. Обычно он возникает из лепестка или листочков простого околоцветника. Внутри него накапливается нектар, привлекающий насекомых-опылителей.

Редко встречаются асимметричные венчики, через которые нельзя провести ни одной плоскости симметрии (каштан конский), венчикообразный околоцветник (у канн).

Лепестки произошли, по-видимому, из видоизмененных тычинок в результате их уплощения и потери пыльников. Органы, потерявшие способность производить пыльцу, но сохранившие еще некоторые морфологические черты тычинок, называют стаминодиями.

Размеры раскрывшегося цветка весьма различны. Не более 0,001% цветковых растений обладают цветками в диаметре крупнее 10 см. Самые крупные — у тропических раффлезий, паразитирующих на корнях цветковых. Они достигают в диаметре 1 м.

Необычайно разнообразная окраска лепестков (главным образом, красного и синего оттенка) чаще всего зависит от антоцианов, растворенных в клеточном соке. Желтая окраска обусловлена антохлорами (георгины, мак) или наличием хромoplastов. Белого пигмента в цветках не бывает, белая же окраска зависит от отсутствия пигментов и отражения световых лучей. Черная представляет на самом деле очень сгущенные темно-фиолетовые или темно-красные тона. Как правило, в пределах семейства наблюдается широкий диапазон окраски венчика. Однако, например, у растений крупного семейства тыквенных не вырабатываются антоцианы, в связи с чем цветки имеют лишь белую и желтую окраску.

Андроцей — совокупность тычинок в цветке. Количество их может быть различным, от одной до нескольких сотен. Но у большинства растений тычинок сравнительно немного, и их число постоянно для одного и того же рода. Нередко тычинки различаются по длине тычиночных нитей. Так, крестоцветные имеют две короткие и четыре длинные (так называемый четырехсильный андроцей), губоцветные — две более длинные и две более

короткие тычинки (двусильный андроцей). В ряде семейств наблюдается срастание тычиночных нитей. В тропическом семействе *Meliaceae* все десять тычиночных нитей срастаются в трубочку (однобратственный андроцей), в семействе мотыльковых обычно девять тычинок срастаются, а одна остается свободной (двубратственный андроцей) (рис. 128). Если все тычинки в цветке свободны, андроцей называют многобратственным (термопис).

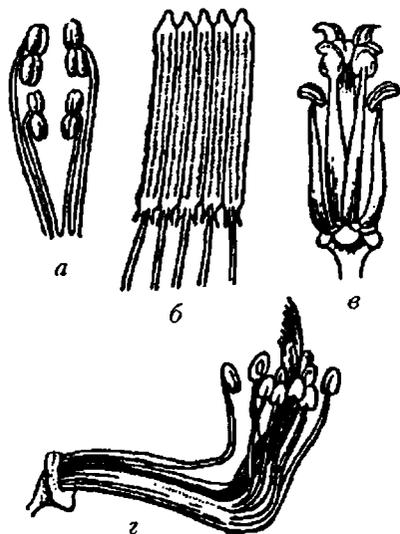


Рис. 128. Характерные типы андроцея: *a* — двусильный у яснотковых (*Jamiaceae*); *б* — однобратственный у астровых (*Asteraceae*); *в* — четырехсильный у капустных (*Brassicaceae*); *г* — двубратственный у бобовых (*Fabaceae*)

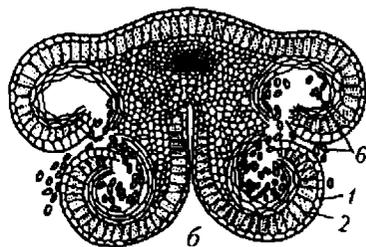
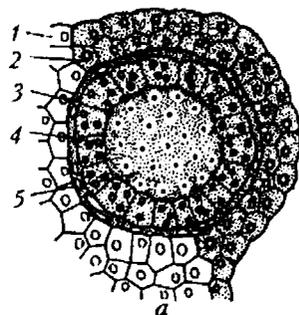


Рис. 129. Пыльник в поперечном разрезе: *a* — одно из пыльцевых гнезд с археспорием; *б* — вскрывшийся пыльник; 1 — эпидерма; 2 — фиброзный слой; 3 — дегенерирующий слой; 4 — тапетум; 5 — археспорий; 6 — пыльца

У зверобойных тычинки срастаются в пучки, для сложноцветных характерно склеивание пыльников и т.д. Удивительное разнообразие в строении андроцея легло в основу знаменитой системы К. Линнея.

Тычинка состоит из тычиночной нити и пыльника. Пыльник имеет две половинки, отделенные друг от друга связником, который составляет собственно продолжение тычиночной нити. Каждая половинка (тека) имеет два пыльцевых гнезда, в которых образуются микроспоры, а впоследствии — пыльца (рис. 129).

Тычиночные нити бывают иногда очень длинные, часто выступающие из околоцветника (почечный чай — *Orthosiphon stamineus*), а иногда, напротив, значительно короче пыльников (картофель). Обычно они в сечении округлые, но бывают и плоские, часто широкие (у многих луков). У различных видов и родов (коровяк, многие гвоздичные) нити всех или некоторых тычинок в разной степени опушены (рис. 130).

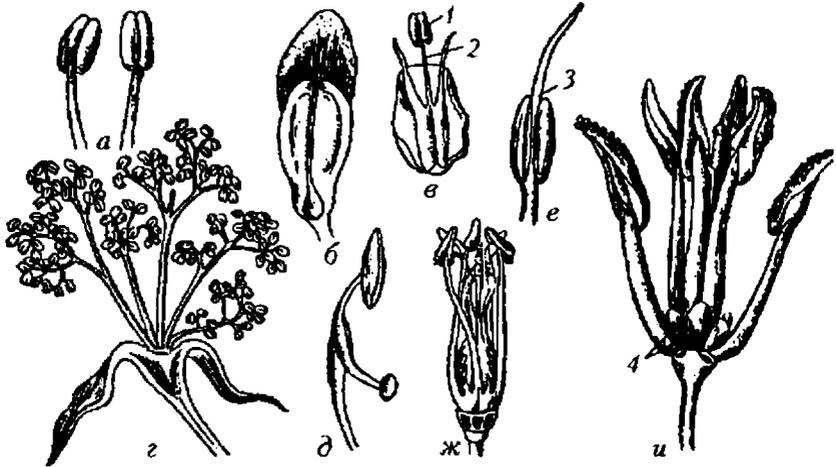


Рис. 130. Формы тычинок: а — розы морщинистой (*Rosa rugosa*); б — фиалки (*Viola*); в — лука круглоголового (*Allium sphaerocephalum*); г — клещевины (*Ricinus communis*); д — шалфея (*Salvia*); е — вороньего глаза (*Paris quadrifolia*); ж — льна (*Linum isitativissimum*); и — репы (*Brassica napus*); 1 — пыльник; 2 — тычиночная нить; 3 — связник; 4 — нектарники

Многие ученые полагают, что тычинки развились из микро-спорофиллов голосеменных предков в результате значительной редукции. Наиболее примитивны те, которые в наивысшей степени обнаруживают листовой характер (значительная часть многоплодниковых). В процессе эволюции цветка покрытосеменных широкие лентовидные тычинки переходят в более специализированные, дифференцированные на тычиночную нить, связник и пыльник. У некоторых растений (барбарисовые) сохраняется продолжение связника над пыльником — надсвязник. У большинства покрытосеменных половинки пыльника слились в один четырехгнездный пыльник, который благодаря редукции надсвязника оказывается на верхушке тычинки (рис. 131).

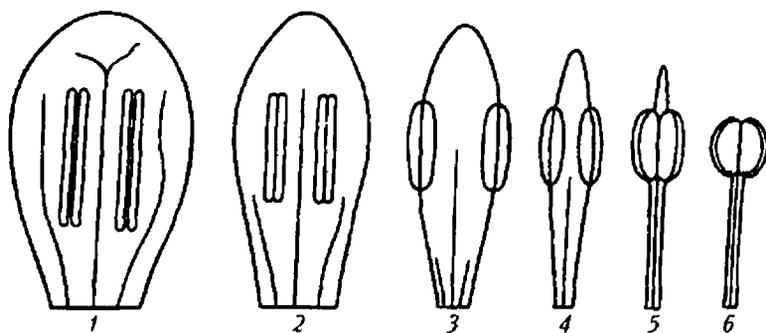


Рис. 131. Схема эволюции тычинки от примитивного типа *Degeneria* (1) до специализированных тычинок большинства покрытосеменных (6)

У более примитивных семейств тычинки располагаются спирально и их количество может быть различным, иногда оно очень велико, но у большинства покрытосеменных определенное число их размещено циклически.

Микроспорогенез и мужской гаметофит. Микроспоры образуются в ходе процесса, называемого микроспорогенезом, в микроспорангиях, которыми являются гнезда пыльника. Они возникают из материнских клеток в результате редукционного деления — мейоза. Из каждой диплоидной материнской клетки появляется тетрада гаплоидных микроспор. В большинстве случаев стадия тетрады кратковременна, и микроспоры очень скоро обособляются друг от друга, однако у некоторых растений тетрады сохраняются, образуя сборные пыльцевые зерна (росянка, элодея, рогоз и др.). У мимозовых эти пыльцевые зерна объединены в более крупные структуры, содержащие до 64 клеток, а у многих ластовневых и орхидных все пылинки остаются в единой массе, называемой поллинием.

Развитие мужского гаметофита покрытосеменных сводится к одному делению. В результате возникают маленькая генеративная клетка и большая вегетативная клетка. Они со временем все более и более вдаются в клетку трубки. В дальнейшем генеративная клетка лежит свободно внутри цитоплазмы последней. Часто еще до начала высевания пыльцы генеративная клетка дает два спермия. Клетка трубки в последующем благодаря вегетативной клетке преобразуется в пыльцевую трубку.

Пыльцевое зерно представляет собой мужской гаметофит покрытосеменных. Оболочка микроспоры становится его оболочкой, достигая на этой стадии своего полного развития. Форма, размеры пыльцевых зерен и строение их оболочек поражают разнообразием. Диаметр пылинок колеблется от нескольких микрон (некоторые бурачниковые) до 240 мкм, или около 1/4 мм (некоторые мальвовые). По форме они могут быть шаровидными, эллипсоидальными, нитевидными и т.д.

Оболочка пыльцевого зерна (спородерма) состоит из двух слоев: внутреннего — интины и наружного — экзины. Интина представляет собой тонкую и нежную пленку, состоящую в основном из пектиновых веществ; экзина — относительно толстая и слоистая, кутинизированная, содержит чрезвычайно стойкие углеводы спорополленины, нерастворимые в кислотах и щелочах. Поверхность экзины скульптурирована. Ее строение крайне разнообразно и вместе с тем постоянно в пределах таксономических групп, что имеет большое значение для систематики.

В экзине обычно есть утонченные места или даже сквозные отверстия, служащие для выхода пыльцевой трубки, которые называются апертурами. Расположение и форма апертур характеризуются большим разнообразием.

Удивительная вариативность строения спородермы и вместе с тем ее константность и устойчивость привели к возникновению особой отрасли ботаники — палинологии. Пыльца прекрасно сохраняется в ископаемом состоянии, и анализ торфов, ее содержащих, позволяет установить систематический состав флоры предыдущих периодов, уловить изменения климата в тех случаях, когда иных данных оказывается недостаточно. Современные сведения о климате и растительности четвертичного периода основаны, в первую очередь, на споро-пыльцевом анализе.

Гинецей. Гинецеем называют совокупность плодолистиков в цветке, образующих один или несколько пестиков (рис. 132, 133). В пестике различают самую нижнюю вздутую часть — завязь, содержащую семязачатки; столбик (в апокарпном гинецее — стилодий), отходящий обычно от верхушки завязи; и самую верхнюю часть — рыльце, роль которого заключается в восприятии пыльцы. Столбик (или стилодий) приподнимает рыльце вверх. Для многих растений, в основном примитивных семейств, характерно отсутствие столбика (большинство лютиковых, магнолиевых, мак), часто

не развит он и у многих ветроопыляемых форм, например злаков. Рыльце, находящееся непосредственно на завязи, называют сидячим.

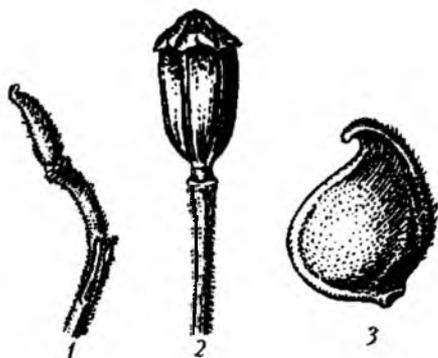


Рис. 132. Различные пестики: 1 — живокость; 2 — мак; 3 — лютик

С современной точки зрения плодолистки произошли из мегаспорофиллов древних голосеменных. Большинство морфологов считают, что в ходе эволюции из плоских и открытых мегаспорофиллов возникли вдольсложенные (кондупликатные), которые затем срослись краями. Рыльце постепенно локализовалось в верхней части плодолистика; сама же эта верхняя часть вытянулась, превратившись в стилодий (рис. 134).

Гинецей, состоящий из несросшихся плодолистиков, называют апокарпным. Частным случаем его является монокарпный, образованный всего одним плодолистиком. Пестик, образовавшийся из одного плодолистика, считают простым, а из двух и более сросшихся

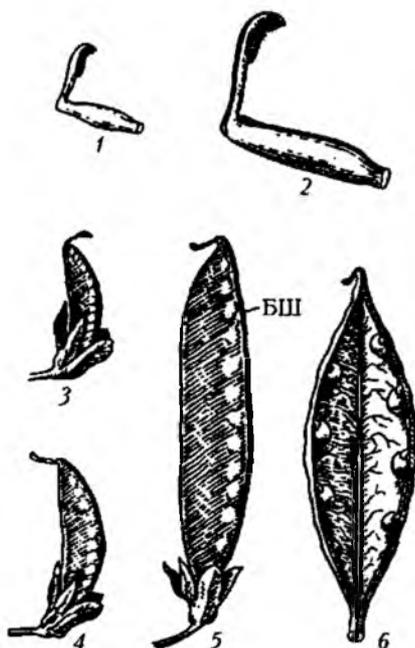


Рис. 133. Плодолистик гороха (*Pisum sativum*): 1 — во время цветения; 2—5 — последовательные стадии постфлорального развития; 6 — вскрытый по брюшному шву и расправленный плодолистик на стадии 5; БШ — брюшной шов

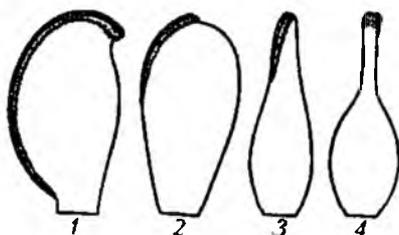


Рис. 134. Стадии эволюции плодолистика от примитивного типа *Degeneria* (1) до специализированного типа с резко выраженным стилодием и головчатым рыльцем (4)

плодолистиков — сложным. Гинецей, состоящий из нескольких сросшихся плодолистиков, носит название ценокарпного. Часто срастание распространяется только на завязь, а стилодии и (или) рыльца остаются свободными (губоцветные, гвоздичные, сложноцветные). В этих случаях можно судить по числу стилодиев или рылец о количестве плодолистиков, образовавших завязь. У других растений (норичниковые, бурачниковые, первоцветные) срастание захватывает все части плодолистиков, в результате чего появляются столбики.

Различают три варианта ценокарпного гинецея: синкарпный, паракарпный и лизикарпный.

Синкарпным называют многогнездный гинецей, произошедший из апокарпного вследствие срастания плодолистиков боковыми стенками. Паракарпный гинецей имеет одно гнездо и появляется в результате срастания плодолистиков краями. В немногих эволюционных линиях из синкарпного гинецея возник так называемый лизикарпный, характеризующийся тем, что со дна завязи поднимается колонка, образованная внутренними частями плодолистиков с брюшными швами (рис. 135).

Место завязи, к которому прикрепляются семязачатки, называется плацентой. В зависимости от того, как располагаются плаценты внутри завязи, различают типы плацентации, связанные с тем или иным типом гинецея. В апокарпных гинецеях отчетливо выражена сутуральная, или краевая, плацентация. При этом семязачатки располагаются в два ряда вдоль брюшного шва. Для синкарпного гинецея характерна центрально-угловая плацентация (лилейные, колокольчиковые), а для паракарпного — постенная, или ариетальная

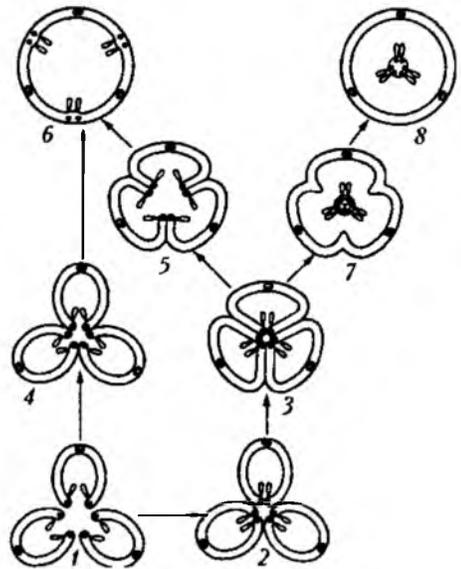


Рис. 135. Схема эволюции основных типов гинецея: 1 — плодолистики еще не замкнутые; 2 — апокарпный гинецей; 3 — синкарпный гинецей; 4–6 — паракарпный гинецей; 7–8 — лизикарпный гинецей

(крестоцветные, маковые, фиалковые). В ряде случаев плаценты сильно выпячиваются в полость завязи, создавая так называемые ложные перегородки, смыкающиеся (крестоцветные) или не смыкающиеся (мак) в центре завязи. Лизикарпный гинецей обладает центрально-осевой, или колончатой, плацентацией.

Все рассмотренные варианты представляют собой сутуральную, или краевую, плацентацию, так как плаценты располагаются по краям плодолистиков. Однако для примитивных покрытосеменных была характерна ламинальная плацентация, которая отличается прикреплением семязачатков ко всей внутренней поверхности завязи или в определенных местах ее, но не вдоль брюшного шва. В зависимости от положения завязи по отношению к другим органам цветка она может быть верхней или нижней, а также полунижней (средней). Верхняя завязь располагается свободно на цветоножке, стенки ее образованы только плодолистиками. Цветок в этом случае называют подпестичным (рис. 136). Нижняя завязь находится как бы под околоцветником и тычинками. В противоположность предыдущей ее нельзя выделить, не нарушая целостности остальных органов. Цветок, обладающий ею, именуют надпестичным.

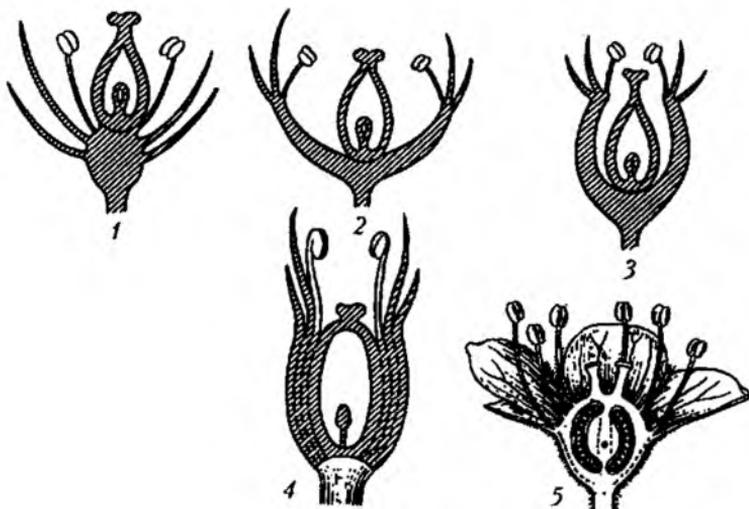


Рис. 136. Типы цветоножки и завязи: 1 — выпуклое цветоножке, завязь верхняя; 2 — блюдцевидное цветоножке, завязь верхняя; 3 — кувшинчатое цветоножке, завязь верхняя; 4 — цветоножке плоское, завязь нижняя; 5 — чашечковидное цветоножке, завязь полунижняя

У многих розоцветных одна или несколько завязей сидят на дне кувшинчатого или чашевидного образования — бокальчика, или гипантия. При подобной средней завязи цветок будет околопестичным. Полунижняя завязь свободна лишь в верхней части; околоцветник в этом случае отходит как бы от ее середины, и цветок называют полунадпестичным (бузина, камнеломковые). Полунижние (средние) завязи встречаются довольно редко, верхние и нижние очень обычны. Филогенетически верхняя завязь предшествовала нижней и считается более примитивной.

Семязачаток состоит из нуцеллуса (ядра), интегументов (покровов), края которых образуют узкий канал (микропиле), через который пыльцевая трубка проникает к зародышевому мешку, а также фуникулуса (семяножки), посредством которого семязачаток прикрепляется к плаценте. Место прикрепления семязачатка к семяножке называют рубчиком. Противоположная микропиле часть семязачатка, где нуцеллус и интегументы сливаются, именуется халазой (рис. 137).

Различают пять основных типов семязачатков (рис. 138):

— *ортотропный*, или прямой, у которого микропиле находится на одной оси с рубчиком и фуникулусом, а последний обычно очень короткий (гречишные, перечные, ароидные);

— *анатропный*, или обращенный, повернутый на 180° , так что микропиле и рубчик расположены рядом, причем микропиле обращено к плаценте (самый распространенный тип семязачатков среди покрытосеменных);

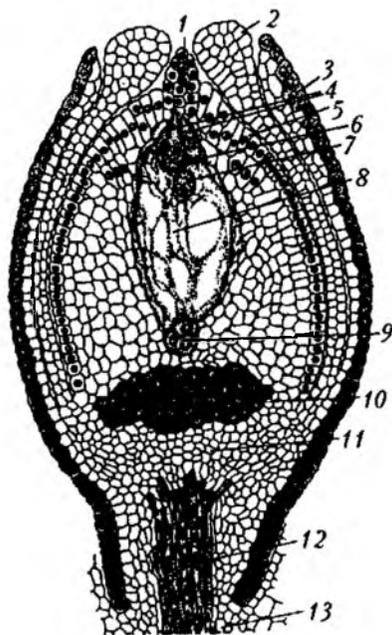


Рис. 137. Ортотропный семязачаток у горца (*Polygonum coriarium*): 1 — обтуратор; 2 — внутренний интегумент; 3 — наружный интегумент; 4 — синергиды; 5 — нуцеллус; 6 — яйцеклетка; 7 — вторичное ядро; 8 — зародышевый мешок; 9 — антиподы; 10 — гипостаза; 11 — халаза; 12 — проводящий пучок; 13 — фуникулус

– *гемитропный*, или полуповернутый, где нуцеллус с интегументами повернуты на 90° по отношению к плаценте и фуникулусу, занимает промежуточное положение между двумя предыдущими типами (отдельные представители норичниковых, примуловые);

– *кампилотропный*, или односторонне изогнутый, который характеризуется односторонним разрастанием нуцеллуса и интегументов, встречается у многих гвоздичных, бобовых и др.;

– *амфитропный*, или двусторонне изогнутый, нуцеллус которого имеет подковообразную форму. Отмечается у отдельных представителей тех семейств, где обычны кампилотропные семязачатки.

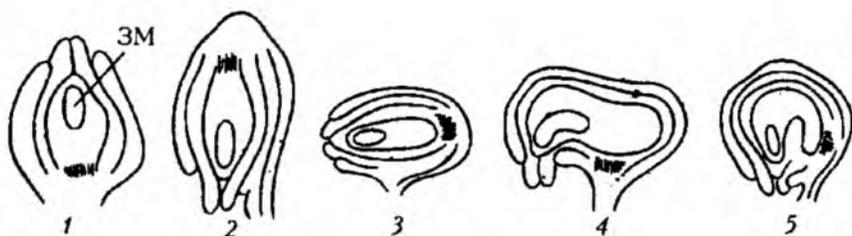


Рис. 138. Основные типы семязачатков: 1 – ортотропный; 2 – анатропный; 3 – гемитропный; 4 – кампилотропный; 5 – амфитропный; ЗМ – зародышевый мешок

В состав семязачатка покрытосеменных входит один или два интегумента. Для большинства семейств характерны два покрова. В частности, в эту группу входят однодольные и значительное число свободноплестных двудольных. Напротив, сростноплестные двудольные обладают, как правило, одним интегументом.

Ядро семязачатка представляет собой образование, которое первым возникает в онтогенезе и внутри которого совершаются в дальнейшем процессы, ведущие к возникновению семени. По морфологической природе нуцеллус является мегаспорангием.

Мегаспорогенез и женский гаметофит. В нуцеллусе семязачатка образуется одна материнская клетка мегаспор. Из этой клетки путем мейоза формируются четыре гаплоидных мегаспоры, одна из которых (чаще нижняя – халазальная, реже верхняя – микропиллярная) дает начало женскому гаметофиту, который часто называют зародышевым мешком. В результате первого деления ядра мегаспоры появляются два новых ядра, которые расходятся к полюсам сильно удлиняющейся клетки, а между ними образуется крупная вакуоль. Затем каждое из этих ядер делится дважды,

после чего возникают по четыре ядра у каждого полюса, т.е. осуществляется 8-ядерная стадия развития зародышевого мешка. Вслед за тем в его центр от каждого полюса отходит по одному ядру. Это так называемые полярные ядра. В дальнейшем они могут сливаться еще до оплодотворения, иногда после.

В результате слияния образуется так называемое центральное, или вторичное, ядро зародышевого мешка с диплоидным набором хромосом. Остающиеся у полюсов ядра вместе с облегающей их цитоплазмой превращаются в клетки, плотно прилегающие друг к другу. Из халазальных клеток формируются антиподы, из микропиллярных — одна яйцеклетка и две синергиды. Таково строение нормального зародышевого мешка.

По сравнению с голосеменными женский гаметофит покрытосеменных сформирован очень небольшим количеством клеток и отличается крайне ускоренным развитием. Нет сомнения, что скорость развития женских и мужских гаметофитов покрытосеменных входит в число тех признаков, которые обеспечили им господство в растительном мире. В отличие от большинства голосеменных зародышевые мешки покрытосеменных не имеют архегониев.

Оплодотворение и развитие семени. Пылинка, попав на рыльце пестика, прорастает; при этом ее содержимое, покрытое интиной, выпячивается через поры в экзине и образует пыльцевую трубку.

Между опылением и оплодотворением у разных растений проходит весьма различное время. Так, у некоторых дубов этот период достигает 12—14 месяцев, у ольхи и орешника — от 3 до 4 месяцев, у орхидей — обычно несколько недель. У большинства растений данный период не превышает 1—2 суток, у портулака он длится всего 3—4 ч, у недотроги — менее 1 ч, а у кок-сагыза — от 15 до 45 мин. Скорость роста пыльцевой трубки составляет 35 мм/ч. Повышение температуры, как правило, ускоряет рост.

На растущем конце пыльцевой трубки находятся ядро ее клетки и генеративное ядро (или образовавшиеся из него два спермия). Достигнув завязи, пыльцевая трубка направляется к семязачатку и проникает в него через микропиле. Это явление носит название порогамии. У некоторых растений пыльцевая трубка попадает в семязачаток через халазу (так называемая халазогамия). Оболочка зародышевого мешка растворяется, сопри-

касясь с кончиком пыльцевой трубки. В этом мешке указанная трубка растет по направлению к яйцеклетке. Оболочка на ее кончике разрывается, и оттуда выходят два спермия, из которых один сливается с яйцеклеткой, а другой — с вторичным ядром зародышевого мешка или с одним из центральных ядер. Происходит так называемое двойное оплодотворение — характерная особенность покрытосеменных, не встречающаяся у голосеменных. Его открыл в 1898 г. русский ботаник С.Г. Навашин на двух растениях семейства лилейных. Впоследствии из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш, а из клетки с оплодотворенным вторичным ядром — эндосперм. Таким образом, эндосперм покрытосеменных является триплоидным, возникает только после оплодотворения. В этом состоит одно из принципиальных различий между голосеменными и покрытосеменными. Семязачаток постепенно превращается в семя. Кожура появляется из интегументов, отчасти из нуцеллуса. Из нуцеллуса же в некоторых случаях формируется так называемый внешний белок — перисперм.

Стенка завязи после оплодотворения образует околоплодник, окружающий семена, развивающиеся в завязи. Вся завязь превращается в плод. У многих растений в образовании плода принимают участие и другие части цветка.

У значительной части цветковых в ходе эволюции произошла замена полового процесса на апомиксис — процесс, при котором не происходит слияния ядер. При этом растения освобождаются от зависимости по отношению к опыляющим агентам. Семена у таких растений возникают без оплодотворения. Апомиксис исключает генетическое расщепление, поэтому апомиктические формы образуют клоны, в пределах которых все особи одинаковы генетически и фенотипически. Примерами растений, которым свойствен этот процесс, служат манжетки, одуванчики, ястребинки, лютики.

Опыление — перенос пыльцы с тычинок на рыльца пестиков. Различают самоопыление (автогамию) и перекрестное опыление (аллогамию). В первом случае пыльца опыляет рыльце того же цветка, во втором — других цветков того же самого (гейтоногамия) или иных (ксеногамия) экземпляров растений. Ксеногамия биологически выгоднее прежде всего потому, что при этом возрастают возможности рекомбинаций генетического материала, и это способствует увеличению внутривидового разнообразия и

дальнейшей приспособительной эволюции. Однако и самоопыление имеет важное значение для стабилизации признаков вида, а в селекции — при выведении чистых линий и т.п. Гейтоногамия часто встречается у растений с многоцветковыми соцветиями. С генетической точки зрения этот вариант равноценен автогамии, так как не происходит рекомбинаций индивидуальных признаков.

Цветки нередко имеют те или иные приспособления, препятствующие самоопылению. Так, в природе очень распространена диχοгамия. Этим термином обозначают неодновременное созревание пыльников и рыльца. Более раннее вскрывание пыльников, когда рыльце еще не созрело, называют протерандрией, более раннее созревание рыльца — протерогинией. Первая наблюдается у гвоздичных, гераниевых, мальвовых, сложноцветных и др.; вторая — у многих крестоцветных, розовых, осоковых и пр. Протерандрия распространена шире, чем протерогиния, видимо, вследствие того, что тычинки, расположенные снаружи от плодolistиков, начинают развиваться раньше них.

У некоторых растений одни экземпляры имеют цветки с длинными столбиками, другие — с короткими, а иногда имеются еще и третьи — со столбиками промежуточной длины. Соответственно, и пыльники расположены у одних ниже, у других — выше, а у третьих — на уровне рыльца. Это явление называется гетеростилией или разностолбчатостью. Гетеростилия, возможно, служит защитой от гейтоногамии (рис. 139).

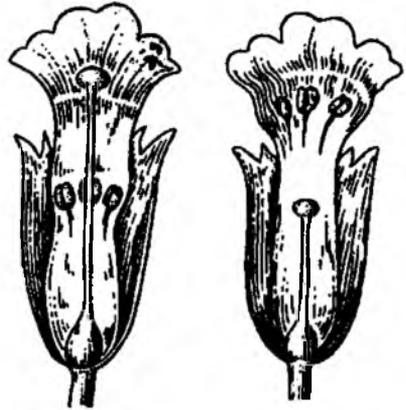


Рис. 139. Гетеростилия у первоцвета

Механизмы перекрестного опыления очень разнообразны и являются главным объектом изучения особого раздела ботаники, называемого антэкологией. Их подразделяют на два основных типа: биотическое и абиотическое. Биотическое опыление осуществляется животными, абиотическое — посредством неживых факторов внешней среды. Наибольшее значение среди механизмов биотического опыления имеет энтомофилия, т.е. опыление при помощи насекомых.

Эволюция многих семейств цветковых и определенных групп насекомых шла совместно и очень часто по пути узкой специализации, тесной приспособляемости их друг к другу. Безусловно, если бы не было насекомых, то в природе не существовало бы такого разнообразия цветков. Иногда связь становится настолько тесной, что растение, по существу, оказывается в полной зависимости от своего опылителя, оно не может произрастать на тех территориях, где отсутствует опылитель, цвести в то время, когда он не летает, и т.п.

Энтомофильные растения обладают ярко окрашенным венчиком или венчикообразным околоцветником и, часто, крупными цветками (маки, тюльпаны, различные представители орхидных, кувшинковых и др.). Если цветки мелкие, то они собраны в крупные, хорошо заметные соцветия (мареновые, зонтичные, корзинки сложноцветных), имитирующие цветки. Большое значение имеют их запахи, чрезвычайно разнообразные и привлекающие самых различных насекомых.

Цветки притягивают насекомых запасом пищи. Отчасти ею является пыльца, которая производится в избыточных количествах, а главное — нектар, выделяемый специальными образованиями цветка — нектарниками. В процессе эволюции системы «насекомое — растение» выработалось бесчисленное множество разнообразных взаимных приспособлений, содействующих энтомофилии.

Помимо насекомых существенную роль в биотическом опылении, особенно в тропиках, играют птицы (орнитофилия), летучие мыши (хироптерофилия) и некоторые нелетающие млекопитающие.

Абиотическое опыление связано прежде всего с переносом пыльцы ветром (анемофилия), реже (у болотных и водных растений) водой (гидрофилия).

Анемофилы — это преимущественно растения открытых пространств. Цветки их обычно мелкие, невзрачные, голые или с чашечковидным околоцветником, лишены запаха. Пыльца очень мелкая, развивающаяся в огромных количествах, может переноситься ветром на расстояние до нескольких сотен километров. Анемофильные растения часто обладают раздельнополыми соцветиями. Пыльники сидят на длинных, легко раскачивающихся тычиночных нитях. Очень характерны длинные волосистые перистые рыльца. Успеху опыления многих видов злаков способствует то, что пыльники их вскрываются в определенное время суток, при этом насыщая воздух огромным количеством пыльцы.

Несмотря на то, что при автогамии отсутствует возможность новых генных рекомбинаций, значение ее в природе достаточно велико. У многих растений вырабатываются специальные приспособления, резервирующие возможность автогамии. Однако у громадного большинства дикорастущих видов она сочетается с аллогамией (перекрестным опылением), причем относительная роль каждой у разных видов или в разных условиях весьма различна.

Наряду с нормальными, хазмогамными, цветками могут появляться закрытые, клейстогамные, расположенные в основном около поверхности почвы и образующие семена только благодаря самоопылению. Клейстогамия встречается в самых различных систематических группах. В ряде случаев, как у некоторых видов фиалок, такие цветки образуются и дают семена в течение всего лета, до глубокой осени, тогда как крупные и красивые хазмогамные цветки появляются только ранней весной.

У некоторых растений при опылении собственной пылью семян никогда не образуется. Это явление называют самостерильностью. Таким образом, опыление покрытосеменных исключительно разнообразно.

Морфология семян

Строение семени. Типы семян. Зигота, а затем зародыш появляются у голосеменных и цветковых в семени, которое представляет собой основной орган размножения и расселения этих групп растений. Семена формируются из семяпочек, или семязачатков, как правило, после оплодотворения (без оплодотворения только в случаях апомиксиса) и заключены у цветковых растений в плод.

В типичном случае семя цветкового растения состоит из зародыша, эндосперма и семенной кожуры. Зародыш как производное зиготы имеет в клетках диплоидный набор хромосом. Это зачаток нового растения, состоящий полностью или в значительной степени из меристемы. Эндосперм возникает в результате двойного оплодотворения из центральной клетки зародышевого мешка и состоит из триплоидных клеток. Функция его — обеспечение питания зародыша.

В зрелых семенах различных цветковых растений очень сильно варьируется соотношение размеров зародыша и эндосперма, очертания и положение самого зародыша в семени (рис. 140).

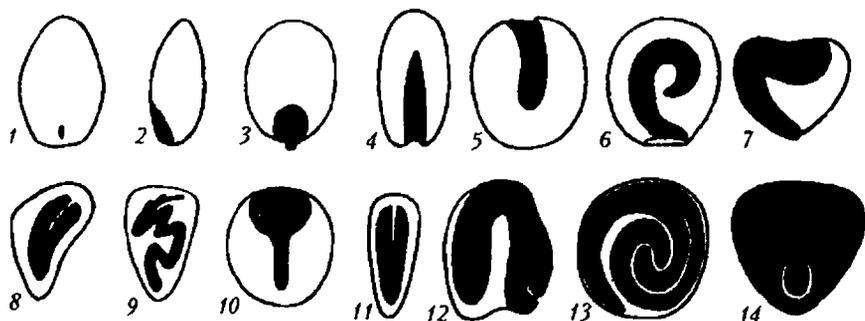


Рис. 140. Соотношение между зародышем и запасными тканями семени у разных цветковых растений: 1—6 — однодольные; 7—14 — двудольные (12 и 13 — перисперм, остальные — эндосперм). Черным обозначены силуэты зародышей, белым — запасная ткань

В одних случаях, например у магнолиевых, лилейных, пальм, он очень мал, и ткань эндосперма занимает почти весь объем семени. В других, наоборот, зародыш ко времени созревания семени разрастается настолько, что вытесняет и поглощает эндосперм, от которого остается лишь небольшой слой клеток под семенной кожурой (яблоня, миндаль). Иной раз вообще ничего не остается, и зрелое семя состоит лишь из зародыша и семенной кожуры, как у бобовых, сложноцветных, тыквенных (рис. 141). Между этими крайностями есть все переходные состояния.

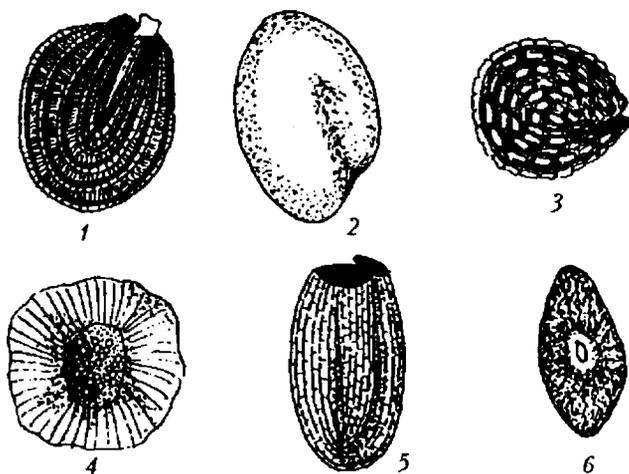


Рис. 141. Семена некоторых цветковых растений: 1 — ярутка; 2 — донник; 3 — мокрица; 4 — льнянка; 5 — пастушья сумка; 6 — подорожник

Как показали исследования, в подавляющем большинстве семейств цветковых независимо от принадлежности к классам двудольных или однодольных эндосперм в зрелом семени имеется. В случае поглощения эндосперма зародышем функций последнего расширяются, так как он сам (чаще всего его семядольные листья) становится вместилищем запасных питательных веществ. Кроме того, запасные вещества могут откладываться в так называемом перисперме, развивающемся из нуцеллуса семязачатка.

Семенная кожура присутствует у семени всегда. Она обычно многослойна, и ее главная функция — защита зародыша от механических повреждений, проникновения микроорганизмов, от чрезмерного высыхания и преждевременного прорастания. Кроме того, она может иметь функциональные части, связанные с распространением семян (волоски, способствующие перенесению их ветром, как у ивы, тополя, либо мясистые придатки на кожуре — присемянники, или ариллузы, привлекающие птиц или муравьев, как у бересклета, фиалок и копытня). Разнообразие окраски и анатомической структуры кожуры семян разных растений очень велико. Ее толщина, прочность, твердость в значительной степени связаны с характером околоплодника. Если плод невскрывающийся и околоплодник сам достаточно прочен и непроницаем, то семенная кожура обычно тонкая (например, у дуба, вишни, подсолнечника); в других случаях она толстая и деревянистая (у винограда, хлопчатника). На первых этапах прорастания семян клетки ее нередко ослизняются, способствуя прикреплению семян к почве и накоплению влаги (например, у льна). При внешнем осмотре семян можно заметить на кожуре небольшое отверстие — микропиле, или семявход, способствующее проникновению первых порций воды в начале набухания. Обычно кончик зародышевого корешка обращен к микропиле и при прорастании выходит из него, если кожура еще не растрескалась. На кожуре семян, высыпавшихся из многосемянных плодов, виден рубчик — место прикрепления семени к семяножке, через которую проходит проводящий пучок; след его заметен на рубчике.

Эндосперм зрелого семени состоит обычно из крупных клеток запасавшей ткани. В клетках мучнистого эндосперма преобладают зерна вторичного крахмала, а в клетках маслянистого — отложения жирных масел, нередко в сочетании с запасными белками в виде алейроновых зерен (семена клещевины, ириса). Такие зерна

могут быть сосредоточены в специальном мелкоклетном алейроновом слое — наружном слое эндосперма (например, у злаков). Благодаря сильному обезвоживанию клеток при созревании семян эндосперм иногда становится очень твердым, стекловидным или даже каменистым, как, например, у финиковой пальмы, где в качестве запасного вещества откладывается гемицеллюлоза. У цветковых преобладают маслянистые семена, так как жиры — наиболее энергетически выгодная группа запасных питательных веществ. Вещества эндосперма гидролизуются при набухании семян под действием ферментов и поглощаются зародышем в процессе прорастания, после этого клетки эндосперма разрушаются.

Зародыш в зрелом семени в большинстве случаев морфологически бывает вполне расчленен. Его побег представлен осью (зародышевым стебельком) и семядольными листьями, или семядолями: двумя (у двудольных) или одной (у однодольных), хвойные имеют несколько семядолей. На верхнем конце оси находится точка роста побега, образованная участком меристемы и нередко имеющая выпуклую форму (конус нарастания). Иногда на апексе (верхушке) побега уже заложены зачатки следующих за семядолями листьев, в этом случае можно говорить о почечке зародыша. Часть оси, занятую основаниями семядолей, именуют семядольным узлом; остальной участок (ниже семядолей) — гипокотилем или подсемядольным коленом. Его нижний конец через пограничную зону, так называемую корневую шейку, переходит в зародышевый корешок, представленный обычно только меристематическим конусом нарастания, прикрытым корневым чехликом. Часть оси выше семядолей — это эпикотиль, или надсемядольное колено.

У зародыша двудольных обычно две семядоли, отходящие от его оси по бокам. Точка роста побега, или почечка, находится между семядолями и является верхушечной, или терминальной. Такой зародыш имеет билатеральную симметрию, взаимно перпендикулярные плоскости которой проходят через его ось. У зародыша однодольных лишь одна семядоля; она занимает терминальное положение, а почечка смещена вбок. Поэтому он имеет единственную плоскость симметрии, которая проходит через среднюю линию (медиану) семядоли. Описанные различия возникают в процессе развития зародыша, который на очень ранних фазах имеет, как правило, однотипное строение у двудольных и у однодольных.

Основные морфологические типы семян представлены на рис. 142. И у двудольных, и у однодольных при соответствующем дву- или односемядном зародыше обнаруживаются три типа семян по признаку наличия или отсутствия внезародышевых запасных тканей: с эндоспермом, с эндоспермом и периспермом, без эндосперма и перисперма. У двудольных, кроме того, бывают еще семена без эндосперма, но с периспермом. Морфология зародыша связана не только с числом семядолей, но и со степенью его развития и дифференциации, со специализацией его органов в качестве запасных и с характером неравномерного разрастания частей, определяющим его общие очертания, изгибы, наличие складок и т.д. На рис. 142 для сравнения показано строение семени голосеменного (хвойного) растения с эндоспермом и многосемядным зародышем.

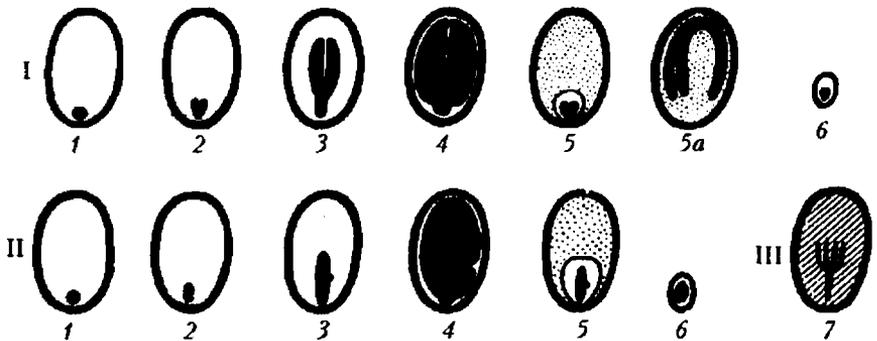


Рис. 142. Типы строения семян: I — покрытосеменные, двудольные; II — однодольные; III — голосеменные; 1—3 — семена с эндоспермом; 4 — семя без эндосперма; 5 — семя с эндоспермом и периспермом; 5a — семя с периспермом; 6 — мелкое семя с редуцированным зародышем и эндоспермом; 7 — семя хвойных. Черным цветом отмечен зародыш, белым — эндосперм, точками — перисперм, заштрихован эндосперм хвойных

Проращивание семян. Значение семян для самих растений очевидно, но они также играют жизненно важную роль и в хозяйстве. Нельзя забывать, что именно из семян (точнее, плодов-зерновок) злаков получается основной продукт питания человечества — хлеб и крупы. Почти такое же значение имеют семена различных бобовых (горох, бобы, соя) и так называемых орехоплодных (кокос, грецкий орех, фундук и др.). Из семян масличных растений

(подсолнечник, лен, кунжут и др.) добываются пищевые и технические растительные масла. Семена используются также как пряность (тмин, анис, черный перец и др.).

Особо следует подчеркнуть применение их в качестве сырья для получения лекарственных средств. Среди культурных растений с такими семенами следует назвать прежде всего лен (*Linum usitatissimum*), лимонник (*Schisandra chinensis*), каштан конский (*Aesculus hippocastanum*), тыкву (*Cucurbita pepo*), горчицу (*Brassica juncea*). Ясно поэтому, что урожай их должен быть во много раз больше, чем нужно для поддержания и возобновления численности самих растений. Семена важны и для культивирования лекарственных растений.

Урожайность в значительной степени зависит от качества посевного материала. Для посева отбираются вполне зрелые, полноценные, самые лучшие семена. Один из главных показателей их качества — всхожесть. Ее проверяют обычно в лабораторных условиях, проращивая семена на разных влажных подстилках: фильтровальной бумаге, войлоке, фланели и т.п. Самая лучшая среда для проращивания — чистый прокаленный песок. При этом выявляется процент жизнеспособных семян, скорость и дружность их прорастания. Жизнеспособность можно определить и более быстро: с помощью некоторых специальных окрасок.

Для прорастания семян необходимы определенные условия. Главные из них — наличие воды (ткани зрелых семян содержат не более 10–15% влаги) и достаточный доступ воздуха, обеспечивающий процесс интенсивного дыхания прорастающих семян. Кроме того, для каждого вида растений существует определенная температура, ниже которой они не могут давать всходы. Оптимальные температуры, при которых прорастание идет наиболее активно, почти для всех растений лежат в пределах от +25 до +35 °С, тогда как минимальные сильно колеблются: в умеренном и холодном климате они могут быть немногим выше нуля, а в субтропиках и влажных тропиках — от +10 до +20 °С и выше. Для прорастания некоторых семян (сельдерей, барбарис) благоприятна переменная температура. Семена многих дикорастущих растений умеренного и холодного климата нуждаются в промораживании.

Свет влияет на прорастание семян неоднозначно. У многих растений они безразличны к свету, другие не могут без него. Лег-

ко прорастают на свету семена моркови, лугового мятлика, только при его воздействии — семена салата, табака; только в темноте — фацелии, некоторых вероник.

Однако не всегда семена дают всходы даже при самых благоприятных внешних условиях. Часто наблюдается так называемый глубокий покой их, причины которого могут быть различными. Одна из них — недоразвитость зародыша в зрелом семени. В таких семенах зародыш может довольно долго доразвиваться за счет эндосперма, прежде чем приобретет способность к выходу из семенной кожуры и дальнейшему росту. Характерный пример — женьшень, семена которого в природе прорастают только на третий год после опадания с материнского растения. Поэтому первые опыты культурного посева женьшеня были неудачными.

Задержка в прорастании может быть вызвана не только незрелостью зародыша. Нередко покровы семени, только что отделившегося от материнского растения, бывают водонепроницаемыми (например, у многих бобовых), слишком твердыми и механически препятствующими прорастанию (у косточковых плодовых). Иногда в тканях околоплодника и семенной кожуры вырабатываются вещества-ингибиторы, химически тормозящие его (у некоторых ясеней, ряда тропических деревьев). У многих злаков, табака, бальзаминов внутренние слои семенной кожуры обладают пониженной газопроницаемостью. Покой семян, таким образом, — широко распространенное явление, которое можно рассматривать как важное приспособительное свойство, выработавшееся у цветковых растений в процессе эволюции. Благодаря ему семена защищены от преждевременного прорастания, что особенно опасно в климатических зонах с суровой зимой. В течение определенного времени покровы их естественным образом разрушаются, перегнивают, ингибиторы прорастания из них вымываются, зародыши доразвиваются и т. д., и тогда семена получают возможность взойти.

Для более быстрого проращивания семян культурных и лекарственных растений применяют ряд специальных приемов. С помощью стратификации (выдерживания семян, уложенных слоями, во влажном песке при низких температурах) ускоряют прорастание многих плодовых, а также дикорастущих лесных деревьев. Она используется при разведении таких лекарственных растений, как белена, дурман, белладонна, валериана и др. При помощи скарификации — перетирания, надрезания, пропускания через

металлические щетки, иногда действия кислот — разрушают покровы так называемых твердых семян, например многих бобовых (кассия, клевер, люцерна), белладонны и др. Часто эти методы используются совместно.

Далеко не у всех растений семена впадают в длительный покой. По сочетанию скорости прорастания и длительности сохранения всхожести можно выделить несколько групп растений.

1. Семена обладают длительным, глубоким покоем и очень долго не теряют всхожести. Прорастают нередко через год, два и более после опадания. К этой группе относятся многие древесные растения и лесные травы. Опыты с монолитами луговых и полевых почв показали, что в почве сохраняются огромные запасы семян дикорастущих растений, они могут прорасти порциями в течение десятков лет (в опытах до 40—50 и даже 90 лет). Неудивительно поэтому, что так трудна борьба со многими полевыми сорняками. До 200—250 лет не утрачивают способности всходить семена лотоса.

2. Семена дают ростки сразу или вскоре после опадания (нередко после перезимовки) и сохраняют всхожесть в течение нескольких лет. К этой группе принадлежит большинство культурных растений и многие дикорастущие луговые и степные травы.

3. Семена прорастают сразу и очень быстро теряют всхожесть. Сюда относятся ивы, тополя, мать-и-мачеха, куколь, многие растения влажных тропиков.

4. Семена дают всходы прямо на материнском растении, до опадания. Это так называемые «живородящие» растения, примеры которых очень немногочисленны. Один из наиболее известных случаев — виды *Rhizophora* и *Avicennia* (растения мангровых зарослей, образующихся в экваториальной зоне по берегам океанов в полосе прилива и отлива). У них из завязавшихся плодов высовывается и начинает быстро расти мощный гипокотиль проростка с зачатком корня на конце. Достигая иногда 50—70 см и имея значительную массу, такой проросток отрывается от материнского растения и падает корнем вниз в илистую зыбкую почву, где сразу можно «заякориться» и не быть смытым очередным приливом (рис. 143).

Чаще встречаются растения, которые совсем не дают плодов и семян, но их цветки метаморфизируются в маленькие побеги, опадающие и прорастающие в новые особи. Такие растения тоже называют живородящими, но это не настоящее живорождение.

Данное явление характерно для крайних условий жизни: тундры, высокогорья, пустыни.

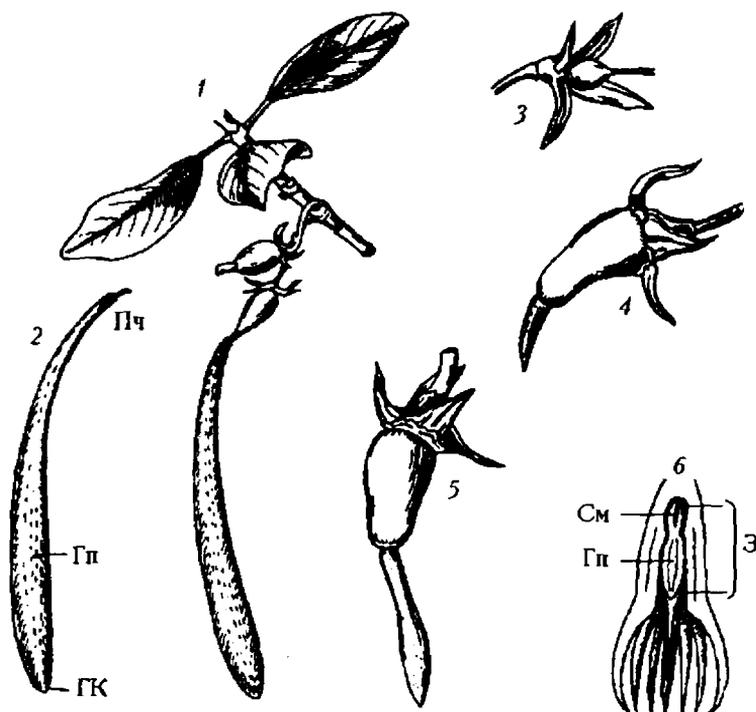


Рис. 143. Прорастание семян ризофоры (*Rhizophora mangle*) на материнском растении: 1 — ветка с плодами; 2 — отделившийся проросток; 3–5 — последовательные стадии прорастания; 6 — разрез завязавшегося плода; 3 — зародыш; Гп — гипокотиль; ГК — главный корень (зачаток); См — семядоли; Пч — почечка проростка

Прорастанию семени предшествует его набухание — необходимый процесс, связанный с поглощением большого количества воды и обводнением тканей семени. При этом обычно семенная кожура разрывается.

Одновременно с поглощением воды начинается активная ферментативная деятельность, приводящая к мобилизации запасных веществ, т.е. переходу их в растворимое состояние, доступное для поглощения клетками меристемы зародыша. Эти процессы обеспечиваются энергией за счет очень интенсивного дыхания семян.

В результате усиленного питания начинают разрастаться все органы зародыша. Из разрыва кожуры или из микропиларного отверстия первым обычно выходит зародышевый корешок, укрепляющий молодое растение в почве и начинающий самостоятельно всасывать извне воду и минеральные вещества. Одновременно растет и гипокотиль, проталкивающий кончик корешка в почву (рис. 144).

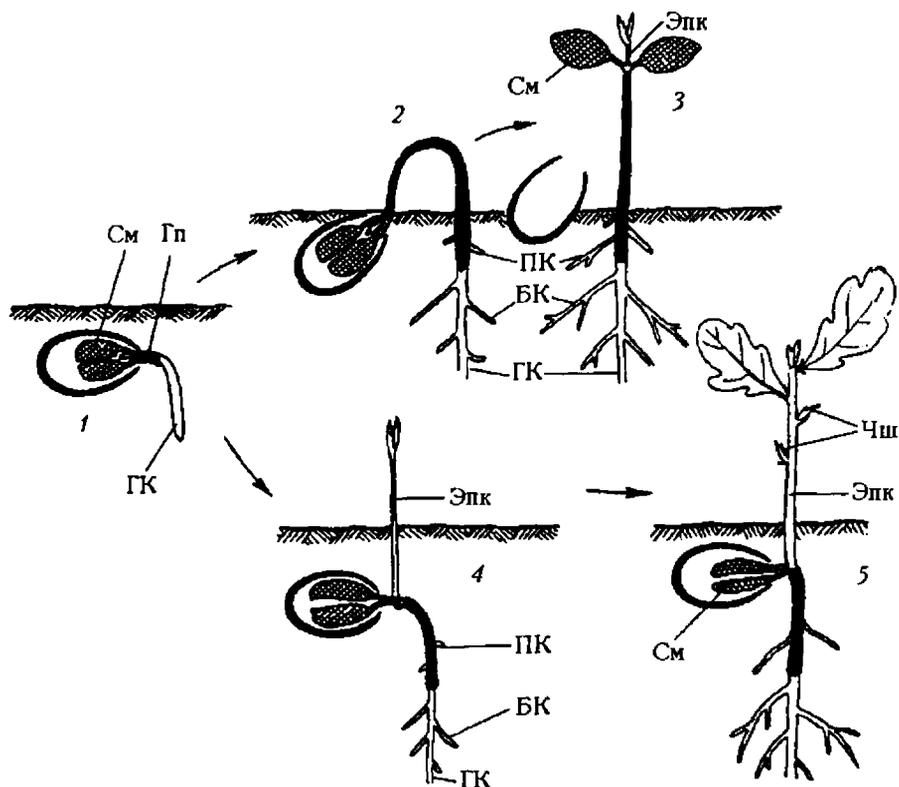


Рис. 144. Схема надземного и подземного прорастания семян двудольных: 1 — начало прорастания семени; 2, 3 — этапы надземного прорастания; 4, 5 — этапы подземного прорастания; См — семядоли; Эпк — эпикотиль; ГК — главный корень; БК — боковые корни; ПК — придаточные корни; Чш — чешуевидные листья; Гп — гипокотиль (выделен черным цветом)

Семядоли ведут себя по-разному. Если запасы питательных веществ находились вне зародыша, то семядоли прежде всего всасывают эти вещества. Затем, благодаря росту гипокотыля или сво-

его собственного основания (у однодольных), они могут быть вынесены на поверхность почвы, позеленеть и стать первыми ассимилирующими органами проростка. В этом случае говорят о надземном прорастании. В других случаях семядоли так и остаются под землей, ограничиваясь всасывающей функцией, а первыми ассимилирующими органами становятся следующие за семядолями листья. Это так называемое подземное прорастание. Если запасы были сосредоточены в тканях самих семядолей, то они сначала отдают эти запасы меристематическим тканям зародыша, а сами либо сразу же после этого сморщиваются и отмирают, не выходя из семени, как у дуба, гороха, либо, реже, все-таки выходят после этого на поверхность, зеленеют и функционируют некоторое время как ассимилирующие органы, например у фасоли, частухи (рис. 145–147).

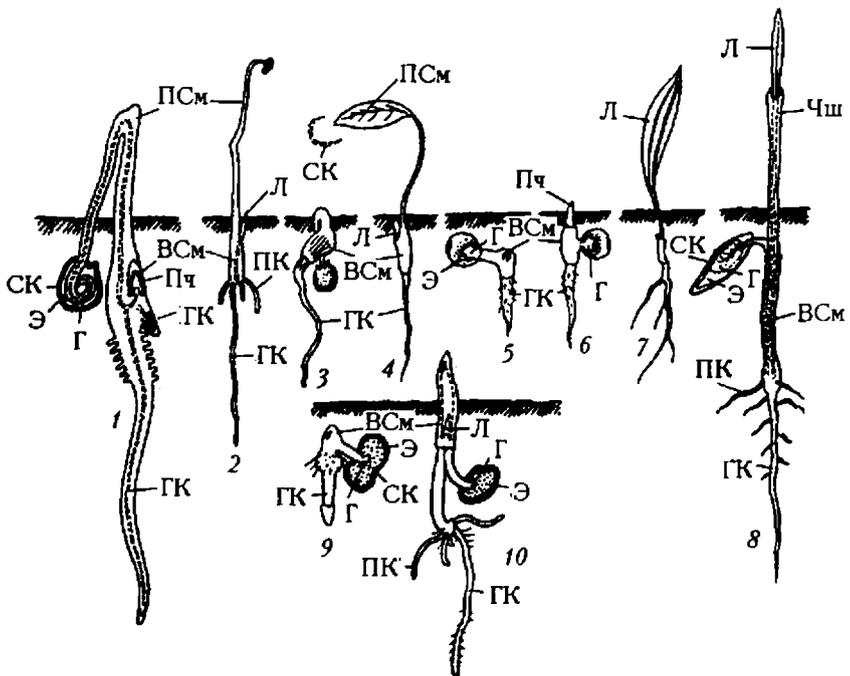


Рис. 145. Прорастание однодольных: надземное (1, 2 — лук репчатый; 3, 4 — вороний глаз); подземное (5–7 — ландыш; 8 — финиковая пальма); полуподземное (9, 10 — традесканция); ВСм — влагалище семядоли; ПСм — пластинка семядоли; Г — гаустория; Пч — почка; Чш — чешуевидный лист; Л — зеленый лист; ГК — главный корень; ПК — придаточный корень; Э — эндосперм; СК — семенная кожура

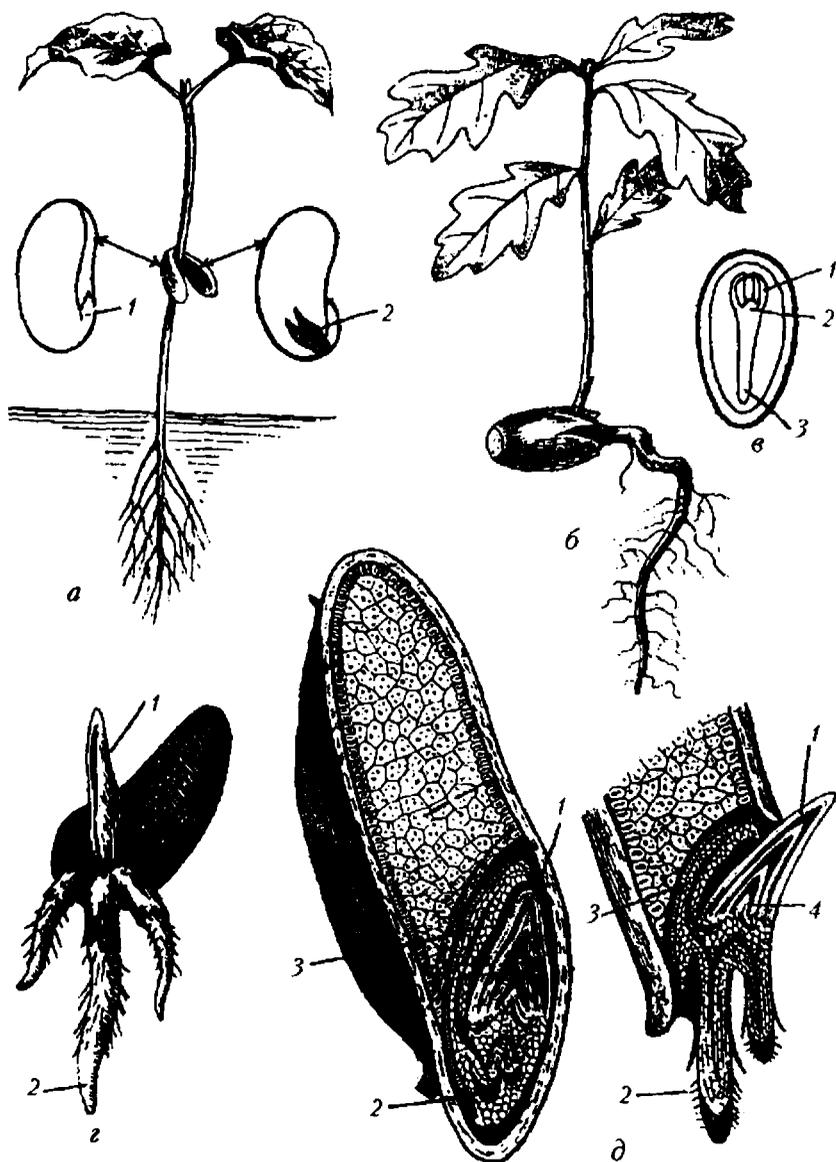


Рис. 146. Строение и прорастание семян двудольных и однодольных растений: а — проросток фасоли (1 — зародыш семени в начальной стадии прорастания; 2 — зародыш с двумя семядолями); б — проросток дуба; в — семя (орешек) кедра (1 — зародыш внутри эндосперма, 2 — почка, 3 — зачаточный корешок); г — общий вид проростка злака; д — продольный разрез семянки (зерновки) в начале прорастания и в дальнейшем (1 — coleoptиль, 2 — корешок, 3 — щиток, 4 — почка)

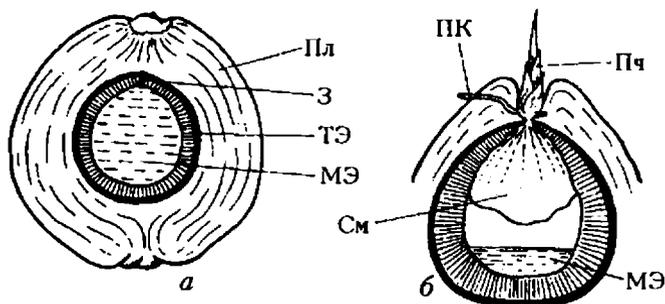


Рис. 147. Прорастание кокосовой пальмы: *a* — кокосовый орех (односемянный плод) до прорастания; недоразвитый зародыш (З) окружен твердой частью эндосперма (ТЭ), внутри находится жидкая часть эндосперма — «кокосовое молоко» (МЭ); Пл — околоплодник; *б* — прорастающий орех, видно разрастание семядоли (См), выполняющей функции гаустория; ПК — придаточные корни; Пч — развертывающаяся почка

Морфология плодов

Плод — характерный орган покрытосеменных растений. Он образуется в результате тех изменений, которые происходят в цветке после оплодотворения. Основную часть его составляет гинецей, однако у многих растений, главным образом обладающих нижней завязью, в образовании плодов принимают участие и другие части цветка, прежде всего цветоложе и цветоножка, а иногда и части соцветия. Подобные плоды раньше называли ложными. В настоящее время этот термин утратил смысл, поскольку плод понимается как видоизмененный после оплодотворения цветок. Разнообразие плодов определяется следующими признаками:

- строением околоплодника;
- способом вскрывания или распадаия;
- особенностями, связанными с распространением.

Околоплодник, или перикарпий, представляет собой разросшуюся и часто сильно видоизмененную стенку завязи, вместе с другими органами цветка вошедшую в состав плода. В околоплоднике различают наружный слой — экзокарпий, средний — мезокарпий и внутренний — эндокарпий. Далекo не всегда их легко разграничить. Наиболее четко все три слоя можно различить в плодах типа костянки: тонкий кожистый экзокарпий, мясистый мезокарпий и твердый эндокарпий. У типичных ягод весь околоплодник сочный, и отдельные слои выделить трудно. Также в сухих плодах в одних случаях можно обнаружить слои различно

дифференцированных клеток (подсолнечник), в других — перикарпий совершенно гомогенен (орешник).

В процессе созревания околоплодник претерпевает существенные биохимические изменения, происходит накопление сахаров, витаминов, различных ароматических веществ, жиров и т.д. У зрелых плодов он, как правило, не содержит хлорофиллоносных слоев. Плоды становятся бурными либо приобретают яркую окраску благодаря образованию каротиноидов, антоцианов и т.п. Ярко окрашены бывают не только сочные, но и сухие плоды, например у некоторых кленов.

Принципы классификации плодов. Определяющим морфологическим признаком плода является тип гинецея, из которого он развивается. В соответствии с типами гинецея различают плоды апокарпии, синкарпии, паракарпии и лизикарпии (три последних являются ценокарпными). В каждом из названных типов выделяют подчиненные группы (также в связи с основными направлениями эволюции гинецея). Среди многосемянных и односемянных апокарпиев есть полимерные, т.е. возникшие из нескольких или многих плодолистиков, и мономерные. В каждом из ценокарпных типов можно различать верхние и нижние (образовавшиеся из верхней или нижней завязи) многосемянные и односемянные варианты. Наконец, в каждом из последних могут существовать плоды, разные по способу вскрывания и распространения.

В некоторых случаях возможна и искусственная классификация, основанная, главным образом, на признаках внешней морфологии. Все плоды делятся при этом на сочные и сухие. Последние подразделяют на вскрывающиеся и невскрывающиеся и т.д. При этом одним термином обозначают часто совершенно различные объекты. Так, орешками называют возникающие из одного плодолистика плодики лютиковых и плоды березовых, образующиеся из ценокарпного гинецея с нижней завязью.

Вскривание плодов. Под вскрыванием понимают освобождение семян до их прорастания. При этом в определенных участках перикарпия образуются специальные разделительные ткани. В огромном большинстве случаев вскрывание характерно для сухих многосемянных плодов. В других случаях околоплодники постепенно разрушаются от механических воздействий, деятельности микроорганизмов и т.п. Такие плоды называют невскрывающимися.

Чаще всего вскрывание происходит продольными щелями. При этом щели возникают по брюшному шву, по средней жилке плодолистика или по его поверхности. В синкарпных плодах может происходить разрыв по перегородкам, т.е. в плоскости срастания плодолистиков. В этом случае говорят о септицидных плодах, в отличие от локулицидных, вскрывающихся по гнездам (рис. 148, 149). Паракарпные и лизикарпные плоды вскрываются по местам срастания плодолистиков (крестоцветные, маковые, гвоздичные) или по их средней жилке (фиалковые, ивовые). Продольное вскрывание может быть полным (створками) или неполным, например зубчиками, что особенно характерно для гвоздичных, или дырочками (маки). Обычно неполное вскрывание представляет собой более прогрессивный способ, чем полное, и может быть выведено из последнего. Иногда происходит весьма своеобразное поперечно-кольцевое вскрывание (белена, амарант), которое сопровождается образованием крышечки.

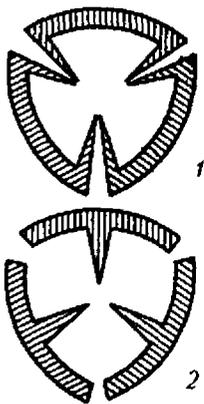


Рис. 148. Схема, показывающая септицидное (1) и локулицидное (2) вскрывание плодов

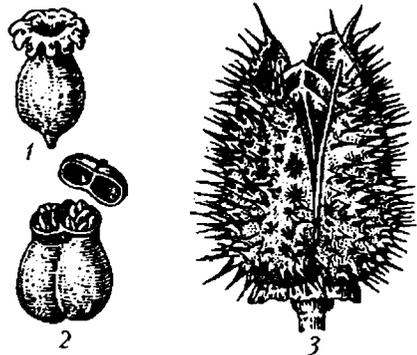


Рис. 149. Различное вскрывание коробочек: 1 - зубчиками (примула); 2 - крышечкой (белена); 3 - створками (дурман)

Распадающиеся плоды по сравнению с вскрывающимися также, как правило, более эволюционно развиты. Они делятся на две группы:

— *дробные*, которые распадаются продольно в плоскости срастания плодолистиков. При этом образуются замкнутые односемянные мерикарпии (зонтичные, молочай). Варианты дробных плодов относятся к ценокарпиям;

— *членистые*, включающие как апокарпные, так и ценокарпные варианты. Они распадаются поперечно в плоскостях, перпендикулярных продольной оси плодолистика. При этом членики обычно остаются замкнутыми благодаря формированию поперечных ложных перегородок между ними. Членистые плоды особенно характерны для растений, населяющих районы с засушливым климатом.

Апокарпные плоды возникают из цветков с апокарпным гинецеом (рис. 150). Самый примитивный, исходный тип такого плода — многолистовка, представляющая собой собрание листовок.

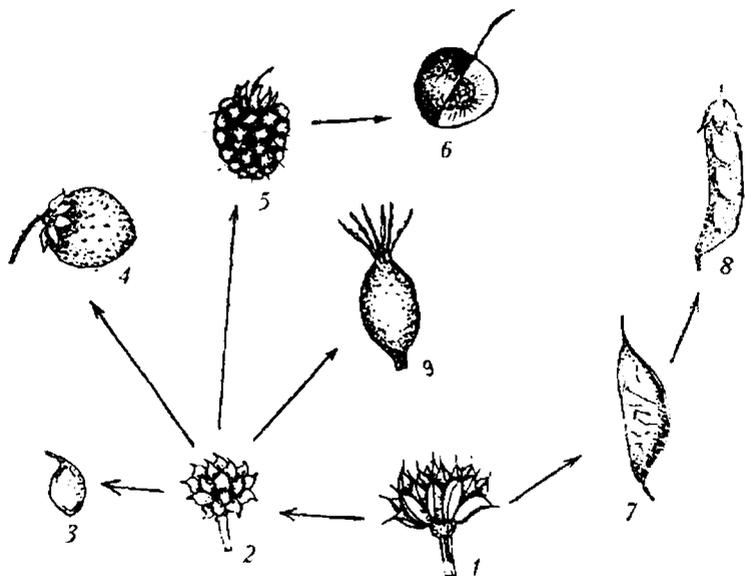


Рис. 150. Плоды апокарпии: 1 — многолистовка (огонек, таволга); 2 — многоорешек (лютик, лалчатка, гравилат); 3 — орешек; 4 — земляничина (клубника); 5 — многокостянка (малина, костяника); 6 — костянка (черемуха, вишня); 7 — однолистовка (живокость); 8 — боб (горох, акация); 9 — цинародий (шиповник)

Листовкой называют сухой многосемянный плод, образованный одним плодолистиком (например, у лютиковых, розоцветных) и вскрывающийся с одной стороны: обычно с брюшной (по шву), реже со спинной. Сколько плодолистиков в цветке, столько и листовок входит в состав многолистовки. Плод может состоять из одной листовки, если гинецей в цветке представлен одним плодолистиком. Редко встречаются сочные, как правило не вскрывающиеся, многолистовки (лимонник китайский).

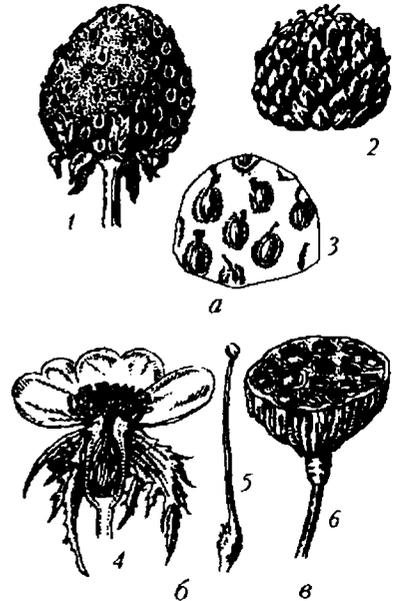
Уменьшение количества семян в каждом плодике до одного ведет к образованию многоорешка, характерного для многих лютиковых, розоцветных и некоторых однодольных (частуха). Если из листовки семена высыпаются, то орешки сами отрываются от цветоложа и разбрасываются. Вариантами их являются такие плоды, как земляничина и цинародий. Земляничина представляет собой разросшееся мясистое цветоложе, в которое погружены орешки. У цинародия они находятся внутри более или менее мясистого бокаловидного гипантия (такой плод характерен для шиповника).

Оригинальный тип многоорешка у индийского лотоса. Каждый плодик погружен в особое углубление дисковидного сильно разросшегося губчатого цветоложа (рис. 151).

Многокостянки и костянки также нередко встречаются среди апокарпных сочных плодов. Многокостянками обладают различные представители рода *Rubus* (малина, ежевика и др.). Плод этих растений состоит из многих мелких костянок, располагающихся на общем вытянутом цветоложе. Каждая костянка имеет сочный мясистый мезокарпий и каменистый эндокарпий, внутри которого заключено единственное семя. Число костянок варьируется от трех — шести у костяники до нескольких десятков у малины и ежевики.

Однокостянки хорошо известны, поскольку ими обладают все представители подсемейства сливовых семейства розоцветных, очень широко распространенные в культуре (персик, абрикос, слива и др.). У них особенно четко проявляется дифференциация слоев околоплодника на кожистый экзокарпий, сочный мезокарпий и каменистый эндокарпий.

Рис. 151. Многоорешек земляники *Fragaria vesca* (а); шиповника *Rosa* (б) и лотоса *Nelumbo nucifera* (в): 1 — земляничина; 2 — плодолистки во время цветения; 3 — разрастающееся между плодолистками цветоложе; 4 — продольный разрез через цветок шиповника; 5 — пестик шиповника; 6 — поперечный разрез плода лотоса



Другое направление эволюции листовки привело к возникновению боба. Он отличается от листовки главным образом тем, что вскрывается и по брюшному шву, и по средней жилке плодолистика. Кроме того, боб возникает всегда из мономерного гинецея. Специализация по сравнению с листовкой заключается в том, что по созревании боба створки могут мгновенно закручиваться и разбрасывать семена, чему способствуют особые тяжи механических волокон в мезокарпии. Вскрывающийся двумя створками сухой многосемянный боб свойствен большинству мотыльковых (астргалы, горошки, люпины и др.). Встречаются и членистые бобы (копеечник, верблюжья колючка). Редукция числа семязачатков приводит к возникновению односемянных, не вскрывающихся подобно орешкам бобов (многие клевера, люцерны, эспарцеты).

Синкарпные плоды развиваются из гинецея, в котором плодолисточки срастаются своими боковыми сторонами (рис. 152). Цветки с синкарпным гинецеем, а следовательно, и плоды синкарпии широко распространены в разных группах двудольных и однодольных растений и очень разнообразны. В связи с этим их подразделяют на верхние (образуются из цветка с верхней завязью) и нижние (из цветка с нижней завязью).

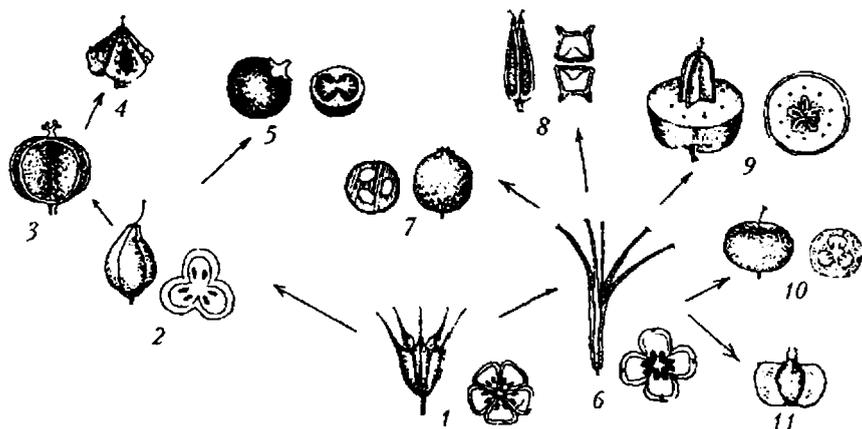


Рис. 152. Плоды-синкарпии: 1 — многолистовка (чернушка); 2 — верхняя синкарпная коробочка (лилия); 3 — дробная коробочка (молочай); 4 — карцерули (незабудка); 5 — уха (паслен); 6 — нижняя синкарпная коробочка (иван-чай); 7 — нижняя синкарпная костянка (калина); 8 — вислоплодник (зонтичные); 9 — яблоко (яблоня); 10 — бакка (клюква); 11 — орех (береза)

Наиболее близок к апокарпным плод, называемый синкарпной многолисточкой. Он состоит из многочисленных листовок, сросшихся между собой только в нижней части. Вскрываются они в верхней, несросшейся части по брюшному шву. Подобные плоды встречаются у некоторых лютиковых (чернушка).

При полном срастании плодолистиков развивается синкарпная коробочка. Это сухой плод, полость которого разделена перегородками на гнезда, содержащие семена. По внешнему виду коробочки нельзя определить, из какого количества плодолистиков она образовалась, это устанавливается на поперечном срезе по числу гнезд. Способы вскрывания коробочек различны: трещинами по гнездам (тюльпан, вероника), по перегородкам (наперстянка, зверобой), крышечкой на верхушке (подорожник, амарант, белена).

Чрезвычайно разнообразны среди синкарпных плодов так называемые дробные, распадающиеся по перегородкам на мерикарпии, соответствующие отдельным плодолистикам. В простейших случаях они еще близки к раскрывающимся (дробные коробочки молочаев). Хорошо известны и распадающиеся на незамкнутые односемянные доли плоды (лепешечки мальвовых). При этом вскрывания как такового не происходит. К дробным плодам принадлежит и двукрылатка клена, снабженная двумя направленными в стороны крыльями.

Особый тип распадающегося верхнего синкарпия представляют собой ценобии, или карцерули, характерные для семейств бурачниковых и губоцветных. Распадание происходит не только по перегородке между двумя плодолистиками, но и по дополнительной перегородке, перпендикулярной к первой. Таким образом, из завязи, состоящей из двух плодолистиков, образуются четыре «орешка» — эрема.

Существует немало растений с синкарпными сочными плодами. Верхняя синкарпная ягода известна, например, у винограда, вороньего глаза, картофеля, помидоров и др. Здесь, в отличие от костянок, весь околоплодник сочный, а кожура семян — твердая, содержащая каменистые клетки.

Ценокарпная костянка, или пиренарий, имеет твердый деревянистый эндокарпий, окружающий семя. В отличие от апокарпной многокостянки пиренарий возникает из ценокарпного гинецея и содержит внутри две или несколько косточек, в зависимости от числа фертильных гнезд. Синкарпные костянки, происходящие из верхней завязи, известны, например, у крушины, толокнянки,

липы. Иногда количество косточек редуцируется, и тогда образуется одногнездный пиренарий типа плода кокосовой пальмы, в обиходе называемый кокосовым орехом. Семя этой пальмы одно из самых крупных и обладает жидким вначале эндоспермом, который употребляется под названием «кокосовое молоко». Очень своеобразным верхним сочным синкарпным плодом является гесперидий цитрусовых. Развивающийся из стенки завязи околоплодник дифференцирован на плотный кожистый экзокарпий с большим количеством эфирного масла, окрашенный каротиноидами в желтый или оранжевый цвет, и губчатый белый мезокарпий. Съедобная мякоть плодов — пульпа — возникает из эндокарпия в результате появления выростов, развивающихся в сочные мешочки, постепенно заполняющие гнезда завязи ирастающие между семенами.

Синкарпии, образующиеся из цветков с нижней завязью, также разнообразны. Нижняя синкарпная коробочка встречается, например, у ириса, кипрея. Из нижних и полунижних завязей появляются дробные плоды (подмаренники, ясменники).

Дробный синкарпий с сухим околоплодником, происходящий из нижней завязи, характерен для всех представителей семейства зонтичных. Он развивается из двух плодолистиков и распадается на два мерикарпия. Мерикарпии висят на общей плодоножке — карпофоре. Такой плод называется вислоплодником.

Сочные синкарпные плоды, возникающие из нижних завязей, обычны для семейств брусничных и жимолостных. У брусники, черники, жимолости образуются ягоды, у бузины, калины — многокосточковые пиренарии. Нижними синкарпными костянками являются и плоды тропического кофейного дерева. К таким же ягодам относятся плоды банана, хотя они мало похожи на ягоды в обычном понимании. Экзокарпий у них кожистый и относительно толстый, внутренние слои образуют сочную мучнистую мякоть. Культивируемые бессемянные формы банана известны всем.

Очень своеобразный плод, развивающийся из цветка с нижней завязью, — яблоко. Плоды этого типа характерны для подсемейства яблоневых семейства розоцветных, в частности для яблони, груши, рябины, боярышника. Мясистая часть их формируется из разрастающегося гипантия и наружных слоев околоплодника. Хрящеватый пергаментобразный эндокарпий окружает гнезда, в которых находятся семена.

Весьма интересен плод граната — гранатина. Он развивается из нижней завязи, имеет сухой кожистый околоплодник, раскрывающийся при созревании неправильными трещинами. Гнезда заполнены крупными семенами с ярко-красной сочной кожурой.

Среди нижних односемянных синкарпиев наиболее известны плоды представителей семейств березовых и буковых. Весьма специализированным плодом является орех, например, орешника, или лещины. Гинецей в данном случае образован двумя плодолистиками, в каждом гнезде завязи закладывается по одному семязачатку. Но в процессе развития появляется лишь один семязачаток в единственном гнезде завязи. Такие плоды называются псевдомонокарпными. Орех может быть довольно крупным, как у лещины, либо относительно маленьким, как у ольхи. Нередко мелкие орехи называют орешками, что, конечно, неверно, поскольку орешек — это апокарпный, а не синкарпный плод. Иногда такие плоды имеют крыловидные выросты на околоплоднике для распространения ветром, тогда их называют крылатыми (береза). Околоплодник ореха чаще всего сильно склерифицируется, становится деревянистым, как у лещины (рис. 153), но может быть и кожистым, как у березы.

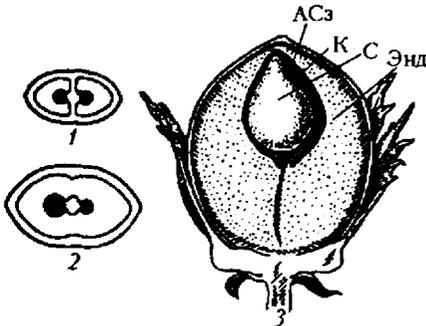


Рис. 153. Орех лещины (*Corylus avellana*): 1 — диаграмма завязи; 2 — то же на более поздней стадии; 3 — продольный разрез через незрелый плод. С — семя; К — колонка; АСз — abortированный семязачаток; Энд — эндокарпий

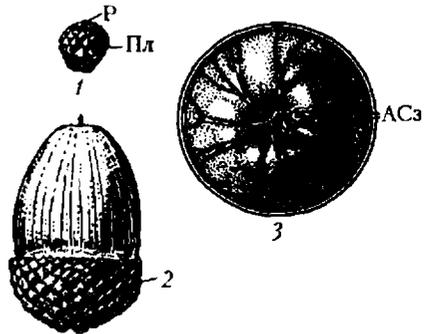


Рис. 154. Желудь дуба (*Quercus robur*): 1 — плод на ранней стадии развития; 2 — зрелый плод; 3 — плод снизу после удаления околоплодника; АСз — abortированный семязачаток; Р — рыльце; Пл — плюска

К ореху близок желудь, имеющий кожистый или деревянистый околоплодник. У основания желудь окружен особым образованием — плюской, представляющей собой сросшиеся стерильные

оси соцветия (дуб, каштан). Это также псевдомонокарпный плод. Он образован тремя плодолистиками. В каждом плодолистике закладываются по два семязачатка, один из которых редуцируется (рис. 154).

Паракарпные плоды развиваются из цветков с паракарпным гинецеем (рис. 155). Среди них встречаются многосемянные и

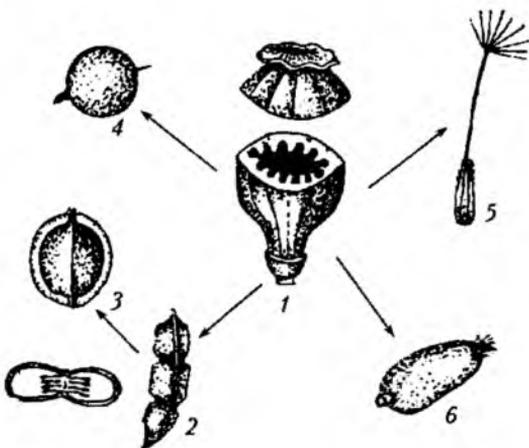


Рис. 155. Плоды-паракарпии: 1 — коробочка (мак); 2 — стручок (сурежка); 3 — стручочек (бурачок); 4 — ягода (смородина); 5 — семянка (одуванчик); 6 — зерновка (злак)

К этому времени семена отделяются от плацент, а плаценты — от створок и формируют в центре так называемую рамку. У мака коробочка шаровидная или продолговатая, развивается из нескольких плодолистиков, открывается дырочками под сидячим звездчатым рыльцем.

Стручок — сухой паракарпий, появляющийся из двух плодолистиков, открывающийся створками. Разница между ним и паракарпной коробочкой в существовании перегородки, которая, в отличие от синкарпного гинецея, образована не стенками плодолистиков, а представляет собой вырост плацент и поэтому называется ложной перегородкой. К ней прикрепляются семена. Стручки — характерные плоды семейства крестоцветных, они очень разнообразны. Большей частью встречаются такие, у которых длина значительно превышает ширину (собственно стручки). Незначительная группа крестоцветных имеет стручочки, у кото-

односемянные, вскрывающиеся и не вскрывающиеся, верхние и нижние. К исходным типам таких плодов принадлежат паракарпные коробочки и стручки. Первые характерны, в частности, для семейства маковых.

Коробочка — сухой одногнездный плод с постенным прикреплением семян. Например, у чистотела коробочка удлиненная, стручковидная, образуется из двух плодолистиков. Раскрывается она по швам двумя створками.

рых длина меньше ширины. Стручочки могут быть многосемянными, со вскрывающимися створками так же, как стручки (пасушья сумка, ярутка), или односемянными, нераскрывающимися (крупка).

Многие растения обладают сочными паракарпными плодами. Верхняя паракарпная ягода встречается у белокрыльника и хорошо известно в тропиках дынное дерево, нижние свойственны кактусовым и крыжовниковым (рис. 156).

Особого типа нижние паракарпные плоды образуются у растений семейства тыквенных. Их тыква характеризуется твердым кожистым экзокарпием и мясистым мезокарпием. Полость ее заполнена плацентами, нередко очень сочными. У некоторых тыквенных в клетках внутренних слоев околоплодника при созревании возникает высокое осмотическое давление, вызывающее вскрывание плодов и разбрасывание семян на довольно значительное расстояние (на несколько метров у бешеного огурца — *Ecballium elaterium*).

Отдельное место среди паракарпиев занимают односемянные невскрывающиеся плоды — семянка и зерновка, которые называются псевдомонокарпными. Семянка характерна для всех сложноцветных. Она образуется из нижней паракарпной завязи: из двух плодолистиков, каждый из которых несет по одному семязачатку. В процессе развития один семязачаток редуцируется, и плод имеет одно семя. Семенная кожура сильно редуцирована, и тонкий кожистый околоплодник хорошо от нее отделяется. Семянки часто несут различные придатки, способствующие распространению.

Зерновка свойственна всем злакам. Она развивается из верхней паракарпной завязи: из двух плодолистиков, несущих по одному семязачатку. Так же, как и при образовании семянки, только из одного семязачатка развивается семя, второй редуцируется.

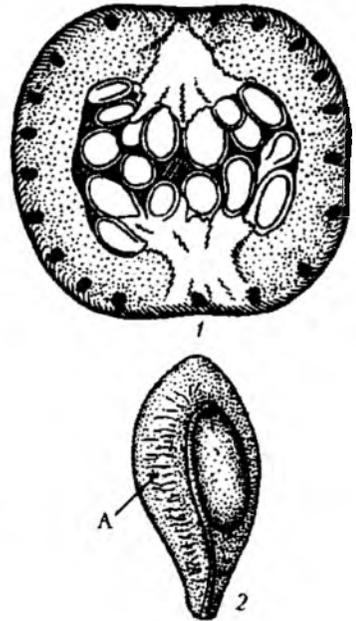


Рис. 156. Нижняя паракарпная ягода крыжовника (*Ribes grosularia*): 1 — поперечный разрез через незрелый плод; 2 — семя со слизистым ариллусом (А)

Околоплодник очень тонкий, настолько плотно прилегающий к семенной коже, что кажется сросшимся с ней.

Лизикарпные плоды образуются из цветков с лизикарпным гинецеем (рис. 157). Они сухие, и семена в них находятся на центральной колонке. Исходным типом лизикарпного плода является коробочка (характерна для гвоздичных). Ей свойственно неполное вскрывание: не створками, а зубчиками на верхушке.

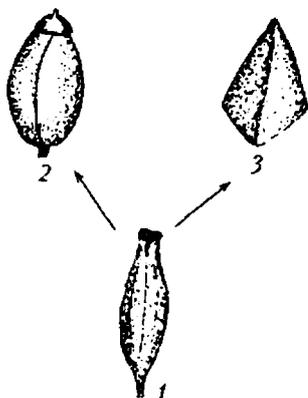


Рис. 157. Плоды лизикарпии: 1 — коробочка (гвоздика); 2 — крыночка (аначалтис); 3 — орех (лебедя)

Другая разновидность лизикарпия — лизикарпный орех. Это сухой одногнездый невскрывающийся плод, развивающийся из завязи, состоящей из двух или нескольких плодолистиков, но только из одного семязачатка появляется семя. Таким образом, это псевдомонокарпный плод. Он характерен для таких семейств, как гречишные, маревые, амарантовые.

Соплодия. Под соплодием в узком смысле понимают результат срастания и превращения как бы в один плод

нескольких плодов, возникших из отдельных цветков одного соцветия. Например, так называемая туговая ягода у шелковицы представляет собой соплодие, образованное сросшимися плодами, съедобная окрашенная часть которых — это разросшиеся околоцветники. Другой пример — соплодие ананаса из семейства бромелиевых. Здесь ось соцветия срастается с многочисленными завязями и основаниями кроющих листьев в мясистую сочную ткань. Сходные соплодия образуются и у хлебного дерева (*Artocarpus*). На верхушке их всегда имеется побег с пучком зеленых листьев.

В широком смысле соплодием называют любое соцветие в период плодоношения независимо от срастания или обособленного положения плодов. Например, так можно назвать кисть черемухи, початок аира, головку клевера, корзинку подсолнечника. Классифицировать соплодия можно на основе соцветий, из которых они возникают.

Распространение плодов и семян

Плоды и семена распространяются воздушными течениями (анемохория), водой (гидрохория), животными (зоохория) и человеком (антропохория) (рис. 158, 159). Кроме того, некоторые плоды (недотрога, бешеный огурец) обладают способностью активно разбрасывать семена.

Мелкие семена анемохорных растений, например орхидных и заразиховых, масса которых составляет тысячные доли миллиграмма, легко разносятся даже очень слабыми воздушными течениями при осязательном отсутствии ветра. Более крупные анемохорные семена имеют волоски или различные выросты, облегчающие парение в воздухе. Волоски развиты, в частности, у различных ивовых (ива, осина) и кипрейных (иван-чай). Образующиеся в огромных количествах семена тополя дают столь известный горожанам тополиный пух. Подобными приспособлениями обладают и плоды. У большинства сложноцветных плод имеет хохолок (паппус) из простых или перистых волосков.

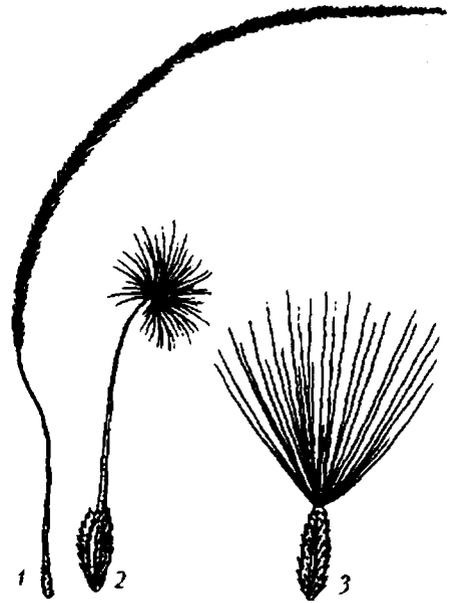


Рис. 158. Плоды, распространяемые ветром: 1 — зерновка ковыля (*Stipa*) с длинной перистой осью; 2 — семянка одуванчика (*Taraxacum*); 3 — семянка василька (*Centaurea*)



Рис. 159. Зоохорные плоды: а — чернокорень (*Cynoglossum officinale*); б — прицепник (*Caucalis lappula*): 1 — сложенный зонтик; 2 — плод

Сходную роль играют остающиеся при плодах перистые столбики некоторых розоцветных, лютиковых, гераниевых, перистые остикохвелей, достигающие в длину 20 см. Крылатые пленчатые выросты образуются на плодах вязов, ясеней, кленов, берез и других, главным образом древесных, растений. Крылатыми нередко бывают и семена, например у ряда гвоздичных.

Наконец, с распространением плодов связано возникновение жизненной формы перекасти-поле, характеризующейся обильным ветвлением, начинающимся недалеко от поверхности земли, и шарообразной кроной. Такие растения, отламываясь от своих подземных частей, перегоняются ветром по степи, покрывая значительные расстояния и образуя настоящие завалы в низких местах.

Водой распространяются плоды и семена растений, живущих в водоемах или на их берегах. Часто они имеют придатки в виде крылышек, парашютиков. Хороший пример представляют вздутые мешочки осок, заключающие внутри плоды.

Многие плоды разносятся с помощью животных и человека. Они чрезвычайно разнообразны по внешнему виду и строению, бывают как сухими, так и сочными. Сухие зоохорные плоды обладают различными крючками, щетинками, шипиками. Они развиваются у бурачниковых (липучка, чернокорень), зонтичных (дикая морковь, прицепник), сложноцветных (череда). Аналогичные образования у лопуха возникают на листочках обертки и способствуют распространению целых корзинок. Зоохорны и почти все сочные плоды. Большинство их поедается птицами (орнитохория), которые выбрасывают непереваривающиеся семена. Последние защищены от переваривания либо каменистым эндокарпием, либо твердой семенной кожурой.

Семена многих растений распространяются с помощью муравьев (мирмекохория). Они имеют обычно мясистые придатки на семенной кожуре, которые и привлекают муравьев (например, фиалка, чистотел, гусиный лук, хохлатка и др.).

Антропохория тесно связана с хозяйственной деятельностью человека. В частности, антропохорами являются все сорные растения.

Соцветия как особый тип побеговых систем

Часть побеговой системы покрытосеменного растения, служащую для образования цветков, называют соцветием. Оно обычно более или менее отграничено от вегетативной части растения.

Переход побега к цветению сопровождается интенсификацией и ускорением процессов роста и формообразования. При этом верхушечные меристемы большинства побегов преобразуются в цветки, и поэтому такие побеги оказываются неспособными к дальнейшему росту. После отцветания и плодоношения соцветия или их части отмирают и опадают с растения.

Листья в области соцветия могут быть разными. Соцветия, в которых прицветники (т.е. кроющие листья) имеют хорошо развитые зеленые пластинки, называют фрондозными, облиственными (например, фуксия, очанка, фиалка трехцветная). Брактеозными считаются те, где прицветники представлены чешуевидными незелеными листьями — брактеем (ландыш, сирень, вишня). Наконец, у голых (эбрактеозных) соцветий прицветники вообще отсутствуют (пастушья сумка и другие крестоцветные). Между этими тремя вариантами существуют разнообразные переходные.

В соцветиях благодаря обильному ветвлению множество цветков может сосредоточиться в непосредственной близости друг от друга. Это повышает вероятность их перекрестного опыления. В зависимости от степени разветвления соцветия делят на простые и сложные. У простых на главной оси располагаются одиночные цветки и, таким образом, ветвление не превышает двух порядков (черемуха, подорожник, ландыш). У сложных соцветий на главной оси расположены не одиночные цветки, а частные соцветия (их называют еще парциальными или элементарными), т.е. ветвление достигает трех, четырех и более порядков (сирень, калина, морковь).

Способ нарастания осей соцветия может быть моноподиальным или симподиальным. В случае моноподиального нарастания каждая из них формируется благодаря деятельности одной апикальной меристемы и, следовательно, является побегом одного порядка. Соцветия с такими осями называют моноподиальными (рацемозными) или ботрическими (иван-чай, пастушья сумка и др.). Если оси составные и нарастают симподиально, представляя собой совокупность побегов нескольких порядков, соцветия относят к симподиальным, или цимозным (забудка, картофель и др.).

У одних растений апикальные меристемы в конце концов расходуются на формирование верхушечного цветка, в этом случае соцветия относят к закрытым (определенным). Верхушечные цветки обычно опережают в развитии несколько нижележащих боковых, раскрываясь раньше них, поэтому закрытые соцветия называют

еще верхоцветными. У других растений апикальные меристемы остаются в вегетативном состоянии, и их соцветия именуют открытыми или неопределенными. В них цветки распускаются последовательно снизу вверх, поэтому такие соцветия называют еще бокоцветными.

Охарактеризованные выше признаки соцветий в большинстве случаев не зависят друг от друга и могут встречаться поэтому в разнообразных сочетаниях, но некоторые из них взаимосвязаны. Например, цимозные соцветия, как правило, бывают сложными, простые же — моноподиальными, хотя среди моноподиальных встречаются и сложные. Симподиальные соцветия относятся к верхоцветным, определенным, или закрытым, моноподиальные же — как к неопределенным, бокоцветным, или открытым, так и к определенным, верхоцветным, или закрытым.

Классификация соцветий. В основе описательной классификации соцветий лежат два признака: способ нарастания осей и степень их разветвленности. Соответственно выделяют рацемозные (моноподиальные) и цимозные (симподиальные) соцветия. В сложных соцветиях нередко сочетаются разные способы нарастания осей: главная ось моноподиальна, боковые — симподиальны. Такой комбинированный вариант называют тирсом или тирзусом.

Современная морфологическая описательная классификация соцветий выглядит следующим образом (рис. 160).



Рис. 160. Морфологическая классификация соцветий

Простые соцветия. Ветвление осей этих соцветий не превышает двух порядков, поскольку все цветки располагаются только

на главной оси (рис. 161). Основной вариант простых соцветий — кисть — характеризуется удлиненной главной осью и цветками на хорошо выраженных цветоножках более или менее одинаковой длины. Внешний облик кистей может сильно варьироваться. Они бывают фрондозными (фиалка трехцветная), брактеозными (черемуха), фрондозно-брактеозными (иван-чай), голыми (сурепка), открытыми (гиацинт), закрытыми (колокольчик персиколистный), многоцветковыми (вероника длиннолистная), одно- и двучетковыми (горох посевной).

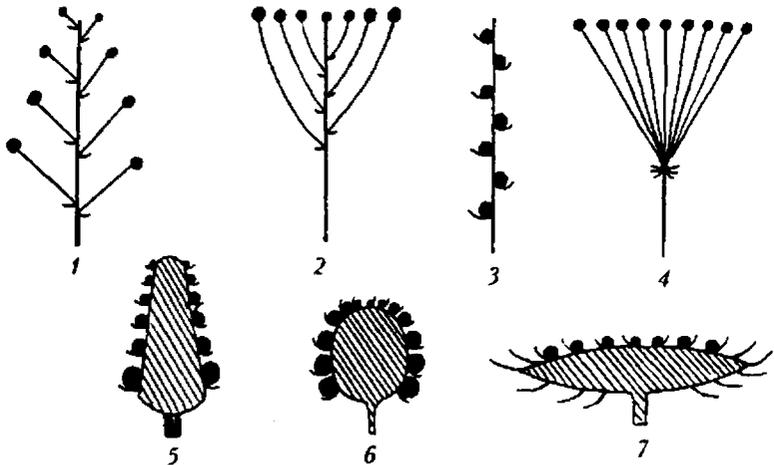


Рис. 161. Простые соцветия: 1 — кисть; 2 — щиток; 3 — колос; 4 — зонтик; 5 — початок; 6 — головка; 7 — корзинка

Если нижние цветоножки намного длиннее верхних и все цветки располагаются в одной плоскости, соцветие называют щитком (садовая груша).

Соцветие с хорошо развитой осью и сидячими цветками — это колос (подорожник, ятрышник), а такое же, но с толстой мясистой осью — початок (белокрыльник, айр).

В тех случаях, когда главная ось сильно укорочена, а цветки располагаются на развитых цветоножках одинаковой длины, формируется зонтик (проломник, чистотел, примула). Если же она укорочена, а цветки сидячие или цветоножки плохо развиты, соцветие именуют головкой (клевер, люцерна). Наиболее специализированный вариант простых соцветий — корзинка — характерен для представителей обширного семейства сложноцветных.

В корзинке мелкие сидячие цветки плотно располагаются на поверхности плоской или конусовидной оси соцветия. Ее иногда называют общим цветоложем, что неверно: цветоложе, т.е. ось цветка, у сложноцветных включено в состав нижней завязи. Корзинки — открытые бокоцветные соцветия. Цветки в них распускаются центростремительно: первыми — те, что на периферии, последними — находящиеся в центре.

Снизу и с боков ось окружена оберткой, составленной присоединенными цветными листьями. Обертка защищает молодые, еще не раскрывшиеся корзинки. Строение ее листьев у сложноцветных очень разнообразно, в связи с чем, помимо защитной, она может выполнять и другие функции. У лопуха, например, верхушки листьев обертки крючковидные и соплодия легко цепляются за проходящих мимо животных, таким путем она способствует распространению плодов. У бессмертника эти листья ярко окрашены и привлекают к корзинкам насекомых-опылителей. Цветки в корзинках ряда видов (ромашка, василек, нивяник) дифференцированы: по краю располагаются бесплодные цветки с крупными, ярко окрашенными венчиками, в центре — мелкие, невзрачные, но зато формирующие плоды. Внешний облик корзинок имитирует строение одиночных цветков: обертка аналогична чашечке, яркие краевые цветки — венчику. Такая структура обеспечивает защиту молодых корзинок, а позже привлекает опылителей и гарантирует успешное опыление цветков.

Сложные ботрические (ботриоидные) соцветия. В эту группу входит ряд соцветий (рис. 162). Например, двойные кисти — такие сложные соцветия, в которых на удлиненной моноподиальной главной оси располагаются пазушные простые кисти. Они свойственны растениям семейства мотыльковых, некоторым видам рода вероника и др.

К двойным (сложным) кистям близки сложные зонтики, присущие семейству зонтичных. В них верхняя часть главной оси укорочена, и на ней расположена розетка пленчатых прицветников, именуемая оберткой. Из пазух прицветников выходят цветоносы — стрелки, завершающиеся частными соцветиями — простыми зонтиками, которые обычно называют зонтичками.

Цветки в них развиваются из пазух прицветничков, составляющих оберточку. Соцветия зонтичных открытые, и цветки в них распускаются центростремительно. Длина стрелок и цветоно-

жек уменьшается от периферии к центру. В результате как зонтички, так и цветки в них располагаются обычно в одной плоскости. У некоторых зонтичных прицветники редуцированы и обертки, а иногда и оберточники отсутствуют. У других же (например, у моркови) листья обертки сравнительно крупные, перистые.

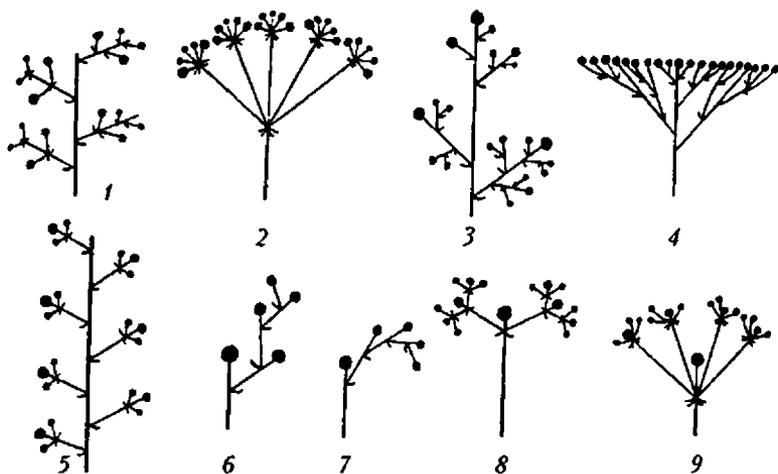


Рис. 162. Сложные соцветия: 1 — двойная кисть; 2 — сложный зонтик; 3 — метелка; 4 — щитовидная метелка; 5 — тирс; 6 — извилина; 7 — завиток; 8 — дихазий; 9 — плейохазий

Для многих злаков (пшеница, рожь, ячмень и др.) характерны сложные колосья, также морфологически близкие к двойным кистям. В этих соцветиях на удлиненной главной оси двурядно (реже спирально) сидят частные соцветия — колоски. Кроющие листья, т.е. прицветники, обычно отсутствуют. В каждом колоске один или несколько (до 10) сидячих цветков. У других злаков (овес, мятлик и др.) колоски располагаются на длинных ветвящихся ножках, и тогда возникают метельчатые соцветия.

Они отличаются от двойных кистей более обильным ветвлением и тем, что нижние парциальные соцветия у них развиты и ветвятся гораздо сильнее верхних; в результате типичные метелки имеют пирамидальную форму (сирень, щавель конский, спирея иволистная и др.). Метелки весьма многообразны. Они бывают открытыми и закрытыми, фрондозно-брактеозными и брактеозными, с очередным, супротивным и мутовчатым расположением боковых веточек. Кроме типичной пирамидальной, встречаются и другие формы. Так, при сильном сокращении числа парциальных

соцветий и резком обеднении верхних из них метелка становится щитковидной (калина, бузина, рябина), иначе называемой сложным щитком. Если центральные оси нижних ветвей намного перерастают таковые у верхних, формируются кубковидные метелки, или антелы, как, например, у лабазника. При уменьшении числа цветков и ослаблении ветвлений возникают щитки (садовая груша), зонтики (дикие груши, яблони), кисти (ирга) и даже одиночные цветки (альпийские колокольчики).

Помимо перечисленных соцветий, имеется еще ряд типов, у которых ветвление главной оси отличается от такового у парциальных соцветий. Их называют агрегатными. Они очень разнообразны. Например, метелка зонтиков — это метельчато ветвящееся соцветие, несущее на конечных осях простые зонтики (аралия маньчжурская), у метелки корзинок на конечных осях — парциальные соцветия (полынь обыкновенная). Существуют также кисть корзинок (череда поникшая), колос корзинок (сушеница лесная) и другие варианты агрегатных соцветий (рис. 163).

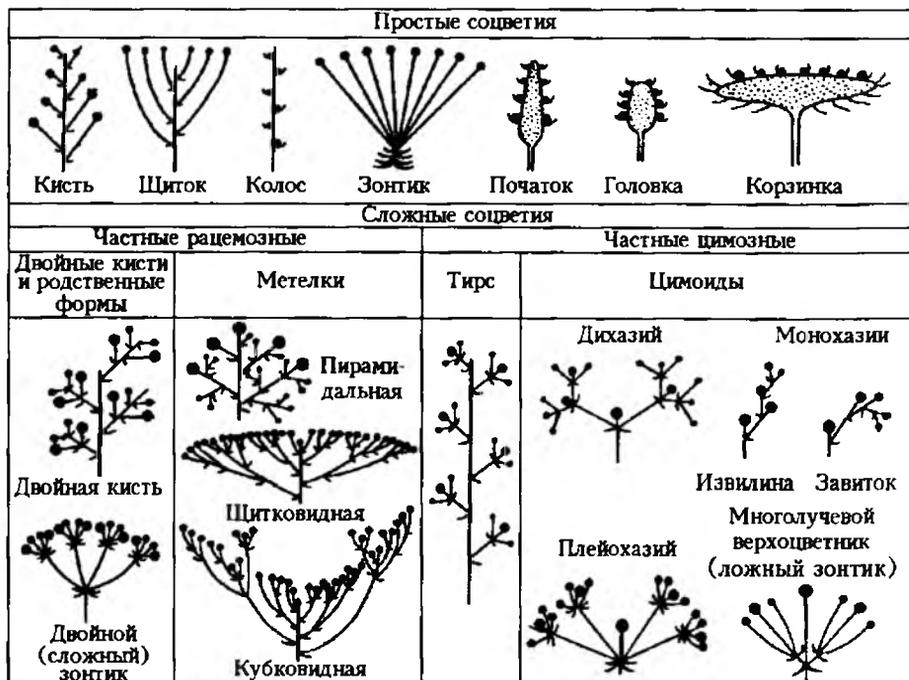


Рис. 163. Схема простых и сложных соцветий

Цимозные (цимоидные) соцветия обладают симподиальным нарастанием. Главная ось в них не выражена. Они делятся на три основных варианта: дихазии, монохазии и плейохазии, в зависимости от того, сколько боковых осей сменяют в ходе симподиального нарастания одну материнскую ось.

Дихазиями называют цимозные соцветия, в которых каждая ось несет две оси следующего порядка. Дочерние оси здесь появляются в верхней части материнской и перерастают ее верхушку. В результате цветки более низких порядков оказываются внизу соцветия, а более высоких — наверху. Встречаются дихазии у растений как с супротивным (звездчатки, ясколки), так и с очередным (земляника, лапчатки, манжетки) расположением листьев на вегетативных побегах.

Если нижние участки осей (до прицветников) сильно укорочены, дихазии приобретают облик зонтика (пеларгония, костенец зонтичный). Иногда такие соцветия называют ложными зонтиками или многолучевыми верхоцветниками. В случае полной редукции осей и скупивания большей части дихазиев формируются соцветия с обликом корзинки (короставник, сивец и другие ворсянковые). Зонтики и корзинки, сформировавшиеся на базе цимоидов, отличаются от одноименных простых соцветий последовательностью распускания цветков: в простых они распускаются центростремительно, а в сложных первыми распускаются то центральные цветки, то одновременно средние и периферические. Если в дихазиях одна из супротивных боковых ветвей развивается слабее другой или же вовсе подавлена, соцветие оказывается внешне похожим на кисть (смолевка поникшая).

Монохазии — такие цимозные соцветия, в которых каждая материнская ось несет только одну дочернюю. Как и у дихазиев, дочерние оси здесь располагаются в верхней части материнской и перерастают ее верхушку. Монохазии делятся на извилины и завитки. В первом случае цветки более высоких порядков возникают попеременно то справа, то слева по отношению к цветкам более низких порядков (норичник, петуния, незабудка); во втором — все оси направлены в одну сторону (зверобой, краснопев). Молодая, нераспустившаяся часть монохазия закручена спирально. В фазе отцветания и созревания ее плоды напоминают кисти или колосья. Часто в цимозных соцветиях цветки первого и второго порядков располагаются в дихазиях, а цветки третьего и более

высоких порядков образуют монохазии. Так возникают широко распространенные двойные извилины (норичник, незабудка, окопник) и двойные завитки (зверобой).

Плейохазиями называют цимоиды, в которых каждую материнскую ось сменяют несколько более или менее мутовчато расположенных дочерних, перерастающих ее верхушку. Обычно это сложные соцветия, в которых частные соцветия представлены ди-хазиями и монохазиями. Оригинально строение плейохазиев у молочаев, парциальное соцветие которых носит название «циаций». Циаций построен по плейохазияльному типу. Он состоит из верхушечного женского цветка и многочисленных мужских, сгруппированных в пять извилил. И женские, и мужские цветки голые и представлены соответственно единственным пестиком или единственной тычинкой.

Циации окружены оберткой, состоящей из листьев редуцированных парциальных соцветий, — бокалом и располагаются по принципу ложного зонтика. Ветви соцветия первого порядка также образуют плейохазий. Циации похожи на одиночные цветки: бокал напоминает чашечку, совокупность мужских соцветий — тычинки, женский цветок — пестик (рис. 164).

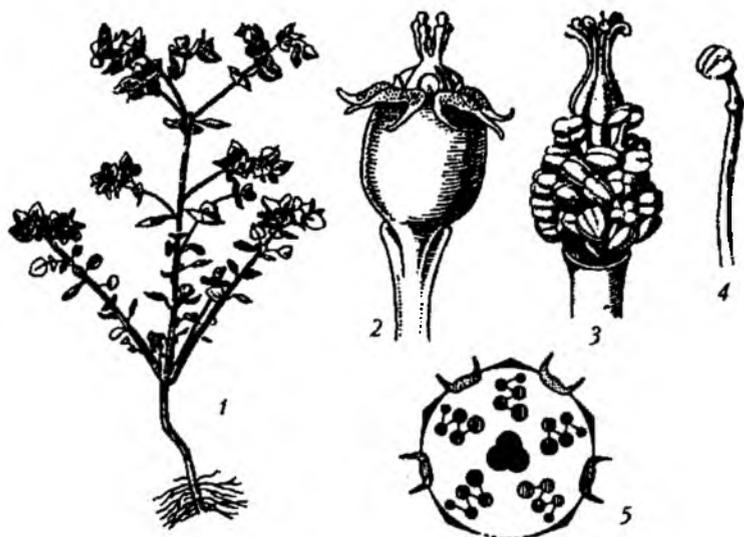


Рис. 164. Соцветие молочая (*Euphorbia pepus*): 1 — общий вид цветущего растения; 2 — соцветие циаций; 3 — циаций после удаления обертки; 4 — лирской цветок; 5 — диаграмма циация

Тирс — сложное соцветие с моноподиально нарастающей главной осью и боковыми частными соцветиями-цимоидами. Очень часто такие соцветия представлены двойными извилинами (норичник) или двойными завитками (зверобой). Тирсы широко распространены, они характерны для представителей семейств губоцветных, бурачниковых, норичниковых, гвоздичных, кизиловых и др. Типичный тирс имеет хорошо выраженную главную ось и многочисленные боковые частные соцветия, степень разветвления которых более или менее одинакова. Примерами могут служить соцветия коровяка, конского каштана и др. В зависимости от характера кроющих листьев, длины междоузлий на главной оси и структуры парциальных соцветий внешний вид тирса сильно меняется (рис. 165). Для губоцветных, например, характерны частные соцветия в виде дихазиев и двойных извилин с сидячими цветками. Они располагаются на главной моноподиальной оси супротивно, образуя ложные мутовки, которые могут находиться в пазухах фрондозных (чистец лесной, зопник) или брактеозных (черноголовка, колеус) листьев, быть сильно сближенными (черноголовка, буквица) или, наоборот, далеко расставленными (зопник, мята). У одних растений тирсы открытые (губоцветные, норичниковые), у других — закрытые (бурачниковые, гвоздичные). В зависимости от степени разветвления боковых осей выделяют плейотирсы, у которых цимоиды размещаются на осях третьего и более высоких порядков; дитирсы, цимоиды которых расположены на осях второго порядка, и монотирсы, где цимоиды находятся непосредственно на главной оси соцветия. Опадающие после цветения тирсы с повислой главной осью называют сережками (березовые, буковые). Если главная ось укорочена и сростается с боковыми, а число парциальных соцветий уменьшается, тирсы превращаются в соцветия, похожие на ложные зонтики (картофель), дихазии (горицвет, кукушкин цвет), монохазии.

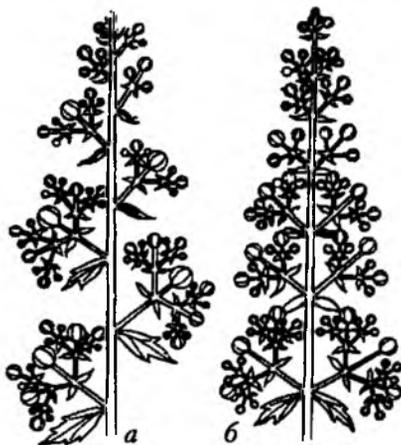


Рис. 165. Тирсы с очередным (а) и супротивным (б) расположением частей соцветий

Экологические типы соцветий. Наряду с морфологическими классификациями соцветий и независимо от них существуют иные, например экологические, классификации, которые основаны, в первую очередь, на учете различных приспособлений, обеспечивающих успешное опыление цветков. Так, антодиями называют любые соцветия, внешне напоминающие одиночные цветки и свойственные высокоспециализированным зоофильным видам. Антодиями могут быть щитковидные метелки, в которых опылителей привлекают или крупные яркие прицветники (шведский дерен), или краевые бесплодные цветки с увеличенным венчиком (калина обыкновенная), разнообразные корзинки, свойственные сложноцветным (астры, георгины, васильки, одуванчик, нивяник), циазии молочаев и другие морфологические варианты. Серезками называют любые соцветия с повислой осью и сгущенно расположенными на ней мелкими невзрачными цветками, характерные для анемофильных растений, преимущественно древесных. Среди серезек встречаются как простые соцветия — кисти (ива, тополь), так и сложные тирсоидные соцветия представителей семейств буковых (дуб, каштан съедобный, бук), березовых (береза, ольха, граб).

Морфология генеративных органов имеет чрезвычайно важное значение для теоретического и практического курса фармакогнозии. Обосновано это значение тем, что многие виды лекарственного растительного сырья представлены цветами, соцветиями, семенами и плодами. Исходя из этого постоянно требуется правильная трактовка его анатомо-морфологических признаков, с которой связаны процессы заготовки, сушки, хранения и переработки. Отсутствие указанных знаний и нарушение соответствующих технологий приводит к тому, что в лекарственном сырье может резко сократиться содержание БАВ, а это, в свою очередь, обуславливает его непригодность.

Раздел II

ЭЛЕМЕНТЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Глава 1. Обмен веществ

Обмен веществ — это совокупность согласованных химических реакций, особенность живого организма. В процессе обмена веществ происходит его периодическое самообновление. Методом меченых атомов установлено, что у человека половина всех тканевых белков распадается и вновь строится заново в среднем в течение 80 дней. Белки печени обновляются наполовину каждые 10 дней. Живой организм в каждое мгновение своей жизни тождествен себе и в то же время благодаря усвоению и разложению, выделению веществ отличается в химическом отношении от самого себя: совершенствуется, развивается.

Обмен веществ — это сочетание *ассимиляции* (усвоение) и *диссимиляции* (разрушение с освобождением энергии). У растений обмен чрезвычайно специфичен. Его особенности — автотрофный тип питания, обусловленный наличием пигмента хлорофилла, а также синтез веществ вторичного характера в процессе диссимиляции. Ассимиляция же у растений представлена процессами хемосинтеза и фотосинтеза.

Хемосинтез — это усвоение CO_2 за счет энергии окисления неорганических веществ (H_2S , NH_3 и др.). Для зеленых растений он практически не играет решающей роли.

Фотосинтез — процесс углеродного питания растений, построение из неорганических веществ ($\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$) органических ($\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6$). Начало изучения фотосинтеза восходит к 1630 г., когда Ван Гельмонт, фламандский ботаник, показал, что растения сами синтезируют органические вещества, а не получают их из почвы. Выращивая в течение пяти лет экземпляр ивы (первоначальная масса почвы в горшке и посаженного растения была им зафиксирована), он обнаружил, что растение стало тяжелее на 74 кг, тогда как почва потеряла в весе всего 57 г. Исследователь предположил, что основная пища растения — это вода. О «воздушном

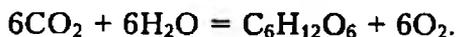
питании» и роли солнечного света в своих работах еще в 1753 г. писал М.В. Ломоносов: «Жирными листьями жирный тук из воздуха впитывает в себя. Из бессточного песку столько смоляной материи в себя им получить невозможно», опередив своими наблюдениями ученых Запада.

В 1772 г. англичанин Дж. Пристли показал, что свежесрезанный побег мяты «исправляет» воздух: оживает мышка, помещенная под стеклянный колпак. Если же свежесрезанную веточку не поместить под колпак к задыхающемуся животному, мышка погибает.

В 1779 г. голландский ученый Я. Ингенгауз доказал, что для процесса фотосинтеза необходим солнечный свет, а русский академик А. Фаминцын дополнил эти сведения тем, что фотосинтез может проходить даже при керосиновой лампе. Усвоение CO_2 из воздуха впервые было доказано в 1782 г. швейцарским химиком Ж. Сенебье.

Француз Н. Соссюр доказал, что для фотосинтеза требуется не только углекислота, но и вода. О роли минерального питания в фотосинтезе поведали миру французские исследователи Ж.Б. Буссенго и В. Пфеффер.

Наибольший вклад в изучение процесса фотосинтеза внес русский ученый К.А. Тимирязев. Он подтвердил достоверность сведений о химической стороне фотосинтеза, которая выражается уравнением



Грандиозная задача, которую поставил перед собой К.А. Тимирязев, заключалась в установлении энергетической роли процесса фотосинтеза и в выяснении космической роли растений. Он пишет: «Не следует, однако, думать, чтобы значение солнечного света стало понятно, как только Пристли и Ингенгауз открыли факт его участия в процессе разложения углекислоты. Этим успехом ботаника обязана Р. Майеру и Гельмгольцу. Р. Майер первый ясно высказал мысль о том, что солнечный свет не только влияет, но и затрачивается, расходуется, поглощается растением, что живая сила луча при этом превращается в химическое напряжение, что этим запасом энергии мы пользуемся в нашей жизни».

В свою очередь, Р. Майер отмечает: «Природа, по-видимому, поставила себе целью уловить на лету изливающийся на землю свет и, обратив эту подвижнейшую из всех сил в неподвижную форму, в таком виде сохранить ее. Для достижения этой цели она облекает земную кору организмами, которые в течение жизни поглощают солнечный свет и за счет этой силы образуют непрерывно накапливающийся запас химического напряжения. Эти организмы — растения. Растительный мир представляет склад, в котором лучи солнца задерживаются и запасаются для дальнейшего полезного употребления. От этой экономической заботливости природы зависит физическое существование человечества, и уже один взгляд на роскошную растительность вызывает инстинктивное чувство благосостояния». Г.Л.Ф. Гельмгольц в 1854 г. писал: «У нас нет опытов, из которых можно было заключить, соответствует ли живая сила исчезнувших солнечных лучей накопившемуся в то время запасу химических сил». У физиков эти суждения всплыли в связи с вопросом о том, приложим ли закон сохранения энергии к живой природе.

За исследование роли солнечного света взялся тогда еще молодой начинающий ученый К.А. Тимирязев. В своем выступлении перед широкой научной аудиторией на 1-м съезде русских естествоиспытателей и врачей в 1868 г. он сформулировал задачу следующим образом: «Изучить химические и физические условия этого явления, определить составные части солнечного луча, участвующие непосредственно в этом процессе, проследить их участь в растении до их уничтожения, т.е. до их превращения во внутреннюю работу, определить соотношение между действующей силой и произведенной работой — вот та светлая, хотя, может быть, отдаленная задача, к достижению которой должны быть дружно направлены все силы физиологов».

К.А. Тимирязев раскрыл энергетическую сторону фотосинтеза. Экспериментально доказал, что для образования одного моля глюкозы (180 г) расходуется 674 ккал (1 кал = 4,18 Дж) солнечной энергии и фотосинтез должен быть выражен уравнением



Было показано, что закон сохранения энергии приложим к живой природе. При фотосинтезе в потенциальную энергию

(энергия запасных питательных веществ, в данном случае глюкозы) затрачивается 674 ккал/г·моль. При окислении этого количества глюкозы выделяется ровно 674 ккал тепла. Все виды органических веществ, образовавшихся в растении в процессе его жизнедеятельности, используются человеком (пища, топливо, одежда, лекарства). В этом и заключается космическая роль растений.

Выдающийся русский физиолог экспериментально доказал и оптическую сторону фотосинтеза. Он установил, что растение избирательно поглощает солнечный луч, что наиболее продуктивно накопление органического вещества происходит в области энергетически самых насыщенных — красных лучей спектра. (В настоящее время установлено, что красная область солнечного спектра характеризуется наибольшим количеством квантов энергии.)

Итак, К.А.Тимирязев первым определил роль хлорофилла как химического и оптического сенсбилизатора, превращающего лучистую энергию в химическую энергию органических соединений, он получил точные спектры хлорофилла. Благодаря его работам дано объяснение и зеленой окраске наземной растительности всего мира. Она выработалась в процессе эволюции как приспособительная реакция на поглощение энергии наиболее активных лучей солнечного спектра (красных), ибо зеленый цвет как дополнительный к красному лучше всего поглощает именно их, что было подтверждено исследователями нового поколения. Он доказал также экспериментально, что закон сохранения энергии применим к растениям. Ему принадлежит честь заложения основ энергетики фотосинтеза.

Современные этапы в изучении и познании фотосинтеза. В результате исследования фотосинтеза прежде всего были решены вопросы о роли воды и углекислого газа в процессе.

В 1937 г. американский ученый Р. Хилл изучил механизм участия воды. Он установил способность ее разложения в процессе фотолиза (реакция Хилла), происходящем при участии дегидраз. С помощью меченых атомов А.П. Виноградов и А. Тейс (СССР), Э. Рубен и Ю.В. Холин (США) в 1941 г. установили, что молекула O_2 выделяется в атмосферу при фотолизе воды, а не разложении CO_2 , как думали раньше. Молекула же CO_2 без

структурного изменения включается в органический продукт фотосинтеза.

Непременное условие успешного процесса фотосинтеза — активация молекулы хлорофилла квантами солнечной энергии. Это явление установлено Д.И. Арноном. При поглощении кванта солнечной энергии хлорофилл возбуждается в месте сопряженных двойных связей в пирольной части молекулы. При этом происходит переход электрона на более высокий энергетический уровень, а молекула хлорофилла окисляется. Электрон переходит на систему цитохромов (синтезируется молекула аденозинтрифосфорной кислоты — АТФ). При обратном его переходе восстанавливается молекула хлорофилла и вновь синтезируется молекула АТФ. В хлоропласте осуществляется процесс фотосинтетического фосфорилирования (рис. 166). В этот период нет синтеза органических веществ. Световая фаза фотосинтеза протекает на поверхности тилакоидов в гранах хлоропласта. В этот же период идет фотолиз молекулы воды, и кислород обогащает атмосферу Земли. Синтез органического вещества происходит в темновую фазу фотосинтеза. Эта стадия осуществляется в строме (в межламеллярном пространстве) хлоропласта с затратой энергии АТФ, образующейся в процессе фотосинтеза. Схематично этот процесс представлен на рис. 167.

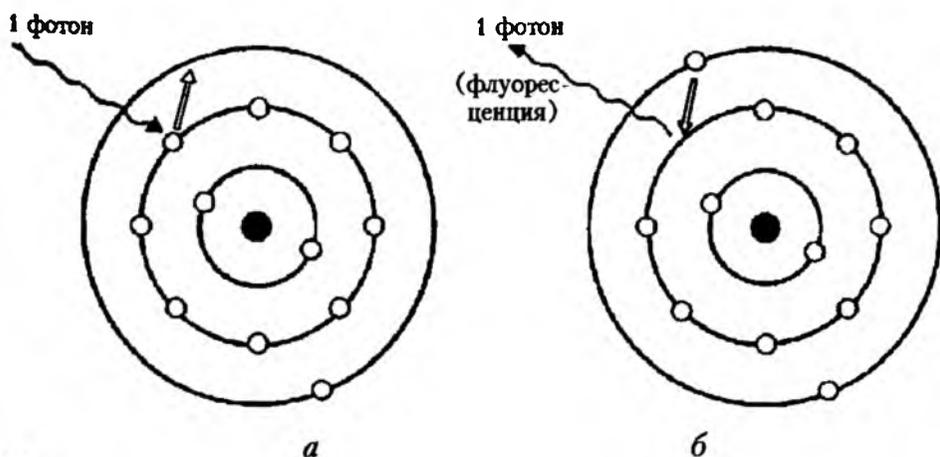


Рис. 166. Изменения, вызываемые в атоме поглощением фотона: *а* — поглощение фотона, возбуждение атома при переходе электрона; *б* — возврат электрона, выделение энергии в виде излучения

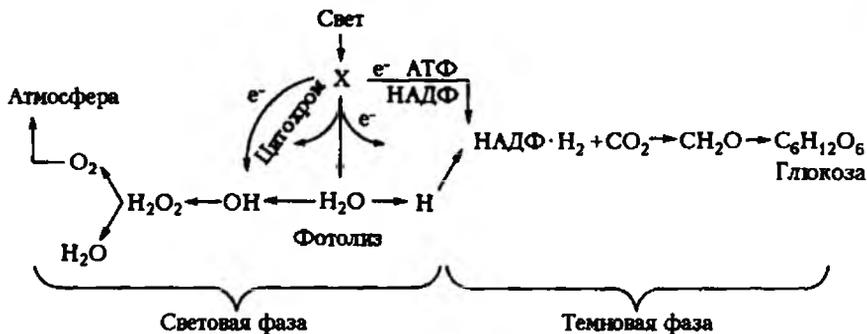


Рис. 167. Общая схема фотосинтеза

Первым продуктом фотосинтеза является фосfogлицериновая кислота. Работы М. Кальвина, проведенные с помощью меченого углерода ^{14}C , указывают на то, что CO_2 первоначально присоединяется к рибулозодифосфату. Присоединяя CO_2 , он дает две молекулы фосfogлицериновой кислоты. Последняя восстанавливается водородом воды и образует фосfogлицериновый альдегид, который частично превращается в фосфодиоксиацетон. Благодаря действию фермента альдолазы оба эти вещества, соединяясь, образуют молекулу фруктозодифосфата, из которого далее синтезируются сахара и различные полисахариды.

Рибулозодифосфат, являющийся акцептором CO_2 , образуется в результате ряда ферментативных превращений фосfogлицеринового альдегида, фосфодиоксиацетона и фруктозодифосфата.

Согласно М. Кальвину, процесс образования фосfogлицериновой кислоты из рибулозодифосфата и CO_2 (рис. 168) носит циклический характер (цикл Кальвина).

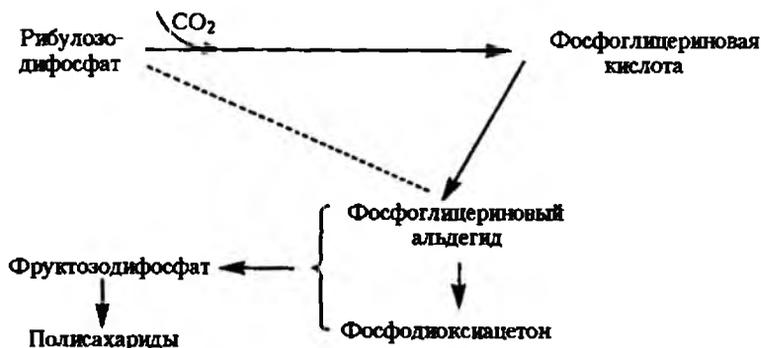


Рис. 168. Схема цикла Кальвина

Фотосинтез определяют как процесс биологического преобразования зеленым растением электромагнитной (лучистой) энергии в химическую. Этот процесс на Земле — основной источник образования органического вещества из неорганических. Это единственный источник кислорода на нашей планете.

Ассимиляция углерода живыми организмами разнообразна. Фотосинтез — наиболее прогрессивная форма автотрофного типа ассимиляции, характерная для растений, обладающих зеленой окраской. У бесцветных бактерий ассимиляция представлена хемосинтезом.

Значение и масштабы фотосинтеза. По приблизительным расчетам в процессе фотосинтеза растениями образуется около 100 млрд т органических веществ в год, выделяется в атмосферу около 400 млрд т свободного кислорода, поглощается около 150 млрд т углекислого газа. Такова космическая роль зеленого растения (по Генкелю). Оптимальное содержание CO_2 в атмосфере — 0,03%. Круговорот кислорода, углерода и других элементов, вовлекаемых в процесс фотосинтеза, поддерживает оптимальный состав атмосферы, необходимый для нормальной жизни на Земле. Фотосинтез препятствует увеличению концентрации CO_2 , предотвращая перегрев Земли и появление так называемого парникового эффекта (рис. 169). Запасенная в продуктах фотосинтеза энергия — основной источник энергии для человечества.



Рис. 169. Парниковый эффект, обусловленный присутствием CO_2 в земной атмосфере

О значимости этого физиологического процесса очень образно высказался Ф. Жолио-Кюри: «Как ни велико значение атомной энергии в интересах человека, оно все же уступит тому прогрессу техники, который наступит при полном познании фотосинтеза зеленого растения».

В 1959 г. немецкие и американские ученые провели полный искусственный синтез хлорофилла, но искусственно процесс фотосинтеза осуществить не удастся. Это глобальная проблема будущего.

Диссимиляция — это расщепление органических веществ с выделением заключенной в них энергии. У растений различают две основные формы диссимиляции: дыхание и брожение.

Дыхание — окислительный процесс, при котором поглощается O_2 и выделяется CO_2 . Первые наблюдения за процессом поглощения O_2 связывают с именем Н. Соссюра. Им установлено, что продуктами дыхания иногда, как, например, у суккулентов, может быть не CO_2 и H_2O , а органические кислоты. Это анаэробный процесс (термин был введен С.П. Костычевым). В 1902 г. В.И. Паллади сумел доказать, что при анаэробном дыхании CO_2 выделяется за счет ферментного преобразования органических кислот. Дыхание — не только внешний признак жизни (круговорот CO_2 и O_2 между растением и средой). Это центральный процесс, на котором основан весь сложный механизм жизненных явлений. При дыхании не только освобождается энергия, но образуется ряд промежуточных продуктов-метаболитов, используемых растением для синтеза веществ вторичного характера. Это специфическая особенность диссимиляции растительного организма.

Главными субстратами дыхания и брожения являются углеводы. При дыхании органический материал полностью превращается в бедные энергией конечные неорганические продукты (CO_2 и H_2O) и выход энергии велик (практически равен количеству калорий, затрачиваемых на синтез 1 моля глюкозы). Дыхание — энергетически совершенный процесс.

При брожении органический материал не распадается до конца, вследствие чего накапливаются богатые энергией продукты (этиловый спирт, молочная, масляная и другие кислоты). Субстратом дыхания могут быть все виды запасных питательных веществ, но расщеплению макромолекулярных субстратов предше-

ствуется их гидролиз: полисахариды и дисахариды гидролизуются до глюкозы и других моносахаров, жиры — до глицерина и жирных кислот, а белки — до аминокислот. Расщепление углеводов при дыхании включает два процесса:

— последовательное расщепление субстратов под действием оксиредуктаз, коферменты которых связывают отнимаемый от субстрата водород (окисление). Этот процесс начинается в цитоплазме и заканчивается в митохондриях;

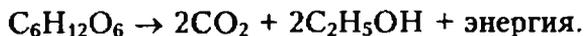
— постепенное окисление связанного с коферментами водорода в митохондриях.

Суммарное уравнение дыхания выглядит следующим образом:



Брожение — более древний и энергетически менее рациональный тип диссимилиации, чем дыхание, поскольку для получения одинакового количества энергии при нем расходуется значительно большее количество субстрата, чем при дыхании. Так, при спиртовом брожении из 1 моля глюкозы выделяется лишь 56 ккал энергии. Оно характерно для простейших микроорганизмов, гетеротрофных бактерий и грибов.

Общее уравнение брожения:



Долгое время многочисленные исследователи полагали, что дыхание и брожение — совершенно не связанные друг с другом процессы и протекают независимо друг от друга. Генетическую связь брожения и дыхания убедительно обосновывает в своих трудах (1909—1912) акад. С.П. Костычев, о чем свидетельствуют схемы на рис. 170, 171.

Генетическая связь дыхания и брожения. Для дыхания и брожения общим является гликолитический распад глюкозы до образования пировиноградной кислоты (рис. 171), который проходит в несколько этапов.

I этап — активирование сахара путем его фосфорилирования (образование фосфорных эфиров). Этот процесс идет при участии фермента гексокиназы.

II этап — распад гексозы на две триозы и образование фосфоглицеринового альдегида (1).

III этап — образование фосфоглицериновой кислоты (2) — единственная реакция окисления при брожении.

IV этап — дефосфорилирование фосфоглицериновой кислоты с образованием H_2O , АТФ и енолпировиноградной кислоты (3).

V этап — переход ее в кетоформу (4).

VI этап — процесс декарбоксилирования пировиноградной кислоты и образование ацетальдегида (5).

На этом заканчивается единство процесса брожения и дыхания.

При восстановлении ацетальдегида с помощью дегидраз образуется спирт — конечный продукт спиртового брожения, а окисление ацетальдегида, вовлеченного в цикл трикарбоновых и дикарбоновых кислот (цикл Кребса) с выделением CO_2 и H_2O , — конечный этап дыхания.

Глава 2. Связь биосинтеза с обменом веществ в растениях

Зеленые растения — удивительное создание природы. Отличительная и чрезвычайно важная их особенность — способность создавать в процессе фотосинтеза пластические вещества, обеспечивающие жизнь человека на Земле. Кроме этого, растение в процессе своей жизнедеятельности в результате метаболических реакций способно создать запасные вещества и вещества вторичного синтеза — биологически активные (БАВ), обладающие нередко ярко выраженной фармакологической активностью. Будучи выделенными, они с успехом используются в качестве лекарственных средств при лечении различных заболеваний.

Синтез белков, жиров и биологически активных веществ тесно связан с основными обменными процессами в растении. При его дыхании (биологическом окислении) энергия, заключенная в химических связях (глюкоза), затрачивается полностью, так как окисление субстрата состоит из ряда этапов, и энергия субстрата высвобождается небольшими порциями и постепенно тут же используется для синтеза веществ структурного характера, запасных питательных веществ и БАВ (рис. 172).

Эргастические вещества

Под термином *эргастические вещества* подразумеваются продукты метаболизма, органические и неорганические соединения, локализующиеся в клеточной оболочке, протопласте и клеточном соке вакуоли.

Их можно условно разделить на пластический материал — запасные питательные вещества, или энергетический запас клетки (углеводы, жиры, белки), биологически активные вещества (терпеноиды, различные фенольные соединения, витамины, алкалоиды, гликозиды и др., являющиеся продуктами вторичного синтеза) и минеральные вещества — включения в виде одиночных кристаллов, рафидов, друз и др. Все типы включений являются продук-

тами жизнедеятельности клетки. Но одни из них образуются непосредственно в процессе фотосинтеза, принимают участие в процессе дыхания, являясь его субстратом, другие входят в состав ферментных систем дыхательного цикла. Целлюлоза — главный строительный материал клеточной оболочки, сформировавшиеся же кристаллы оксалата кальция — конечные продукты обмена, но и они играют важную биологическую роль: процесс их образования освобождает клетку от ядовитых органических кислот.

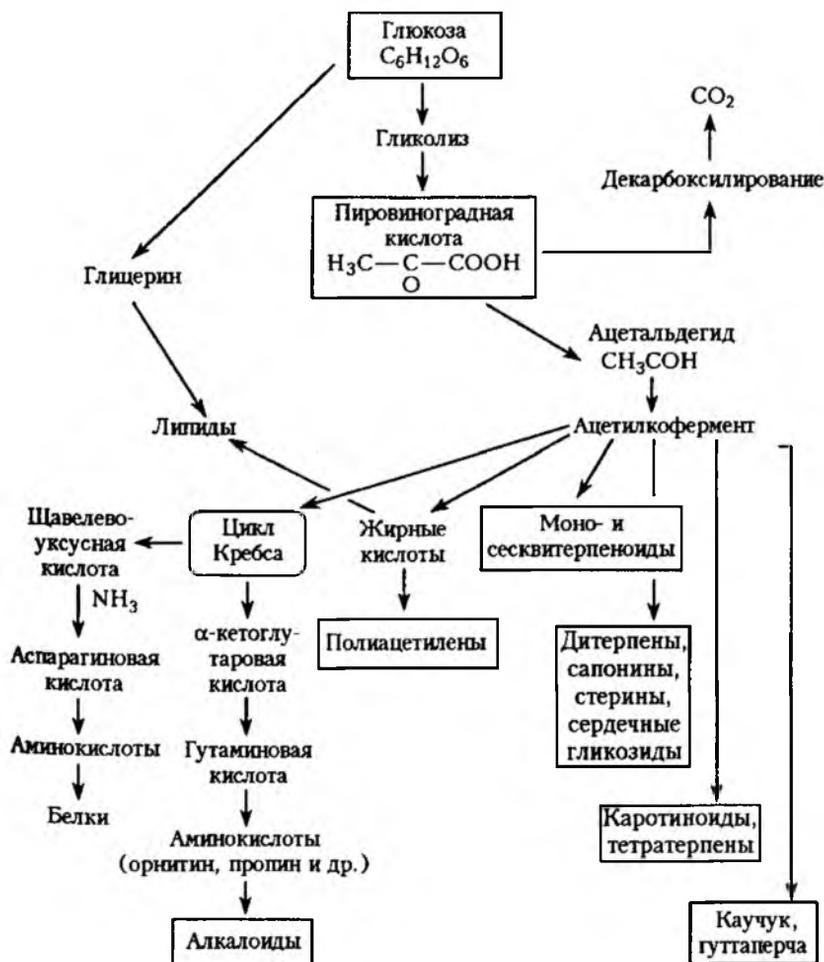


Рис. 172. Схема образования запасных и биологически активных веществ (БАВ) в растительных клетках

Минеральные включения используются для диагностики сырья лекарственных растений (рис. 173—178). Кроме этого, в виде солей и ионов в растительных клетках содержатся макро- и микроэлементы, играющие очень важную роль не только в жизни самого растения, но и человека (попадая в организм в виде растительной пищи).

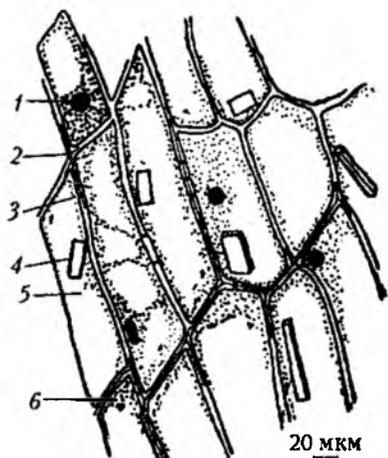


Рис. 173. Минеральные включения в клетках чешуи лука: 1 — ядро; 2 — оболочка клетки; 3 — простая пора; 4 — одиночные кристаллы; 5 — вакуоль; 6 — цитоплазма

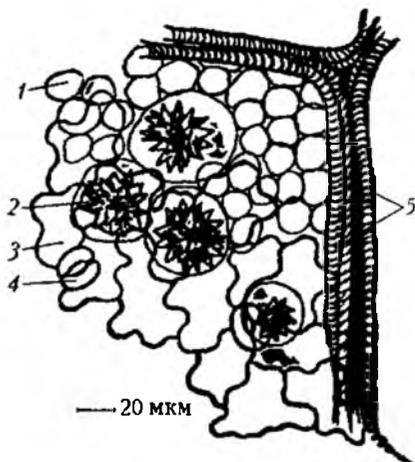


Рис. 174. Минеральные включения в паренхимных клетках мезофилла листа водяного перца: 1 — клетки мезофилла; 2 — друзы; 3 — клетки эпидермы; 4 — устьице; 5 — сосуды ксилемы (жилка листа)

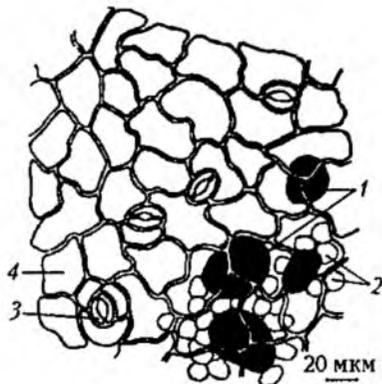


Рис. 175. Минеральные включения с мелкими кристалликами оксалата кальция среди паренхимных клеток мезофилла листа: 1 — клетки-мешки; 2 — клетки мезофилла; 3 — устьице; 4 — клетки эпидермы

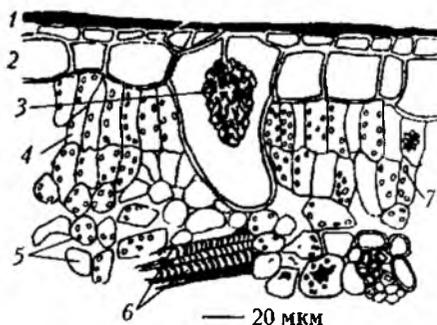


Рис. 176. Минеральные включения в клетках двуслойной эпидермы листа фикуса: 1 — кутикула; 2 — клетки эпидермы; 3 — цистолит; 4 — столбчатый мезофилл; 5 — губчатый мезофилл; 6 — проводящие элементы; 7 — хлоропласты

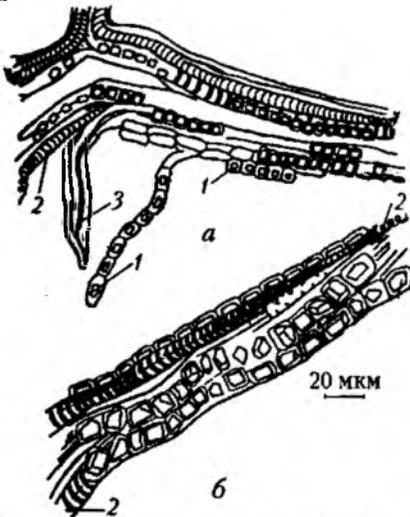


Рис. 177. Кристаллоносная обкладка на жилке листа яблони (а) и донника (б): 1 — одиночные кристаллы в паренхимных клетках обкладочного слоя; 2 — сосуды проводящих пучков; 3 — механическая ткань (волокна)

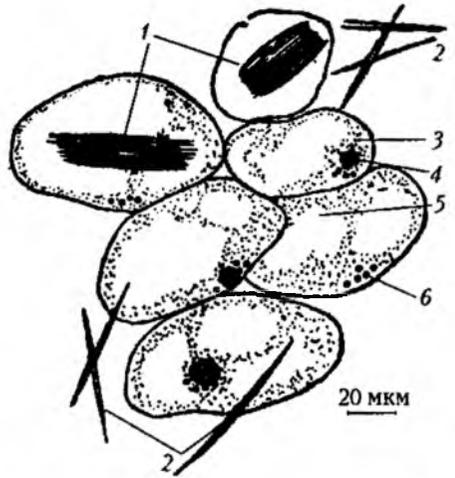


Рис. 178. Игольчатые кристаллы (рафиды) в паренхимных клетках корневища купены: 1 — пучки рафид; 2 — одиночные рафиды; 3 — цитоплазма; 4 — ядро; 5 — вакуоль; 6 — лейкопласты

Запасные питательные вещества

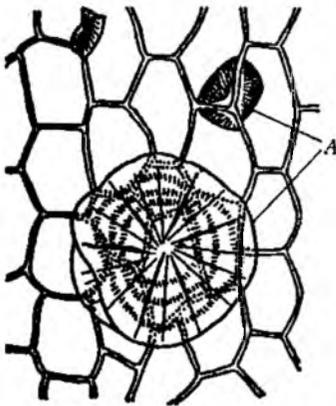


Рис. 179. Сферокристаллы (А) инулина в клетках клубня тапиамбура

К запасным питательным веществам относятся углеводы, белки и жиры.

В *углеводы* входят глюкоза, сахароза, инулин (рис. 179) и крахмал (рис. 180). Глюкоза ($C_6H_{12}O_6$) — продукт фотосинтеза, крахмал — продукт полимеризации глюкозы. Молекулы первичного крахмала ($C_6H_{12}O_6$)_n гистохимически можно обнаружить в хлоропластах зеленого ассимилирующего растения. В клубнях и других вегетативных органах он присутствует уже в виде сформированных включений — крахмальных зерен (вторичный крахмал). Превращение растворимых

углеводов в него происходит не сразу. При движении по ситовидным трубкам в подземные клубни они успевают несколько раз

превращаться в крахмал и обратно. Крахмал образуется у всех растений, имеющих пластиды. Лишь бурые водоросли не имеют его. Бесхлорофильные организмы (бактерии, грибы) вместо крахмала образуют гликоген — полисахарид с такой же формулой, но в состоянии жидкого коллоида.

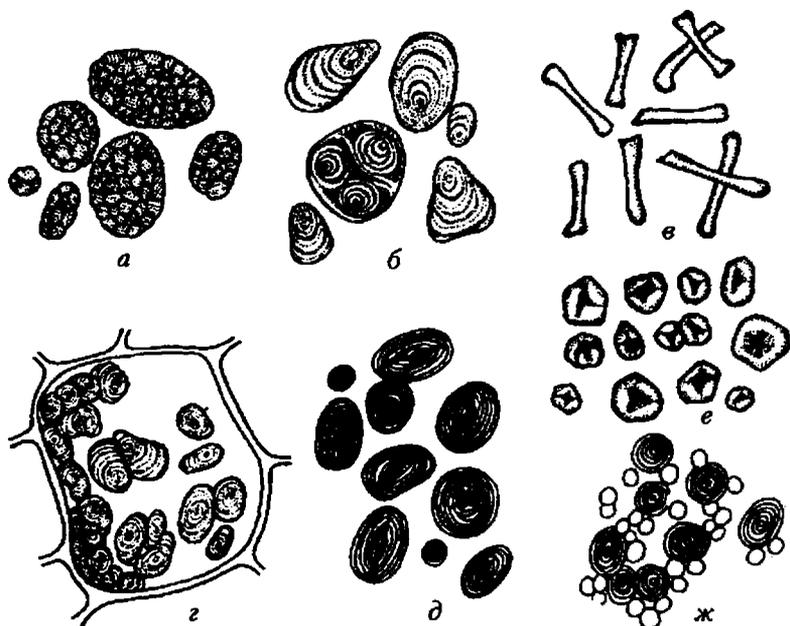


Рис. 180. Крахмальные зерна: *a* — овса (*Avena sativa*) — сложные; *б* — картофеля (*Solanum tuberosum*) — простые и полусложные; *в* — молочая (*Euphorbia* sp.) — простые; *г* — черешка герани (*Pelargonium*) — простые; *д* — фасоли (*Phaseolus vulgaris*) — простые; *е* — кукурузы (*Zea mays*) — простые; *ж* — пшеницы (*Triticum vulgare*) — простые мелкие и крупные

Крахмальные зерна различают по форме: простые, сложные и полусложные (рис. 180). Чаще всего встречаются простые зерна, возникающие и формирующиеся по одному в строме пластиды — в лейкопластах, называемых в связи с накоплением крахмала амилопластами. Форма крахмального зерна зависит от типа слоистости. Последняя может быть концентрической и эксцентрической. Она представляет собой чередование слоев, более (темные) или менее (светлые) богатых водой. Труднее всего различать сложные зерна (например, зерна овса), так как границы между слагающими их простыми не всегда четко выражены. Наличие слоев вызывается

ритмическими изменениями условий нарастания крахмального зерна. Слоистость обусловлена также чередованием дня и ночи.

Возможны случаи внепластидного образования крахмала, когда он в виде мелких зерен возникает непосредственно в цитоплазме (чаще всего в подземных органах и семенах). Размер крахмальных зерен сильно варьируется. Так, у картофеля он составляет 5–145 мкм, чаще всего 70–100 мкм. Наиболее мелкие зерна крахмала у злаков: у кукурузы – от 10 до 18 мкм, у риса – от 4,5 до 6 мкм. Их форма и размеры – хороший диагностический признак.

Крахмальное зерно неоднородно. Оно состоит из 15–25% амилозы ($M = 3\,200 \div 160\,000$; 98–200 глюкозных молекул, прозрачный белый порошок, обладающий микрокристаллической структурой, хорошо растворимый в воде) и 75–85% амилопектина, который в горячей воде набухает и образует клейстер. Эти составные части можно хорошо видеть при воздействии раствора люголя. В растворе щелочи ядро крахмального зерна (амилоза) окрасится в интенсивно-синий цвет, а амилопектиновая часть, освобожденная от ядра, – в красно-фиолетовый. Обнаруживаются и минеральные вещества: калий, натрий, кальций, кремний, сера и фосфор. Фосфора особенно много в амилопектине.

Крахмал не растворяется в воде, спирте и других органических растворителях. В горячей воде он благодаря наличию амилопектина также набухает и образует клейстер, а при продолжительном кипячении с разведенными кислотами гидролизуетсся с образованием глюкозы. Гидролиз крахмала впервые осуществил русский ученый К.С. Кирхгоф в 1811 г. Искусственный синтез амилозы впервые был проведен в 1939 г., амилопектина – в 1945 г.

Белки – биополимеры, мономерами которых являются аминокислоты. Они подразделяются на конституционные, протеиды, сложные (белки цитоплазмы, ядра) и запасные (протеины или простые белки).

Запасные белки могут быть аморфными и кристаллическими. Последние именуется кристаллоидами из-за способности набухать в воде. Запасные белки в клетках представлены в виде простых и сложных алейроновых зерен (рис. 181, 182) и образуются на месте мелких вакуолей в цитоплазме при их высыхании. Обогащаясь растворенными веществами и теряя воду, содержимое вакуоли затвердевает, превращаясь в алейроновое зерно. Если зерно не имеет выраженной структуры, его называют простым.

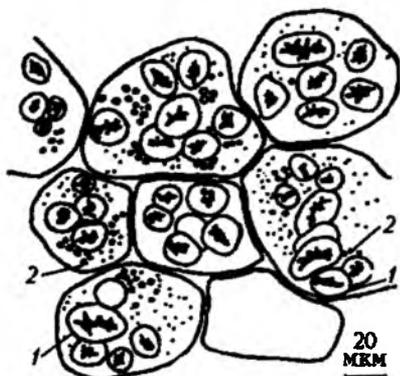


Рис. 181. Крахмальные (1) и простые алейроновые (2) зерна в паренхимных клетках семени фасоли

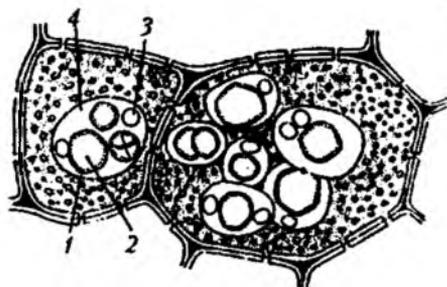


Рис. 182. Сложные алейроновые зерна в клетках эндосперма семени клещевины (*Ricinus communis*): 1 — оболочка алейронового зерна; 2 — кристаллоид; 3 — глобулин; 4 — аморфная белковая масса

Если же в нем содержатся среди аморфного белка кристаллоиды и глобуиды (в семенах клещевины), оно считается сложным. Глобуиды — бесцветные блестящие округлые тельца — аморфны, состоят из кальциевой и магниевой соли инозитгексафосфорной кислоты. Эта двойная соль носит название фитин. Наиболее часто алейроновые зерна локализуются в семенах злаковых, бобовых растений.

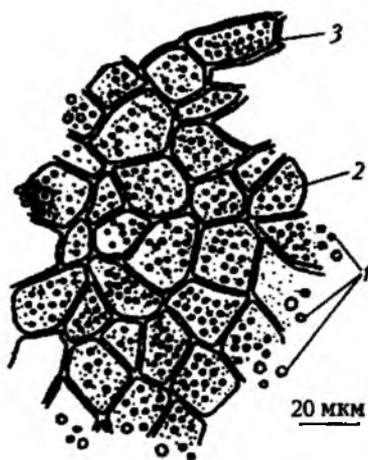


Рис. 183. Жирное масло в клетках эндосперма плода липы: 1 — капли жира; 2 — цитоплазма; 3 — оболочка клетки

Жиры (липиды) — это сложные эфиры глицерина и высших жирных одноосновных предельных и непредельных кислот. Предельные насыщенные жирные кислоты (стеариновая, пальмитиновая) с глицерином дают твердые жиры, а непредельные ненасыщенные (олеиновая, линоленовая, линолевая) — жидкие. Чаще всего они запасаются в семенах. Входят в состав той сложной смеси, которую представляет собой цитоплазма, распределяются в ней в форме мелких капель разнообразной величины и образуют тонкую эмульсию (рис. 183). Имеются они и в пластидах. Кроме семян, жиры иногда запасаются и в подземных органах, например в корневищах (черный папоротник, чуфа и др.).

Жиры очень калорийны: 1 г жира при сжигании дает 9,3 ккал, а 1 г крахмала — всего 2 ккал. Таким образом, при меньшем объеме и массе достигается большая энергообеспеченность клеток, запасующих жиры. Растительные жиры — ценный лечебный продукт. Терапевтический эффект обусловлен наличием ненасыщенных олеиновой, линолевой и линоленовой кислот. Они предупреждают развитие атеросклероза — предвестника таких сердечно-сосудистых патологий, как стенокардия, ишемия, инфаркт и инсульт. Лучше подходят для медицинских целей оливковое, кукурузное и подсолнечное масла, полученные холодным прессованием, с наибольшим содержанием ненасыщенных кислот: 80, 50 и 40% соответственно.

Глава 3. Биологически активные вещества

Как уже отмечалось, зеленые растения в процессе своей жизнедеятельности способны создавать продукты первичного и вторичного обмена. Исходя из этого, любое растительное сырье всегда содержит сложный набор первичных и вторичных соединений, которые и определяют множественный характер действия лекарственных растений. Однако роль каждой из указанных групп соединений в фармакологии различна. В пользу сказанного говорит то, что сегодня известно относительно немного объектов, использование которых в медицине определяется, прежде всего, наличием в них продуктов первичного биосинтеза. В их числе белки, витамины, липиды, нуклеиновые кислоты, углеводы и ферменты. Из продуктов вторичного синтеза широкое применение в медицинской практике находят такие классы и группы, как алкалоиды, эфирные масла, флавоноиды, дубильные вещества, кумарины, сапонины и др. Синтезируются они на основе первичных соединений и могут накапливаться либо в свободном виде, либо в результате реакций обмена, в ходе которых подвергаются гликозилированию, то есть связываются с каким-либо сахаром. Способность проявлять яркий фармакологический эффект и оказывать множественные воздействия на различные системы и органы человека, животного послужила основанием назвать вышеуказанные группы соединений *биологически активными веществами* (БАВ).

В очень малых концентрациях они могут оказывать влияние на организм, изменять скорость протекающих биохимических реакций и регулировать функции клеток и органов.

О широком разнообразии структуры БАВ и их химико-фармакологических свойствах, фармацевтической значимости и распространении в растительном мире свидетельствуют следующие примеры.

Витамины — группа низкомолекулярных органических соединений разнообразной химической структуры, жизненно необходимых для нормальной деятельности организма. Большинство

их поступает в организм с пищей или в виде лекарственных препаратов и биологически активных добавок к пище. Они участвуют во всех процессах обмена веществ, повышают устойчивость организма к заболеваниям, способствуют его дезинтоксикации и т.д. Недостаток какого-либо витамина носит название гиповитаминоз, а полное отсутствие — авитаминоз. В настоящее время известно примерно 30 различных витаминов.

Растительное сырье — очень ценный источник этих чрезвычайно полезных для человека соединений, который практически исключает возможность их передозировки и возникновения побочного действия. Наиболее богатые по содержанию витаминов пищевые и лекарственные растения флоры Сибири представлены в табл. 1.

Таблица 1

Растение	Используемый орган	Содержащиеся витамины	Лекарственная форма, препарат	Назначение
Шиповник майский (<i>Rosa majalis</i>)	Плоды	Аскорбиновая кислота (С), каротиноиды, К, Р, В ₂ , Е	Настой, сироп «Холосас», масло, каротелин	Поливитаминное средство
Облепиха крушиновидная (<i>Hippophae rhamnoides</i>)	Плоды	Каротиноиды, С, В ₁ , В ₂ , В ₆ , В ₁₂ , Е, К	Масло (в капсулах, флаконах, суппозитории)	Противовоспалительное, ранозаживляющее средство
Смородина черная (<i>Ribes nigrum</i>)	Плоды, листья	С, В ₂ , В ₉ , D, Р, К, Е, каротиноиды	Настой	Поливитаминное, потогонное, противовоспалительное, мочегонное средство
Рябина обыкновенная (<i>Sorbus aucuparia</i>)	Плоды	Каротиноиды, С, Р, В ₂ , Е	Настой	Поливитаминное средство
Крапива двудомная (<i>Urtica dioica</i>)	Листья	К, С, каротиноиды, витамины группы В	Настой, жидкий экстракт	Кровоостанавливающее средство
Пастушья сумка (<i>Capsella bursa pastoris</i>)	Трава	К, С	Настой, жидкий экстракт	Кровоостанавливающее средство
Калина обыкновенная (<i>Viburnum opulus</i>)	Плоды, кора	С, каротиноиды	Отвар, жидкий экстракт	Гипотензивное, кровоостанавливающее средство

Полисахариды — вещества, состоящие из десяти и более остатков моносахаров, соединенных гликозидными связями в полимер с молекулярной массой от нескольких тысяч до нескольких миллионов. Они имеют линейную и разветвленную структуру. Гидроксил сахара может присоединять метильный радикал, аминогруппу, окисляться до карбоксила, образовывать эфиры с кислотами, липидами, белками и др. Благодаря этой особенности полисахаридов их разнообразие в природе очень велико. Они выполняют в растениях опорную функцию либо служат энергетическим резервуаром, а набухающие — резервуаром воды. Полисахариды составляют до 85–90% сухой массы растения. В воде они либо нерастворимы, либо образуют гели большей или меньшей плотности. Медицинский интерес представляют несколько групп полисахаридов, отдельных моносахаров и их производных. В это число входят крахмал, слизи, камеди, пектиновые вещества, глюкоза, фруктоза и др.

Крахмал — важнейший запасной углевод растений. Это первый видимый продукт фотосинтеза, формирующийся в форме зерен. Он широко применяется в присыпках, в некоторых мазях и таблетках. В качестве обволакивающего средства употребляется в форме отвара (клейстер).

К **слизям** относятся углеводы, образующие густые слизистые растворы, которые находят широкое применение при катарах желудочно-кишечного тракта и раздражении верхних дыхательных путей рефлекторного происхождения.

Камеди представляют собой кальциевые, магниевые и калиевые соли высокомолекулярных кислот, состоящих из остатков гексоз, пентоз, метилпентоз и уроновых кислот. Камеди образуют вязкие растворы, обладающие высокой эмульгирующей и обволакивающей способностью, что объясняет их широкое использование в фармацевтике.

Основные источники полисахаридов представлены в табл. 2.

Алкалоиды — азотсодержащие органические соединения (основания) преимущественно растительного происхождения, образующие с кислотами соли и обладающие выраженным фармакологическим действием. Большинство их в чистом виде представляет собой твердые кристаллические вещества без запаха (обычно горького вкуса).

Таблица 2

Растение	Используемый орган	Вид полисахарида	Лекарственная форма, препарат	Назначение
Алтей лекарственный (<i>Althaea officinalis</i>)	Корни, листья	Слизь	Настой, сухой экстракт корня, сироп алтейный, мукалтин	Отхаркивающее средство
Подорожник большой (<i>Plantago major</i>)	Листья	Слизь	Настой, сок, плантаглоцид, сироп, таблетки	Отхаркивающее, противовоспалительное, спазмолитическое средство
Мать-и-мачеха (<i>Tussilago farfara</i>)	Листья	Слизь	Настой	Отхаркивающее средство
Лен посевной (<i>Linum usitatissimum</i>)	Семена	Слизь	Слизь, линетол	Обволакивающее, антисклеротическое средство
Липа сердцевидная (<i>Tilia cordata</i>)	Цветки	Слизь	Настой	Потогонное средство

Алкалоиды-основания не растворимы в воде и легко растворимы в этаноле, эфире, хлороформе, дихлорэтаноле и других органических растворителях. Присутствие указанных БАВ в растительном сырье доказывают с помощью общих осадочных реакций с йодидами тяжелых металлов, кремневольфрамовой, фосфорно-вольфрамовой кислотами и другими реактивами, с которыми алкалоиды образуют осадки. В медицинской практике алкалоидоносные растения используют с различной целью. Часть из них применяют для приготовления настоев и отваров, часть сырья идет на переработку с целью получения в промышленных условиях настоев, экстрактов, концентратов, а также очищенных препаратов. Однако из некоторых алкалоидоносных видов в промышленности выделяют алкалоиды в чистом виде, выпускаемые как лекарственные средства в разных лекарственных формах (растворы, таблетки, ампулы, драже и др.). Ряд этих растений произрастает в Сибири (табл. 3).

Растения, содержащие алкалоиды, очень токсичны. Серьезную опасность, особенно для детей, представляют белена, дурман, обитающие рядом с жильем, вдоль дорог, на пустырях. У них ядовиты все части, особенно семена. В организме человека они действуют возбуждающе на центральную нервную систему, вызывая даже галлюцинации. Если вовремя не принять меры

(промывание желудка и кишечника, введение раствора танина, связывающего и обезвреживающего алкалоиды), может наступить смерть вследствие интоксикации.

Таблица 3

Растение	Используемый орган	Алкалоид	Лекарственная форма	Назначение
Белена черная (<i>Hyoscyamus niger</i>)	Листья	Атропин, гиосциамин, скополамин	Масло	Болеотвлекающее средство
Дурман обыкновенный (<i>Datura stramonium</i>)	Листья	Атропин, гиосциамин, скополамин	Масло	Болеотвлекающее средство
Термопсис ланцетный (<i>Thermopsis lanceolata</i>)	Трава, семена	Термопсин, пахикарпин, цитизин	Настой, таблетки от кашля, сухой экстракт, сухая микстура от кашля, ципитон	Отхаркивающее, амалептическое средство
Кубышка желтая (<i>Nuphar lutea</i>)	Корневища	Нуфленин, нуфарин	Лютенурин	Трихомоноидное средство
Чистотел большой (<i>Chelidonium majus</i>)	Трава	Хелидонин, хелиритрин	Настой	Желчегонное и антимикробное средство
Баранец обыкновенный (<i>Lycopodium selago</i>)	Трава	Селягин, ликоподии	Отвар	Средство снятия вегетативных расстройств (тошнота, рвота)
Спорынья (<i>Secale cornutum</i>)	Рожки	Эрготамин, эрготоксин	Эрготамин гидро-тартрат, эргометрина малеат, эрготал	Адреноблокирующее, седативное, усиливающее сокращение матки средство

Сапонины — гликозиды, обладающие гемолитической и поверхностной активностью, а также токсичностью для холоднокровных животных. В зависимости от строения агликона их делят на стероидные и тритерпеновые. Углеводная часть сапонинов может содержать от одного до одиннадцати моносахаридов. Наиболее часто встречаются D-глюкоза, D-галактоза, D-ксилоза и др. Они образуют линейные или разветвленные цепи и могут присоединяться по гидроксильной или карбоксильной группе агликона.

Сапонины и пыль сапонинсодержащего сырья вызывают раздражающее действие на слизистые оболочки глаз, носа, полости

рта. При приеме внутрь в больших дозах они могут быть токсичными (вызывают тошноту, рвоту, понос, головокружение). В отличие от сапонинов их агликоны — сапогенины, как правило, являются кристаллическими веществами с четкой температурой плавления. Они обычно не обладают гемолитической активностью и не токсичны для рыб. В медицине сапонинсодержащие растения применяются при лечении самых различных заболеваний. В этом нетрудно убедиться на примерах сибирской флоры (табл. 4).

Таблица 4

Растение	Используемый орган	Сапонин	Лекарственная форма, препарат	Назначение
Солодка уральская (<i>Glycyrrhiza uralensis</i>)	Корни	Глицирризин	Отвар, экстракт сухой и густой, эликсир, таблетки	Отхаркивающее средство
Синюха голубая (<i>Polemonium coeruleum</i>)	Корневища с корнями	Пентациклические тритерпеновые сапонины	Отвар	Отхаркивающее, седативное средство
Левзея сафлоровидная (<i>Rhaponticum carthamoides</i>)	Корневища с корнями	Экдистерон, инокостерон	Отвар, жидкий экстракт, экдистен	Стимулирующее средство
Якорцы стелющиеся (<i>Tribulus terrestris</i>)	Трава	Триллин, диосцин	Трибуспонин (таблетки)	Гипохолестеринемическое средство

Горькие вещества (горечи) по природе являются гликозидами и издавна применяются в качестве лекарственных средств, возбуждающих аппетит и тем самым улучшающих пищеварение. Они очень сходны с пряными веществами, содержащими эфирные масла и оказывающими влияние на секрецию пищеварительных желез. Разница заключается в том, что горечи повышают секрецию медленно, но более устойчиво. Большинство их относится к иридоидам, т.е. производным монотерпенов. Качество лекарственного сырья, содержащего горечи, может проверяться органолептически — по степени разведения первичного водного извлечения из сырья, когда еще ощущается их вкус.

Все горечи принимают за 15–20 мин до еды. Не назначают их при повышенной желудочной секреции, язвенной болезни желудка и двенадцатиперстной кишки. В растительном сырье эти вещества встречаются совместно с эфирными маслами, а иногда их сопровождают слизистые вещества. Примеры лекарственных

растений, содержащих горечи и произрастающих в Сибири, приведены в табл. 5.

Таблица 5

Растение	Используемый орган	Горечь	Лекарственная форма	Назначение
Одуванчик лекарственный (<i>Taraxacum officinalis</i>)	Корни	Тараксацин, тараксацерин	Отвар	Улучшающее аппетит и пищеварение средство
Бахта трехлистная (<i>Menyanthes trifoliata</i>)	Листья	Логанин, мениантин	Настой	Повышающее аппетит средство
Пион уклоняющийся (<i>Paeonia anomala</i>)	Трава, корневища и корни	Глико-иридоиды	Настой, настойка	Успокаивающее средство
Золототысячник зонтичный (<i>Centaureum umbellatum</i>)	Трава	Генциопикрин, эритроцентаурин	Настой, настойка	Улучшающее аппетит и пищеварение средство

Фенольные соединения — один из наиболее распространенных и многочисленных классов биологически активных веществ вторичного синтеза. Они присутствуют практически во всех растениях и в своей основе содержат бензольное кольцо, несущее одну или несколько гидроксильных групп. К данному классу соединений относятся простые фенолы и ароматические кислоты, полифенолы, катехины, кумарины, антрахиноны и флавоноиды. Наиболее широко в медицинской практике используются растения, фармакологический эффект которых обеспечивают присутствующие в них флавоноиды, дубильные вещества, простые фенолы и кумарины — группы БАВ, обладающих антиоксидантной активностью.

Антиоксидантное действие фенольных соединений определяется их более высокой, чем у других действующих веществ, противорадикальной активностью. Последняя обусловлена наличием в их структуре гидроксильных групп, образующих сопряженную систему с двойными связями бензольного кольца. Благодаря антиоксидантному эффекту указанная группа соединений защищает от повреждений мембраны клеток, лизосом, митохондрий и различных структур ядра.

Простые фенолы — не широко распространенная в природе группа фенольных соединений. Чаще всего встречается гидрохинон, иногда катехол, а также их производные. Так как фенольные

соединения легко окисляются, то в растениях они обычно представлены в виде агликонов и их эфиров. Реальное значение для медицины имеют спирты и кислоты — производные фенола, бензойной, фенилуксусной кислоты и фенилтропана. Наиболее важны два довольно постоянных вида активности простых соединений фенола — противомикробная и антиоксидантная. Противомикробное действие характеризуется неспецифичностью и широким спектром. Часто простые фенолы называют антисептиками, хотя у них меньшая активность и меньшее негативное действие на ткани. В зависимости от концентрации в месте действия и условий применения влияние на микрофлору может быть бактерицидным или бактериостатическим.

В регионе Сибири простые фенолы и их гликозиды присутствуют в следующих лекарственных растениях (табл. 6).

Таблица 6

Растение	Используемый орган	Фенолы, гликозиды	Лекарственная форма, препарат	Назначение
Толокнянка обыкновенная (<i>Arctostaphylos uva-ursi</i>)	Листья	Арбутин, гидрохинон	Отвар	Мочегонное средство
Брусника обыкновенная (<i>Vaccinium vitis-idaea</i>)	Листья	Арбутин, гидрохинон	Отвар	Мочегонное средство
Родиола розовая (<i>Rhodiola rosea</i>)	Корневища и корни	p-тирозол	Отвар, экстракт	Стимулирующее средство
Папоротник мужской (<i>Dryopteris filix-mas</i>)	Корневища	Флороглюцин	Экстракт	Антигельминтное средство

Флавоноиды — группа химически близких соединений фенольного биогенеза, в основе которых лежит молекула флавона, имеющая два бензольных и одно кислородсодержащее гетероциклическое пириновое кольцо. Исходным материалом для синтеза ароматических соединений, в том числе и для флавоноидов, является шикимовая кислота, образующаяся в пектозном цикле гликолиза (рис. 184). Длинный ферментативный путь последовательных ее превращений в коричную кислоту приводит к возникновению кольца В флавоноидов. Ацетатно-малонатный путь,

связанный с метаболизмом жирных кислот, приводит к образованию кольца А флавоноидов. Флавоноиды — самая многочисленная группа фенольных соединений, которые являются растительными пигментами, чаще всего желтого цвета. Они локализируются в клеточном соке всех органов растений и играют важную роль в обмене веществ растительной клетки.



Рис. 184. Схема синтеза фенольных соединений

Фенольные соединения участвуют в процессе роста растений, в окислительно-восстановительных процессах. Так, еще в 1908 г. В.И. Палладин высказал предположение о том, что дыхание растений связано с обратным окислением и восстановлением флавоноидов, что было в дальнейшем подтверждено. Фенольные соединения выполняют и защитные функции. Спектр фармакологического

действия различных флавоноидов очень широк, но наиболее для них характерно противовоспалительное, спазмолитическое и гипотензивное, кардиотропное, капилляроукрепляющее кровоостанавливающее, мочегонное, желчегонное и гепатозащитное действие. Перечень лекарственных растений, содержащих флавоноиды и произрастающих в условиях Сибири, представлен в табл. 7.

Таблица 7

Растение	Используемый орган	Флавоноид	Лекарственная форма	Назначение
Арония черноплодная (<i>Aronia melanocarpa</i>)	Плоды	Рутин, кверцетин	Свежие и сухие плоды	Капилляроукрепляющее средство
Бессмертник песчаный (<i>Helichrysum arenarium</i>)	Цветки	Парингенин, апигенин	Настой, экстракт, фламин	Желчегонное средство
Боярышник кроваво-красный (<i>Crataegus sanguinea</i>)	Цветки, плоды	Кверцетрин, витексин	Настой, экстракт, настойка	Кардиотоническое средство
Василек синий (<i>Centaurea cyanus</i>)	Цветки	Производные апигенина, лютеолина	Настой	Мочегонное средство
Волдушка многожилчатая (<i>Bupleurum multinerve</i>)	Трава	Производные кверцетина и изорамнетина	Настой	Желчегонное средство
Горец птичий (<i>Polygonum aviculare</i>)	Трава	Гиперозид, авикулярин	Настой	Средство, способствующее отхождению конкрементов
Горец почечуйный (<i>Polygonum persicaria</i>)	Трава	Гиперозид, авикулярин	Настой	Гемостатическое средство
Зверобой продырявленный (<i>Hypericum perforatum</i>)	Трава	Гиперозид, рутин	Настой, настойка, новоиманин	Вяжущее, противовоспалительное, антибактериальное средство
Пижама обыкновенная (<i>Tanacetum vulgare</i>)	Цветки	Производные лютеолина, апигенина	Настой, танасехол	Желчегонное средство
Пустырник сердечный (<i>Leonurus quinquelobatus</i>)	Трава	Рутин, квинквелозид	Настой, настойка, экстракт	Успокаивающее средство
Сушеница топяная (<i>Gnaphalium uliginosum</i>)	Трава	Гиафалозиды А и В	Настой	Противовоспалительное, гипотензивное средство

Растение	Используемый орган	Флавоноид	Лекарственная форма	Назначение
Филалка трехцветная (<i>Viola tricolor</i>)	Трава	Рутин, кверцетин	Настой	Отхаркивающее средство
Хвощ полевой (<i>Equisetum arvense</i>)	Трава	Производные апигенина, лютеолина	Настой	Мочегонное средство
Черда трехраздельная (<i>Bidentis tripartita</i>)	Трава	Цинарозид, лютеолин	Настой	Противовоспалительное, антигельминтное средство
Шлемник байкальский (<i>Scutellaria baicalensis</i>)	Корни	Байкалпин, скутеллярин	Настойка	Гипотензивное, успокаивающее средство
Горец перечный (<i>Polygonum hydropiper</i>)	Трава	Рутин, кверцетин	Настой, экстракт	Гемостатическое, капилляроукрепляющее средство

Дубильные вещества (таниды) — высокомолекулярные соединения со средней молекулярной массой около 500—5000, способные осаждать белки, алкалоиды и обладающие вяжущим вкусом. Таниды подразделяются на гидролизуемые и конденсированные. Гидролизуемые распадаются под действием кислот или энзимов на простейшие части, конденсированные — образуют продукты конденсации (флорофены). Дубильные вещества относятся к группе растительных полифенолов, способных дубить невыделанную шкуру, превращая ее в кожу. Они хорошо извлекаются водой и водно-спиртовыми смесями. Гидролизуемые дубильные вещества дают черно-синюю окраску или осадки с раствором железоаммиачных квасцов, конденсированные — темно-зеленую окраску или осадок. Получаемые из соответствующего сырья препараты применяются в качестве вяжущих и противовоспалительных средств. Благодаря способности танидов образовывать осадки с алкалоидами и солями тяжелых металлов их часто используют в качестве противоядий при отравлении этими веществами. В табл. 8 приведены примеры применения растений, содержащих дубильные вещества.

Таблица 8

Растение	Используемый орган	Таннид	Лекарственная форма	Назначение
Горец змеинный (<i>Polygonum bistorta</i>)	Корневища	Дубильные вещества гидролизуемой группы	Отвар	Вяжущее средство
Кровохлебка лекарственная (<i>Sanguisorba officinalis</i>)	Корневища и корни	Дубильные вещества гидролизуемой группы	Отвар	Вяжущее, антисептическое, кровоостанавливающее средство
Лапчатка прямостоячая (<i>Tormentilla erecta</i>)	Корневища	Дубильные вещества конденсированной группы	Отвар	Вяжущее средство
Черника (<i>Vaccinium myrtillus</i>)	Плоды, побеги	Дубильные вещества конденсированной группы	Отвар, миртилене форте (капсулы)	Вяжущее средство, способствует регенерации светочувствительного пигмента
Черемуха обыкновенная (<i>Padus avium</i>)	Плоды	Дубильные вещества	Отвар	Вяжущее средство
Бадан толстолистный (<i>Bergenia crassifolia</i>)	Корневища	Дубильные вещества	Отвар	Вяжущее средство

Эфирные масла представляют собой сложные многокомпонентные смеси летучих разнообразных по структуре органических веществ, образующихся в растениях в процессе жизнедеятельности. Наиболее распространенными компонентами эфирных масел являются терпены ($C_{10}H_{16}$ и $C_{15}H_{24}$) и их кислородсодержащие производные. Это вещества изопреноидной природы. Они летучи, легче воды и образуют жирное пятно, как и жирные масла, но быстро исчезающее, чем отличаются от последних. Обладают приятным или резким специфическим запахом. Аромат многих цветов и трав обусловлен наличием именно эфирных масел. Важное их свойство — способность перегоняться с водяным паром, на чем основан один из способов получения эфирных масел и их количественного определения. Локализируются они в специализированных структурных элементах выделительной ткани (вместилища, ходы, чешуйчатые и железистые волоски), а также в живых

клетках мезофилла листа, эпидермы и других клетках основной ткани. Содержатся в растениях в незначительных количествах, в пределах 0,5–5%. Обладают высокой антимикробной активностью.

Исторически сложилось, что эфирные масла и растения, их содержащие, нашли широкое применение в парфюмерной, косметической, кондитерской и пищевой промышленности в связи с выраженным ароматом и антимикробным их действием. Интерес к ним как к лечебным средствам основан на их биологической активности. Они с успехом используются для лечения заболеваний верхних дыхательных путей (эфирные масла багульника, эвкалипта, сосны, пихты, мяты), обладают выраженным спазмолитическим действием и проявляют седативный эффект (масло мяты перечной, валерианы). Основные источники эфирных масел из сибирской флоры показаны в табл. 9.

Таблица 9

Растение	Используемый орган	Эфирные масла	Лекарственная форма	Назначение
Багульник болотный (<i>Ledum palustre</i>)	Побеги	Ледол, палюстрол	Настой	Противокашлевое и отхаркивающее средство
Береза повислая (<i>Betula pendula</i>)	Почки, листья	Бетулинол	Настой	Мочегонное средство
Валериана лекарственная (<i>Valeriana officinalis</i>)	Корневища с корнями	Борнилизо-валерианат, борнеол, валеротриат	Настой, настойка, экстракт	Успокаивающее средство
Душица обыкновенная (<i>Origanum vulgare</i>)	Трава	Тимол, карвакрол	Настой	Отхаркивающее средство
Аир болотный (<i>Acorus calamus</i>)	Корневища	Акарон, акорин	Настой	Повышающее аппетит и улучшающее пищеварение средство
Анис обыкновенный (<i>Anisum vulgare</i>)	Трава	Анетол, метилхавинол	Настой, масло, капли	Отхаркивающее средство
Ель сибирская (<i>Picea obovata</i>)	Шишки	Борнилацетат, пинен	Отвар	Антисептическое и противовоспалительное средство
Пихта сибирская (<i>Abies sibirica</i>)	Пихтовая «лапка»	Камфора	Масляный раствор	Аналептическое средство
Сосна лесная (<i>Pinus sylvestris</i>)	Почки	Борнилацетат, пинен	Настой, масло, мазь	Отхаркивающее, дезинфицирующее средство

Окончание табл. 9

Растение	Используемый орган	Эфирные масла	Лекарственная форма	Назначение
Тысячелистник обыкновенный (<i>Achillea millefolium</i>)	Трава	Ахиллин, миллефин	Настой, экстракт жидкий	Кровоостанавливающее средство
Полынь горькая (<i>Artemisia absinthium</i>)	Листья, трава	Абсинтин, анабсинтин	Настой	Улучшающее аппетит и пищеварение средство
Чабрец (<i>Thymus serpyllum</i>)	Трава	Тимол, карвакрол	Настой, тимол	Отхаркивающее, антибактериальное средство
Можжевельник обыкновенный (<i>Juniperus communis</i>)	Плоды	Пинен, терпинеол	Настой	Мочегонное средство
Ромашка пахучая (<i>Chamomilla discoideae</i>)	Цветки	β -мирцен, β -фарнозен	Настой	Противовоспалительное и антисептическое средство
Хмель обыкновенный (<i>Humulus lupulus</i>)	Шишки	Мирцен, кариофиллен, гумулен	Настой	Успокаивающее, спазмолитическое средство

Сотрудниками Сибирского государственного медицинского университета выявлены противовоспалительные, ранозаживляющие, противоожоговые свойства эфирных масел полыни и тысячелистника. Содержащийся в их эфирных маслах сесквитерпеновый углеводород хамазулен придает им голубой цвет и обуславливает лечебный эффект. В медицинской практике общеизвестно применение и других компонентов. Так, производные *n*-цимола используются в качестве анестетиков, ментол и камфара входят в состав валидола, ледол является основой противокашлевого препарата «Ледин». Они способны оказывать влияние на организм в очень малых концентрациях, изменять скорость протекания биохимических реакций и регулировать функции клеток и органов.

Глава 4. Водный режим и минеральное питание

Поглощение и транспирация

Наличие или отсутствие воды в организме является решающим фактором в жизни растения. Вода обеспечивает нормальный ход фотосинтеза и других физиологических процессов, а также нормальное состояние цитоплазмы как коллоидной системы. Поступление ее в клетку связано с осмотическими свойствами цитоплазмы и клетки в целом, с существованием сосущей силы S , величина которой зависит от состояния клетки, от степени оводненности цитоплазмы, что внешне можно определить как тургорное состояние или состояние плазмолиза. Другими словами, тургор и плазмолиз — внешние проявления степени насыщения клетки водой.

Если увядшую веточку или листок поместить в стакан с водой, то они станут упругими благодаря наличию сосущей силы их клеток. По мере засасывания воды объем протопласта увеличится и возникнет гидростатическое давление на клеточную оболочку со стороны насыщенного протопласта. Это давление обусловлено давлением воды, притягиваемой в клетку осмотически активными веществами, и называется тургорным (T), соответственно и состояние полного насыщения клетки водой носит название тургорного.

Если же поместить веточку или отдельную клетку, кусочек ткани не в воду, а в солевой раствор, где заведомо большая концентрация осмотически активных веществ, то наступит обезвоживание клетки. Цитоплазма уменьшится в объеме и отойдет от клеточной оболочки (очень часто можно наблюдать ее в виде комочков). Это состояние частичной или полной потери воды протопластом и вакуолью носит название плазмолиза и может быть обратимым и необратимым.

Чем же обусловлено наличие сосущей силы у клетки? Способна ли мертвая клетка поглощать воду?

Для того чтобы ответить на этот вопрос, представим себе клетку в виде простого осмометра (так мыслили В. Пфедфер и Р. Дютроше, настойчиво изучавшие процесс осмоса у растений), при этом сосущую силу выразим уравнением

$$S = P - T.$$

Из этого уравнения Пфедфера легко понять, что при наличии высокого тургорного давления ($T = P$) сосущая сила будет равна нулю. Это происходит тогда, когда клетка насыщена водой. Если же она находится в состоянии плазмолиза, то $T = 0$ и сосущая сила равна осмотическому давлению, определяемому концентрацией осмотически активных веществ в клеточном соке, т.е. $S = P$.

Это классическое представление характерно для клеток, уже прекративших рост, с затухающей жизнедеятельностью.

В клетках живых, растущих, активно функционирующих, в которых ярко выражена структура цитоплазмы, этот процесс значительно сложнее.

Экспериментально полученные значения сосущей силы намного выше расчетных. Как можно объяснить этот факт? Вспомним характер коллоидного раствора цитоплазмы. Коллоидные частицы белков (размер которых от 1 до 500 Å) образуют коацерватные комочки. В силу наличия групп COOH и NH_2 в аминокислотах белков возникают электрические заряды, и диполи воды образуют вокруг них сольватные оболочки. Причем чем ближе молекулы воды к коацервату, тем они прочнее с ним связаны. Это явление носит название гидрофильности коллоидных частиц цитоплазмы и обеспечивает устойчивость коллоидной системы.

Так вот, если в клетке высокая концентрация осмотически активных веществ, то у нее возможно отщепление молекул воды от сольватных оболочек коллоидной системы. При этом величина T из положительной или нулевой превратится в отрицательную. Будет происходить как бы втягивание клеточной оболочки, ее движение за плазмолизированным протопластом.

Выразив уравнением величину сосущей силы, получим

$$S = P - (-T); S = P + T,$$

т.е. сосущая сила клетки будет увеличиваться за счет гидрофильности коллоидных частиц. Таким образом, наличие структуры — это отличительное свойство живой цитоплазмы. Следовательно,

поглощение, засасывание H_2O характерно только для живой растительной клетки. Растение поглощает воду из почвы с помощью корневых волосков. Условием, обеспечивающим большую контактность корневого волоска с почвенной влагой, является химизм клеточной оболочки, а именно: наличие значительного количества пектиновых веществ и способность клеточной оболочки в связи с этим ослизняться. К корню прилипают комочки земли, корни легче проникают в поры почвы. Поступление воды в корневой волосок обусловлено осмотическими свойствами клетки. В случае сильно засоленных почв (низкая оводненность среды) более важную роль играет второй фактор — поглощение влаги биоколлоидами цитоплазмы.

Дальнейшее продвижение воды по клеткам первичной коры до сосудов происходит в основном пассивным путем по свободным пространствам в клеточной оболочке вследствие корневого давления. По сосудам ксилемы и трахеидам древесины влага движется благодаря транспирации, осуществляемой листьями.

Транспирация — это испарение воды через устьичные щели. Растительные организмы выделяют в виде пара очень много воды, например одно растение кукурузы за лето испаряет 200 л, а береза в один день — 70 л.

Транспирация обеспечивает возникновение и сохранение тока воды в растении, а также поднятие ее на высоту до 140—150 м (стебли эвкалипта и других деревьев). Примерно на 80% восходящий ток обеспечивается присасывающей силой листьев, а на 20% — корневым давлением.

Срез надземной части растения (удаление листьев) уменьшает возможность поднятия воды по стеблю. Безусловно, удерживанию водяного столба в сосудах способствуют межмолекулярные связи молекул воды и растворенных в ней веществ минерального характера.

Элементный состав растений

Изучение химизма растений показало, что высушенная (без влаги) ткань растения содержит в среднем 45% углерода, 42% кислорода, 6,5% водорода, 1,5% азота. Это элементы-органогены. Они входят в состав структурных элементов клетки (белков, жиров, углеводов, целлюлозы и т.д.). Остальные 5% — это зольный остаток.

Спектроскопический анализ зольного остатка дал возможность установить, что в растении содержится свыше 70 химических элементов. Их набор, то есть состав золы, очень варьируется в зависимости от исследуемого органа, от почв, на которых росло растение. Например, в семенах обычно много фосфора и калия (необходимы для обеспечения интенсивного роста проростков), в стеблях — кремния, в клубнях и корнях — много калия.

По количеству в растении и значимости для основных жизненных процессов все химические элементы делятся на две большие группы:

— макроэлементы (S, P, K, Ca, Na);

— микроэлементы (Fe, Mg, Mo, Cu, Ni, B, Zn, Mn, Co, Ba, Sr, Li и др.), необходимые растению в ничтожных количествах.

Для выяснения роли макро- и микроэлементов большую роль сыграли работы Д.Н. Прянишникова, который впервые использовал с этой целью вегетационные опыты — метод водных культур (смеси Кноппа). Исследования Д.Н. Прянишникова и других свидетельствуют о том, что для нормального роста и развития растений действительно наиболее важны S, P, K, Na и Ca.

Сера входит в состав цитоплазмы как строительный материал (цистин, цистеин, метионин). В виде сульфгидрильной группы SH (коэнзим-A) она содержится в эфирных маслах лука (амилтиоизоцианат), горчицы (гликозид синигрин).

Фосфор — составная часть нуклеиновых кислот ДНК, РНК, а также АДФ и АТФ, т.е. стоит в центре всего энергетического обмена растительной клетки. Огромную роль он играет в процессе дыхания, способствует процессу синтеза углеводов.

Калий обеспечивает рост растения, усиливает синтез полисахаридов, повышает гидрофильность цитоплазмы, увеличивает ее водоудерживающую способность. При внесении калийных удобрений у огуречных растений образуется больше женских цветков.

Кальций содержится в пектиновых веществах, которые составляют основу срединных пластинок. Без него не могут нормально развиваться корни. Он участвует и в формировании плазмалеммы.

Натрий обеспечивает стабильность осмотического давления в клетках растительных тканей, регулирует водно-солевой баланс, способствует поступлению воды.

Перечисленные выше элементы строго необходимы для минерального питания растений и не могут быть заменены другими.

О микроэлементах впервые стало известно в начале прошлого века, но только за последние 30—40 лет наука о них получила значительное развитие. Основная заслуга в этом принадлежит крупнейшему русскому ученому акад. В.И. Вернадскому. Его продолжателями в нашей стране по праву считаются А.П. Виноградов, В.В. Ковальский, Я.В. Пейве, М.Я. Школьник и др.

Незаменимыми микроэлементами являются Zn, Mg, Fe, Mn, Mo, Cu, B.

Цинк входит в состав фермента карбогидразы, осуществляющей гидратацию и дегидратацию угольной кислоты ($\text{H}_2\text{CO}_3 \rightarrow \text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O}$). Недостаток цинка в растении вызывает мелколепестность, желтую пятнистость и другие болезни. При отсутствии цинка растение прекращает рост.

Магний входит в состав молекулы хлорофилла. Активирует деятельность ферментов, отщепляющих фосфорную кислоту от АТФ.

Железо содержится в дыхательных ферментах группы цитохромов, а также в окислительных ферментах каталазы и пероксидазы. Активирует процесс биосинтеза хлорофилла. Недостаток железа в растении приводит к хлорозу.

Марганец является активатором ряда ферментов (карбоксилазы, фосфатазы). Способствует восстановлению нитратов в растении. Недостаток его вызывает угнетение процесса дыхания и фотосинтеза. При этом наступает азотное и кислородное голодание.

Молибден необходим для фиксации атмосферного азота азотфиксирующими бактериями, активирует процесс восстановления нитратов. При его отсутствии замедляется развитие меристемы, нарушается азотистый и водный обмен, ослабляется тургор.

Медь входит в состав окислительных ферментов (пероксидазы, полифенолоксидазы и аскорбиноксидазы). При дефиците меди злаки не образуют зерен.

Бор улучшает снабжение корневой системы кислородом. При его отсутствии прекращается деление клеток меристемы, нарушаются функции флоэмы, у растений возникают тяжелые заболевания: гниль сердечка свеклы, отмирание точки роста у табака и др. При дефиците бора в корни плохо поступает кальций (в их содержании наблюдается сбалансированность).

Выявление роли каждого элемента в отдельности — не совсем правильный подход к решению вопроса. Они тесно взаимодействуют

вуют друг с другом и с коллоидами цитоплазмы; обуславливают нормальный ход таких процессов, как дыхание, фотосинтез, рост растений. Можно сказать, что весь ход физиологического развития растений немыслим без участия минеральных веществ.

Микро- и макроэлементы влияют на физико-химическое состояние коллоидов плазмы, образуют лабильные органо-минеральные комплексы, играющие важную роль в поглощении минеральных веществ клетками; влияют на обменные процессы, на синтез хлорофилла, работу ферментов.

Все минеральные вещества растение впитывает из почвы через корневую систему, хотя не исключена возможность и внекорневой подкормки растений (опрыскивание листьев растворами солей микроэлементов). Внекорневую подкормку впервые предложил Ж.Б. Буссенго (середина XIX в.).

Условия поглощения

Для поглощения минеральных веществ из почвы необходимы следующие условия.

Во-первых, соли в почвенном растворе должны находиться в диссоциированном состоянии. Растение способно их поглощать в виде катионов и анионов ($KNO_3 \rightarrow K + NO_3$).

Во-вторых, клетки должны быть жизнеспособными, и в них должен осуществляться процесс дыхания с выделением в наружную среду ионов угольной кислоты ($H + HCO_3$).

В-третьих, нужна определенная величина рН среды клеточного сока.

Большой вклад в изучение вопросов поглощения минеральных веществ корнями внес крупный советский биохимик Д.А. Сабинин.

Впитываются минералы главным образом корневыми волосками. Это активный обменный процесс. Он осуществляется благодаря адсорбции веществ поверхностными слоями плазмалеммы, в силу электросмоса. С другой стороны, плазмалемма подвергается постоянному воздействию со стороны мезоплазмы, где происходит клеточное дыхание и выделяется угольная кислота, которая в виде ионов притекает к плазмалемме. Ее ионы H и HCO_3 занимают места уходящих внутрь мезоплазмы катионов и анионов, а уходя в почвенный раствор, они освобождают места в плазмалемме для поглощаемых корнем минеральных веществ.

Этот процесс свойствен только живой клетке. Дальнейшее перемещение минеральных веществ осуществляется двумя путями:

— с током воды по свободным пространствам в клеточной оболочке, т.е. простой диффузией в водной среде (анионы и нейтральные ионы). В клеточной оболочке минеральные вещества (катионы) способны связываться с отрицательно заряженными группировками (СОО) пектиновых веществ. Это *апопластический* транспорт;

— через первичную кору по цитоплазме с помощью плазмодесм (катионы и анионы). Перемещение минералов здесь связано с образованием лабильных соединений с метаболическими реакциями и даже с использованием энергии АТФ. Это *симпластический* транспорт.

В дальнейшем по сосудам ионы минеральных веществ передвигаются с током воды. На первых же этапах (впитывание плазмалеммой и передвижение по клеткам первичной коры) минеральные вещества образуют самостоятельный, независимый от тока воды, процесс поглощения. Независимость поглощения воды и минеральных веществ еще в 1925 г. установил чешский ученый Ф. Пратт (рис. 185).

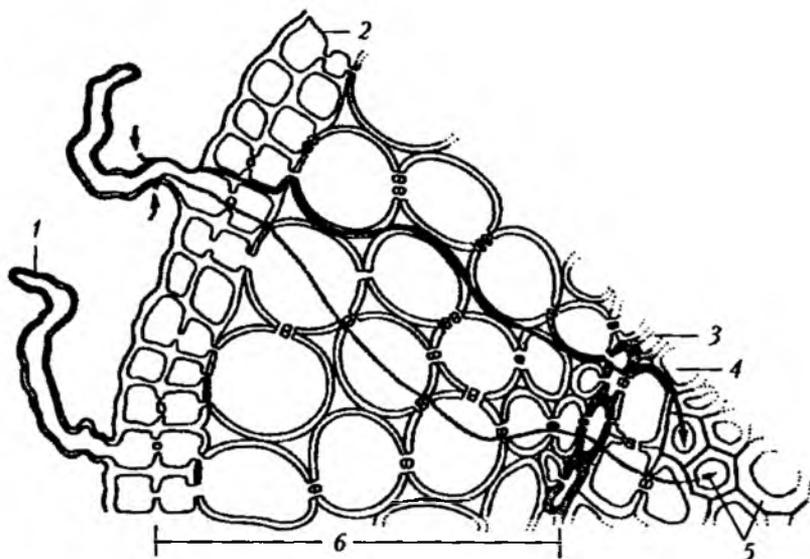


Рис. 185. Основные этапы перемещения воды (толстая линия) и неорганических ионов (тонкая линия) из почвы: 1 — корневой волосок; 2 — эпидерма; 3 — эндодерма; 4 — перицикл; 5 — элементы ксилемы; 6 — кора

Количество поглощенных веществ зависит от условий среды и от концентрации ионов в почвенных растворах. Например, при избыточном и одностороннем удобрении почв появляется их неуравновешенность. Неуравновешенные растворы оказывают сильное действие на коллоиды цитоплазмы, легко их коагулируют, поскольку из таких растворов катионы легко поступают в клетки, и высокие их концентрации могут привести не только к частичной коагуляции, но и к полному отмиранию клетки и даже всего растительного организма. Идеально уравновешенным раствором минеральных солей является морская вода. Кровь человека тоже представляет собой подобный состав, что дало повод одному ученому сказать, что «в своей крови мы носим каплю того океана, из которого некогда возникла жизнь».

В почве могут быть труднодоступные (труднорастворимые) соли. В этом случае их поглощению предшествует метаболизм за счет корневых выделений (органические кислоты, ферменты каталаза, инвертаза и амилаза). Например, корни кукурузы в почву выделяют активную глицерофосфатазу, расщепляющую глицерофосфат с образованием ортофосфорной кислоты.

В настоящее время известно, что некоторые растения избирательно поглощают отдельные макро- и особенно микроэлементы. К ним можно отнести растения-индикаторы (геологи с их помощью ведут разведку ценных ископаемых: в Швеции по золе вереска нашли вольфрам, в Сибири по золе березы и пихты — железо, в Туве — медь). К этой группе относятся и некоторые лекарственные растения. Ученые Н.И. Гринкевич, В.В. Ковальский установили, что независимо от места обитания те из них, что содержат определенные группы биологически активных веществ, отличаются избирательным накоплением отдельных микроэлементов.

Так, растения из семейства аралиевых (известные источники средств, стимулирующих центральную нервную систему) богаты Mo, Mn, Fe, Cu, Sr и Ba; гречиха (источник рутина) накапливает Cu; красавка, маки (источники алкалоидов) — Mn и Cu; витаминные растения (шиповник) богаты Mn, в медунке большое количество I, в примуле — Mn.

Одним из важнейших органогенных элементов клетки является азот. В растениях он используется для синтеза различных азотсодержащих веществ (аминокислот, белков, нуклеиновых кислот, алкалоидов, хлорофилла).

Азот способствует росту, накоплению вегетативной массы, что особенно важно при выращивании лекарственных растений. Но в растительном организме его содержится лишь 1,5%, а в атмосфере — до 80%. По сравнению с кислородом и углеродом атмосферный азот химически инертен, и поэтому растение не способно его поглощать. В растительные клетки он попадает через посредников — почвенные и клубеньковые бактерии, осуществляющие уникальный процесс его фиксации.

Большая часть азота поступает в почву из мертвого органического материала. Азотистые соединения, содержащиеся в нем, быстро разлагаются на более простые. Этот процесс идет при участии гнилостных бактерий и различных грибов. Избыток азота выделяется в форме ионов аммония (NH_4), что называется аммонификацией. При разложении большого количества богатого азотом материала (в навозных или гнилостных кучах) часть его выделяется в виде аммиака (NH_3). Некоторые виды бактерий способны окислять аммиак. В ходе этого процесса (нитрификации) выделяется энергия, которая используется для восстановления CO_2 . Такие бактерии являются хемосинтезирующими автотрофами. Аммиак окисляется до нитритов (NO_2), которые токсичны для растений, но редко накапливаются в почве. Нитробактериями они окисляются до нитратов ($2\text{NO}_2 + \text{NO}_2 \rightarrow 2\text{NO}_3$). Практически весь азот поглощается растениями из почвы в виде нитратов (рис. 186). Считается, что годовая фиксация азота на Земле составляет 10 т.

Подводя итог вышеизложенному, следует отметить, что поглощение и транспорт веществ в растении представляют собой комплекс сложнейших реакций, в которых участвуют различные структурные компоненты. Первичная адсорбция минералов поверхностью корня, поступление их в живые клетки, передача от клетки к клетке и, наконец, перемещение их на большие расстояния по проводящим элементам — все это различные стадии единого процесса, управляемые различными механизмами, но взаимообусловленные и подчиненные общим коррелятивным отношениям между взаимодействующими частями растительного организма. Здесь важно знать анатомию органов, расположение (топографию) тканей и физиологические процессы, происходящие в них. Кроме того, в поглощении азота принимают непосредственное участие и другие, более низкоорганизованные организмы (бакте-

рии, грибы), ферментные системы которых превращают его в доступные для высшего растения формы.

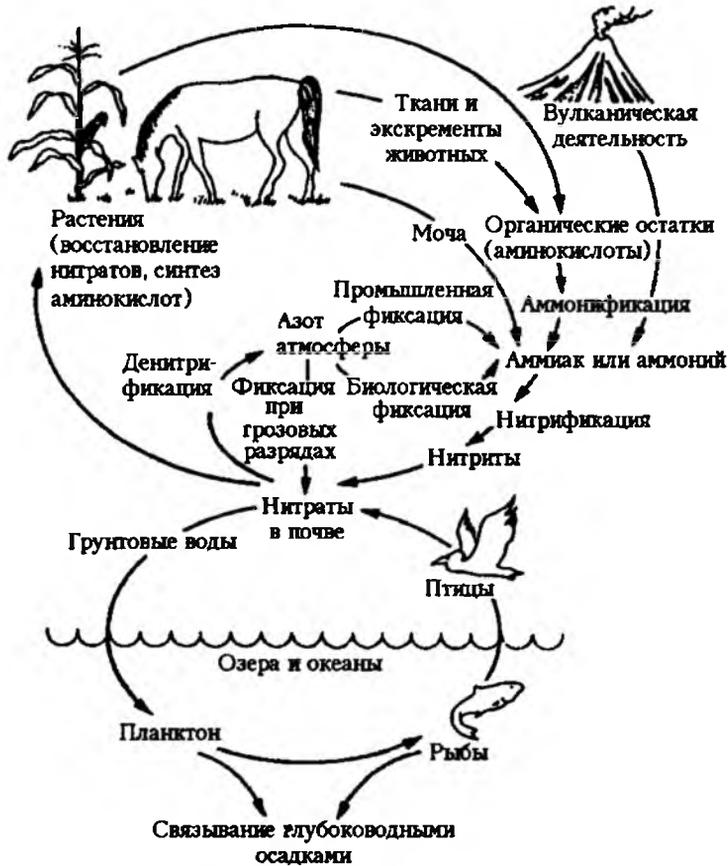


Рис. 186. Круговорот азота

Значение минеральных веществ в жизни человека

Избыток или дефицит микро- и макроэлементов в организме человека приводит к нарушению обмена веществ и появлению болезней. Так как многие минеральные вещества содержатся в растениях, следует обратить внимание на то, чтобы с пищей поступало достаточное их количество. Пищевые продукты, содержащие их, могут служить доступным и эффективным профилактическим средством.

Известно, что недостаток кальция в организме человека служит причиной несвертываемости крови и нарушений в формировании костей: вызывает урскую болезнь (короткопалость, изменение суставов). Этому заболеванию способствует и избыток стронция. В одном из районов Амурской области в почве как раз мало кальция и много стронция. Там и распространена урская болезнь. Предупредить ее можно, потребляя наиболее богатые кальцием молочные продукты, особенно сыр.

Нехватка йода приводит к заболеванию «эндемичный зоб». Йода много в морской капусте, в медунице.

Очень большое значение для организма человека имеет магний. Он снимает усталость, нервное напряжение, способствует лучшему усвоению кальция, усиливает иммунитет, устойчивость, сопротивляемость нормальных клеток поражению раком. Недостаток его приводит к патологическим состояниям в психике (беспокойство, нервозность, страх, бессонница). Магнием богаты семена подсолнечника, какао, орехи, крупы, фасоль, горох, соя, овсяные хлопья и др.

Кобальт, медь, марганец положительно влияют на процесс кроветворения, полезны при глаукоме. Лечат различные типы малокровия. Больше всего кобальта в пшенице, гречке, в зернах какао, кукурузы. Медь в значительном количестве содержится в орехах, в семенах бобовых, марганец — в семенах бобовых и в листовых овощах.

Недостаток кремния и титана в крови сопровождается экземой. Цинк необходим для синтеза витаминов С, Р и В, оказывает сильное влияние на активность половых гормонов. Его отсутствие приводит к бесплодию. Наиболее доступным источником цинка являются огурцы. При недостатке железа возникает анемия, нарушается иммунитет. Дефицит железа в организме можно ликвидировать с помощью зелени крапивы, петрушки и др. В организме оно легче усваивается в присутствии витамина С.

Натрий — основной ион во внеклеточных жидкостях организма человека (плазма крови, лимфа и др.). Участвует в мышечном сокращении, регулирует водно-солевой баланс и обеспечивает кислотно-щелочное равновесие.

Получить эти и другие минеральные вещества человек может главным образом из растений и препаратов растительного происхождения, обогащенных микроэлементами. Значение их для

организма человека предполагалось давно, первые попытки использовать минеральные вещества для лечения относят к XIII в. И в настоящее время в Индии применяют препараты, содержащие малые количества растертых в порошок источников микроэлементов (алмазы, сапфиры, рубины, жемчуг, изумруды, топазы, агаты и другие драгоценные камни). И это объяснимо, если учесть, что в рубине содержится хром, в сапфире — титан и железо, в изумруде — бериллий.

Велико значение минеральных веществ и при выращивании растений, особенно в условиях оптимального водоснабжения и минерального питания. Эти условия можно создать с помощью гидропоники, при использовании которой можно получить до 100 т листьев алое с 1 га и полностью удовлетворить все потребности отечественной фармацевтической промышленности. Вместо 19 кг эфирного масла из сырья розовой герани, выращенной на площади 1 га, методом гидропоники с такой же площади получают 100 кг.

Внекорневая подкормка микроэлементами лекарственных растений (наперстянка, красавка) увеличивает в них количество гликозидов и алкалоидов и, кроме того, обогащает микроэлементами, которые для организма человека имеют колоссальное значение.

Растение в силу своих особенностей питания (фотосинтез, дыхание, водный и минеральный обмен) способно обеспечить жизнь человека и его здоровье. Это единая целостная биологическая система, в которой все органы не только структурно, но и функционально связаны. Так, в листе происходит фотосинтез, обеспечивая наличие субстрата для дыхания (синтезированные в нем углеводы протекают по флоэме во все органы и клетки растения). Процесс дыхания обуславливает активные этапы поглощения минеральных веществ. Без последних, в свою очередь, невозможно ни дыхание, ни фотосинтез, ибо эти ферментативные процессы активируются макро- и микроэлементами.

Глава 5. Организм и среда

Единство организма как индивидуума и среды, в которой он обитает, проявляется в постоянном взаимодействии. Среда (или иначе внешние факторы) оказывает заметное влияние на внешний облик, размеры и другие параметры, характеризующие растения. Но единство взаимоотношений заключается не в одностороннем влиянии среды на организм. В начале 90-х гг. XX в. выявлено, что и растительный организм может оказывать на окружающую среду и на объекты, обитающие рядом, химическое воздействие. Растения выделяют в почву вещества, которые были названы калинами. В большой дозе они обнаруживали токсичность, угнетая рост и даже вызывая гибель рядом живущих особей. В малых дозах эти вещества оказывают стимулирующий эффект.

Одно из проявлений живого организма при воздействии факторов внешней среды и эндогенных факторов — движение. У растений наблюдается главным образом движение органов путем изгиба, скручивания, откидывания и т.д. Хорошим примером являются тропизмы — изгибы, реакции искривления стебля, корня, вызываемые односторонним освещением (фототропизм), влиянием влаги (гидротропизм) и земным притяжением (геотропизм). Это ростовые движения.

Раскрывание цветка утром и закрывание к ночи или к изменению погоды (с наступлением ненастья), складывание листьев связаны с изменением тургорного давления. Этот тип движения носит название «настия». Типы настии определяются характером раздражителя и чрезвычайно многообразны: монастия — движения усиков земляники, хемонастия — листа росянки, фотонастия — соцветия одуванчика, цветка горечавки (раскрываются на свету и закрываются в темноте или при пасмурной погоде). Складывание листовых долек у сложного листа стыдливой мимозы (*Mimosa pudica*) — пример тисмонастии, листья-ловушки насекомоядных

растений тоже захлопываются при легком раздражении чувствительных волосков на верхней стороне листа.

Наиболее яркая иллюстрация взаимной связи организма и среды — биологические явления роста и развития растений. Они имеют огромную физиологическую важность и наряду с обменом веществ служат одним из основных проявлений свойств живого организма.

Рост растений

Рост растений заключается в увеличении их объема и массы в результате возрастания числа и величины клеток, образующихся в ходе постоянно протекающего в растении деления меристем. Размножение клеток первичных меристем в конусах нарастания обеспечивает рост осевых органов (стебля и корня) в длину, а камбиальных клеток (латеральная, боковая меристема) — увеличение органов в диаметре. Д.А. Сабинин, давая определение роста, подчеркивал, что это явление сопровождается процессом морфогенеза клетки, проходящего в пять фаз: I — эмбриональный рост, II — растяжение, III — дифференциация, IV — зрелость (нормальная физиологическая активность), V — старение.

В I фазе, действительно, путем митоза происходит увеличение количества клеток. Линейные размеры их изменяются мало (примерно в два раза). В клетках начинают формироваться органоиды с внутренней ультраструктурой. Вакуоли в цитоплазме мелкие, ядро и ядрышки — крупные. Наблюдается высокая насыщенность цитоплазмы свободными рибосомами. Эндоплазматический ретикулум развит еще слабо, представлен редкими короткими гранулярными цистернами. Много мелких, со слабо развитыми кристами митохондрий. Пластиды (лейкопласты и хлоропласты) имеют неявно выраженные тилакоиды. Аппарат Гольджи не активен, диктиосом мало.

Основными факторами, влияющими на митоз, являются раздражения, приходящие извне и воспринимаемые поверхностью протопласта. Они могут носить радиационный или гормональный характер. Данный факт А.Г. Гурвич доказал экспериментально. Он обратил внимание на то (рис. 187), что митоз интенсивнее проходил в корешке лука (*б*), обращенном к горизонтально расположенному корню (*а*). Если разместить между растущими корешками стекло, то усиление митоза не наблюдалось. Фактор,

вызывающий усиление митоза, он назвал митотическими лучами. По своей природе они оказались ультрафиолетовыми лучами с длиной волны 2 200 Å. Митоз можно интенсифицировать и действием ростовых веществ — ауксинов, гиббереллинов и др.

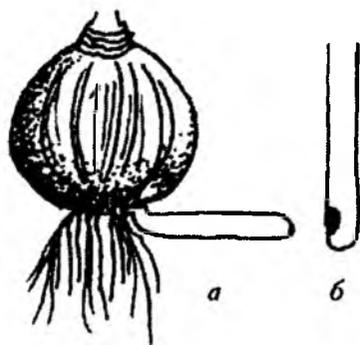


Рис. 187. Состояние митоза в корешках лука (по Гурвичу)

II фаза морфогенеза клетки характеризуется сильным ростом клеточной оболочки. Линейные размеры становятся больше в 5–10 раз, а объем клетки — в 125–1000 раз. Если в животной клетке увеличение объема клетки происходит путем наращивания массы цитоплазмы и протопласта в целом, то в растительной клетке — за счет растяжения

клеточной оболочки, усиления оводнения клетки, тургорного давления. В цитоплазме образуются крупные вакуоли. Количество органоидов не увеличивается, но они приобретают стабильную, характерную для них ультраструктуру. В клетках повышается интенсивность дыхания, следовательно, идет расход пластического материала, а энергия АТФ используется на рост клеточной оболочки, ибо это активный процесс (синтез строительного материала).

В III фазу происходит дифференциация клеток и их специализация. На этом этапе первичная оболочка преобразуется во вторичную, характерную для всех живых клеток постоянных тканей. В этом процессе активное участие принимает РНК. Указанная нуклеиновая кислота в I фазе диффузно распространена в цитоплазме, а во II и III фазах концентрируется в структурных элементах клетки: возле оболочек, у которых протекает процесс вторичного утолщения. Значение РНК, таким образом, проявляется при формировании механических и проводящих тканей. С ее деятельностью связана и организация небелковых структур в клетке.

Четко выражена специализация в образовании специфических органов. Если более других развиты хлоропласты, клетки дифференцируются в фотосинтезирующие ткани. Если сильно развит аппарат Гольджи, то заметно утолщаются клеточные оболочки и

формируются механические ткани. Если исчезают ядро и тонопласт — идет создание ситовидных трубок.

IV фаза — состояние активно функционирующей клетки. Цитоплазма и органоиды, а также клеточная оболочка имеют специфическую структуру, характерную для определенного типа тканей.

V фаза отличается ослаблением жизненных функций. Затухают синтетические процессы, дыхание. В клетке уменьшается количество белков, нуклеиновых кислот. Проявляется процесс автотоллиза.

Рост клеток обеспечивает рост всего организма в целом. На этот процесс влияют внешние факторы (свет, вода, температура), а также внутренние — различного типа гормоны. В первый период (10–15 лет для древесных растений) растение развивается медленно. Интенсивность роста особенно велика во второй возрастной период. Эту линейную зависимость (кривая Сакса) можно изобразить на графике (рис. 188).

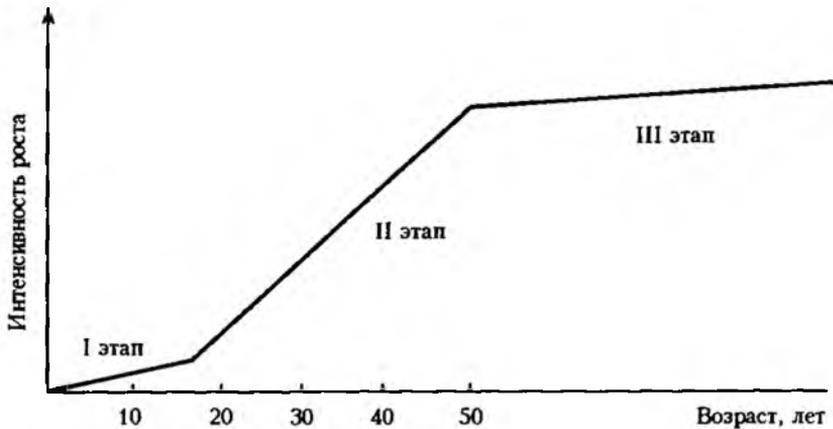


Рис. 188. Этапы роста растений (кривая Сакса)

Третий период, напротив, характеризуется медленным, плавным, но стабильным ростом, если отсутствуют отрицательные факторы внешней среды.

Рост растения рассматривается как количественные изменения в организме, сопровождающиеся четко выраженным морфогенезом клетки. Следует заметить, что живым клеткам свойственна тотипотентность, т.е. способность развиваться в целый организм.

Таким образом, не только эмбриональные, но и многие специализированные зрелые (но живые) клетки генетически тотипотентны, и их дифференциация не является необратимой.

Развитие растений

Развитие (онтогенез) растений — это процесс качественных изменений в организме. Термин «онтогенез» был введен Э. Геккелем в 1866 г. Сущность биологического развития составляют глубокие и закономерные изменения строения и физиологических свойств, возникновение качественно новых особенностей организма.

Началом его считается оплодотворенная яйцеклетка (зигота). Конец — это отмирание растения. Таким образом, онтогенез — это жизнь растительного организма в период «от семени до семени». В зависимости от характера развития, биологических свойств растения различают большой онтогенез и малый. Большой жизненный цикл определяют промежутком от зиготы до отмирания растения. Малый составляет период от зиготы до плодоношения. У однолетних растений выражен один малый жизненный цикл. У многолетних, особенно заметно у плодовых деревьев, большой цикл развития представляет собой сочетание многочисленных малых.

Характерная его особенность — стадийность, ступенчатость. Стадийность является объективным законом и свойственна всем без исключения растениям. Для их нормального развития важно, чтобы в растительном организме нормально протекали две наиболее изученные стадии: яровизация и световая.

Для *яровизации* необходимо, чтобы растения находились на этапе проростков (наклюнувшиеся семена злаковых, проросший картофель), а также комплекс внешних факторов:

- наличие воды;
- нормальная аэрация;
- температура для озимых культур 0–5 °С, для яровых — от 20 до 25 °С.

Свет не обязателен.

Длительность этой стадии устанавливается экспериментально, а в сельском хозяйстве (полеводстве) — в результате многовекового опыта народа, воплощенного в агротехнические мероприятия (сроки посева и характер предпосевной обработки).

В агролабораториях ведется контроль за качеством яровизации новых культур. На данной стадии происходят качественные изме-

нения в цитоплазме меристематических клеток точек роста стебля. Эти биохимические изменения можно обнаружить гистохимическим методом М.А. Басарской. Он заключается в том, что тонкий срез, сделанный через точку роста, обрабатывается 5-процентным раствором желтой кровяной соли. При полном прохождении стадии яровизации срез окрашивается в синий цвет. Частичное окрашивание свидетельствует о незаконченности процесса. Срез точки роста неярковизированных растений окрашивается в зеленый цвет.

Для нормального протекания *световой* стадии растения должны быть в виде зеленых проростков. Кроме того, необходим комплекс внешних факторов:

- оптимальная температура для роста 25–30 °С;
- наличие воды;
- нормальная аэрация;
- обязательное воздействие света короткого или длинного дня.

То, что нужен свет специфического характера, обнаружено в 1920 г. американскими учеными У.У. Гарнером и Г.А. Аллардом. Они заметили, что соя и табак зацветают при укороченном световом дне. Это явление они назвали фотопериодизмом. Отечественный ученый М.Х. Чайлахян в эксперименте доказал, что такая реакция улавливается листом. Лучшее всего изучена фотопериодическая регуляция образования цветков.

Рассмотренные стадии последовательны и необратимы. Например, без процесса яровизации многие растения не способны к цветению и плодоношению (свекла, репа, озимые злаки). Южные культуры требуют воздействия короткого светового дня, иначе они будут бурно расти, давать большую вегетативную массу, но не образуют цветков и не плодоносят.

Физиологические стадии развития растения сопровождаются морфологическими изменениями, возрастными периодами, то есть этапами онтогенеза:

- I — латентный — покоящиеся семена;
- II — виргинильный — от семени до цветения. Он включает этап всходов (проростки) и ювенильный этап (взрослые, но не цветущие растения);
- III — генеративный — период цветения;
- IV — сенильный (старческий) — отцветание.

Продолжительность индивидуальной жизни растения различна. Наибольшей долговечностью обладают австралийские макрозамии

(вид саговниковых). Они живут до 12–15 тыс. лет. Э. Геккелем в 1866 г. введен термин «филогенез», означающий историческую эволюцию организмов. Он же обратил внимание на то, что в процессе индивидуального развития организма происходит повторение некоторых этапов филогенеза. Научное объяснение этого явления впервые дал Ч. Дарвин (1859 г.), а Э. Геккель придал ему форму биогенетического закона. В основе данного закона лежит индивидуальное развитие особи (онтогенез), в котором наблюдается короткое и быстрое повторение ряда этапов эволюции вида (филогенез). Он помогает выяснить родственные связи между организмами, их преемственность, способствует построению филогенетических систем и родословных. В растительном мире можно найти ряд примеров его проявления. Так, протонема мха, образующаяся при прорастании споры, напоминает нитчатую водоросль. Это может свидетельствовать о том, что предками мхов, вероятнее всего, были зеленые водоросли. Таким образом, биогенетический закон способствует выяснению хода исторического развития организмов.

Глава 6. Размножение

Наряду с обменом веществ размножение является неотъемлемым свойством живого организма. Непрерывное существование живых существ, их развитие и совершенствование, сохранение их генофонда обеспечиваются способностью воспроизведения, т.е. размножения. Растениям свойственны три его типа — вегетативное, бесполое и половое.

Вегетативный тип размножения — это способность организма восстановить, воспроизвести целиком себя из отдельной соматической части. Так, при измельчении тела лишайника из каждого кусочка с течением времени вырастает новый таллом этого организма. При разрыве многоклеточной нитчатой водоросли на отдельные фрагменты также можно наблюдать ее восстановление из каждого обрывка нити. Примером вегетативного размножения является выращивание гриба шампиньона из кусочков высаженного в теплицах мицелия. Для перенесения неблагоприятных условий на гифах грибов образуются многочисленные артроспоры, хламидоспоры — клетки с толстой оболочкой. В клетках и склероциях находится большой запас питательных веществ. Эти образования могут долгое время в покое сохранять жизнедеятельность. При наступлении благоприятных для жизни условий (достаточная температура, влага) они начинают прорастать, образуя материнскую особь.

Вегетативное размножение у высших растений осуществляется с помощью выводковых почек (у печеночных мхов, живородящих папоротников, каланхоэ). Размножение может происходить и с помощью маленьких луковичек. Они опадают в почву, давая жизнь новому организму. Но наиболее ярко выражено вегетативное размножение у самых совершенных высших растений — покрытосеменных. Его можно наблюдать в природе в естественных условиях. Оно также осуществляется человеком искусственно и

используется в различных отраслях народного хозяйства, особенно в садоводстве, цветоводстве, да и при выращивании овощных культур. В природе чаще встречается размножение усами (земляника), корневой и пневой порослью (обычно после рубки леса некоторые породы — осина, тополь — восстанавливаются таким образом). Имеются случаи, когда побеги смородины укореняются, образуя самостоятельные кусты. Это размножение отводками. Часто наблюдается размножение корневищами (пырей, осот), луковицами и клубнями (орхидные, лилейные).

В практике сельского хозяйства разработано множество разнообразных способов искусственного вегетативного разведения растений. Так, многолетние травы, да и декоративные кустарники размножаются делением куста. Таким же способом можно разводить пионы, флоксы; корневищами и корневыми отпрысками — ландыш, хрен, бадан, мыльнянку и др. В цветоводстве и овощеводстве многие луковичные растения размножают луковицами, отделяя дочерние луковицы-детки от материнских растений (лук, чеснок, тюльпан, нарциссы, гладиолусы и т. д.). Особенно широко распространены в цветоводстве и садоводстве методы клонирования: черенками, отводками и прививкой.

Клонированием называют метод получения генетически близкого или идентичного потомства (клона) от одной исходной родительской особи в результате вегетативного размножения. Например, при разведении бегоний обычно используют листья, их расчлениают на кусочки (по жилкам), прикалывают на ровную поверхность влажного песка и укореняют. Полученная масса особей и будет являться клоном. С помощью этого метода выращивают в культуре тканей ценные сорта картофеля и других растений.

Черенкование — это размножение с помощью отрезков побега. Черенки бывают стеблевые (яблоня, смородина, роза и др.), листовые (бегония, гloxиния) и корневищные (шлемник байкальский).

Смородину, крыжовник можно размножить и посредством *отводков*. При этом необходимо побеги прижать к почве и присыпать землей. В течение вегетационного периода образуется корневая система. Отрубив побег от материнского экземпляра, получим дочерний экземпляр, сохранивший все качества основного сорта. Разведение земляники с помощью усов — общеизвестный пример вегетативного размножения.

Прививкой или трансплантацией называют пересадку части одного растения на другое с последующим их срастанием. Этот вид вегетативного размножения в природе не встречается. Применяют его цветоводы при разведении редких сортов роз и других декоративных кустарников и садоводы для сохранения хороших свойств у новых гибридных плодовых культур, так как при семенном размножении привлекательные черты гибридного сорта могут быть утеряны. В качестве подвоя используют растение с хорошо развитой корневой системой, обладающее морозоустойчивостью, устойчивостью к грибковым заболеваниям и т.п. Наиболее распространены копулировка — прививка черенком в расщеп (седлом или под кору) и окулировка — прививка глазком (почкой). При этом очень важно, чтобы живые ткани подвоя и привоя соприкасались. Их плотно связывают в местах прививки. При образовании каллуса можно надеяться на жизнеспособность привоя.

Метод вегетативного размножения цитологически сопровождается митотическим делением клеток, появлением организмов, полностью повторяющих материнскую особь. В аспекте эволюционных преобразований вегетативное размножение не прогрессивно, оно в основном способствует выживанию вида при возникновении неблагоприятных условий, но имеет большое практическое значение в обеспечении потребностей человека и общества в целом.

Бесполое размножение осуществляется с помощью специфических одноклеточных образований: спор и зооспор. Образуются они в специальных органах — спорангиях или зооспорангиях. У низших растений (водоросли) и у грибов эти органы одноклеточные. Следует отметить, что на гаплоидном организме, каким является большинство низших растений и грибов, споры образуются в результате митотического деления содержимого спорангия. При разрыве оболочки спорангия они выходят наружу, и из них вырастают новые особи. В отличие от спор зооспоры подвижны, имеют жгутики, приспособлены к распространению в капельно-жидкой среде, характерной для жизни водорослей.

Очень характерно бесполое размножение для грибов. Их клетки могут отпочковывать небольшие участки мицелия с одним ядром, так называемые конидиоспоры. Разносясь ветром, они способны заразить новые субстраты: цветущие злаки, почву, деревья и др. Бесполое размножение по своей сути относится к вегетативному

типу, но отличается большой продуктивностью. Так, шампиньон за двое суток образует до 2 млрд спор. Бесполое размножение к тому же способствует активному расселению вида. У низших растений споры не дифференцированы в половом отношении и всегда гаплоидны.

У высших растительных организмов спорангии многоклеточные. Внутри них формируется особая материнская ткань — археспорий. Из археспориальных клеток, имеющих двойной набор хромосом, как и клетки спорангия, в процессе редукционного деления появляются споры. Из одной такой клетки с $2n$ хромосомами образуются четыре гаплоидные споры.

Особь, на которой формируется многоклеточный спорангий и развиваются споры, носит название «спорофит». Это бесполое поколение в цикле развития растительного организма. При прорастании спор (данный процесс сопровождается митозом) у высших растений образуется многоклеточный гаплоидный организм гаметофит, особенностью которого является формирование на его теле половых органов и развитие половых клеток — гамет. Такой обоеполюй гаметофит бывает в том случае, когда все образовавшиеся споры одинаковы по размеру и физиологически. Но у некоторых высших растений они могут быть одинаковыми морфологически, но различаться физиологически. Так, у хвощей из спор развиваются раздельнополые гаметофиты. Некоторые растения — разноспоровые организмы. Относительно мелкие споры (микроспоры) появляются в микроспорангиях, а более крупные (мегаспоры) — в мегаспорангиях. Из микроспор при прорастании образуется однополюй мужской гаметофит, на котором формируются мужские половые органы — антеридии. У мегаспор, наоборот, на женском гаметофите развиваются женские половые органы — архегонии. К разноспоровым относятся все голосеменные и покрытосеменные растения, мхи, некоторые плауны и папоротники.

Сущность **полового размножения** заключается в образовании на определенном этапе развития у растений половых клеток — гамет (мужских и женских), в результате слияния которых появляется зигота. При половом размножении в зиготе, возникшей из двух гаплоидных гамет, восстанавливается двойной набор хромосом. Происходит смена ядерных фаз. Таким образом, в процессе митотического деления и морфогенеза развивается новый организм.

В ходе эволюции растительного мира можно наблюдать и эволюцию полового размножения. В простейшем случае у некоторых одноклеточных водорослей сливаются целые одноклеточные организмы, выступающие в роли гаметангиев (органов, в которых формируются гаметы). Такой половой процесс носит название «гологамия». Обе сливающиеся клетки внешне неотличимы друг от друга. Иногда гаметы, образующиеся в гаметангиях, внешне не различимы, но физиологически различны. Процесс их слияния именуется изогамией. Этот очень примитивный способ размножения характерен для некоторых водорослей и грибов. Более совершенным типом полового процесса является гетерогамия. При этом типе женская гамета крупнее, мужская — мельче, но обе подвижны. Еще более совершенна оогамия, при которой женская гамета (яйцеклетка) — крупная и неподвижная, а мужская (сперматозоид) — мелкая и подвижная.

Женские гаметы формируются в специализированных органах — оогониях, представляющих собой одноклеточные, реже многоклеточные образования (харовые водоросли), и архегониях (многоклеточные образования споровых растений). Мужские гаметы развиваются в антеридиях — одноклеточных или многоклеточных (у споровых растений) мужских половых органах, имеющих у разных систематических групп различную форму. Сперматозоиды, созревшие в антеридиях, могут достичь яйцеклетки только в присутствии воды (дождевые капли, роса и т.д.). Это условие необходимо для осуществления процесса слияния половых гамет всех групп растительных организмов, исключая семенные.

Помимо типичного полового процесса, при котором участвуют две гаметы, мужская и женская, у цветковых растений встречается особый его тип, при котором зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки. Этот тип размножения носит название «партеногенез». Плоды, образующиеся без предшествующего оплодотворения, обычно не содержат семян и называются партенокарпиями, при этом растения обычно размножают вегетативно.

В свою очередь, партеногенез является разновидностью апомиксиса — утраты способности оплодотворения при размножении растений (хотя половые органы сохраняются, но тычинки зачастую слегка деградированы). Примерами апомиктических растений могут служить представители розоцветных (манжетка), сложноцветных. Встречается такой тип размножения и у ряда культивируемых растений (свекла, табак, лен, хлопчатник).

Чередование поколений — это чередование спорофита и гаметофита. Большинство низших растений (главным образом, зеленые водоросли) и грибов живут в гаплоидной фазе. У них происходит смена ядерных фаз. Так, у одноклеточной водоросли *Chlamydomonas* смена ядерных фаз наблюдается в связи с чередованием бесполого и полового размножения. В результате бесполого размножения путем митоза в гаплоидных одноклеточных организмах образуются гаплоидные споры. Споры созревают, и в них за счет митотического деления появляются физиологически различимые гаметы, т.е. происходит процесс изогамии. Создается зигота, единственная диплоидная форма в цикле размножения хламидомонады и других одноклеточных зеленых водорослей. Наступает новая смена ядерной фазы — мейоз в зиготе. Возникают подвижные гаплоидные особи. Следующий этап — образование в них зооспор. Цикл замкнулся.

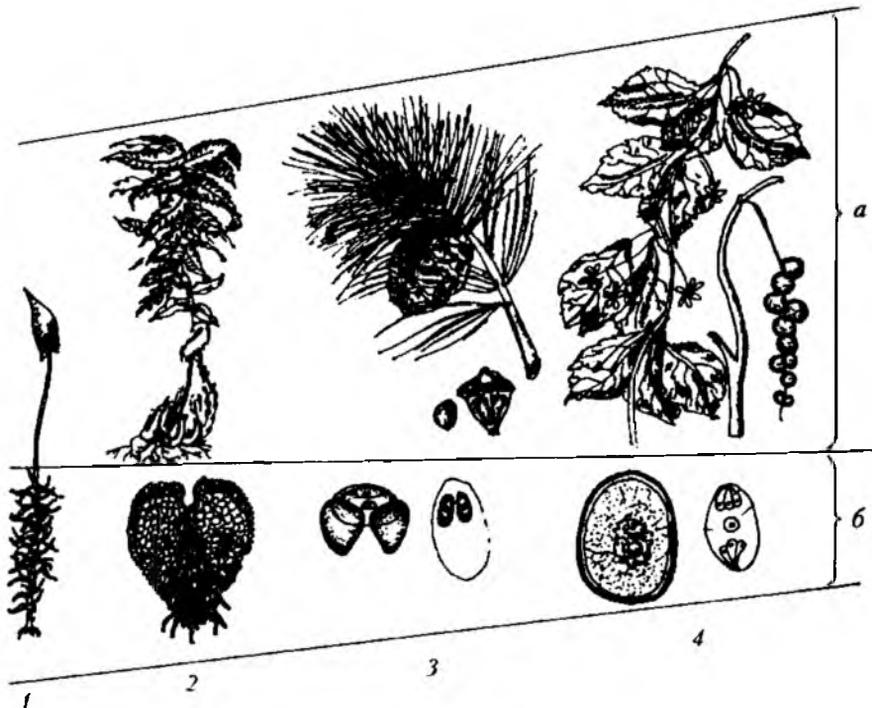


Рис. 189. Эволюция жизненных циклов спорофита (а) и гаметофита (б): 1 — мохообразные (зеленый мох); 2 — папоротникообразные (мужской папоротник); 3 — голосеменные (сосна сибирская, кедр); 4 — покрытосеменные (лимонник китайский)

У бурых водорослей жизненный цикл сложнее. Здесь существует хоть не очень долговечное и не отличающееся от родительской особи по внешнему виду бесполое поколение — спорофаза, развившаяся из зиготы. В тетраспорангиях путем мейоза образуются споры, как всегда гаплоидные. Из них развиваются гаплоидные экземпляры бурых водорослей со стандартными половыми органами (одноклеточные оогонии и антеридии). При слиянии яйцеклетки со сперматозоидом — очередной смене ядерной фазы — возникает недолговечная спорофаза ($2n$ хромосом).

Начиная с высших растений можно уже не только наблюдать чередование бесполого и полового размножения, смену ядерных фаз, но и четко проследить чередование поколений спорофита и гаметофита (рис. 189). У мхов, наиболее эволюционно примитивных высших растений, наблюдается доминирование гаметофита (куртины зеленых мхов, например *Polytrichum commune*), а спорофитом будет развившийся из зиготы на женском экземпляре гаметофита спорангий (коробочка на ножке). Дальнейшая эволюция жизненных циклов шла в направлении доминирования спорофита и редукции гаметофита до микроскопических размеров.

Раздел III

ИСТОРИЯ СТАНОВЛЕНИЯ БОТАНИКИ В СИБИРИ

Являясь одним из основных разделов биологии, ботаника как наука возникает в России одновременно с учреждением Петербургской академии наук (1724). Именно с этого времени в стране начинается активная деятельность по изучению и описанию флоры окраин и отдельных регионов Российской империи: Камчатки, Забайкалья, Сибири, Алтая и др. В течение 20 лет формируется когорта ученых, которые обеспечили ботанике по настоящему блестящий период ее развития. В их числе И.Г. Гмелин, С.П. Крашенинников, С.Г. Гмелин, П.С. Паллас, Н.С. Турчанинов, И. Сиверс и др. Так, в результате выполненных И.Г. Гмелином исследований в 1752 г. была издана «Флора Сибири». Примеров

познания растительных ресурсов региона Сибири в XVIII и XIX вв. можно приводить много. Однако по настоящему началом целенаправленного и углубленного изучения пищевой, технической и лекарственной ценности флоры Сибири, в равной степени как и других вопросов ботаники, можно считать момент открытия первого на востоке России университета. Именно с 1885 г. после приезда из Казани в Томск П.Н. Крылова начинается зарождение и становление одной из известных в мире научных школ ботаников.



Порфирий Никитич Крылов
(1850–1931)

П.Н. Крылов родился в 1850 г. в Сибири. В возрасте 12 лет поступил в Пермскую гимназию, но по бедности, окончив четыре класса, вынужден был прервать учебу. В 1868 г. он стал учеником аптекаря, а через три года зачислен на фармацев-

тические курсы при медицинском факультете Казанского университета. В 1875 г. сдает экзамен на провизора, после чего занимает должность сверхштатного лаборанта на кафедре аналитической химии. И уже с этих лет П.Н. Крылов принимается за изучение флоры Казанской, Вятской и Пермской губерний. В 1881 г. он выдерживает испытание на степень магистра фармации, а в 1885 г. переезжает в Томск, где становится ученым садовником строящегося университета. С момента приезда в Томск П.Н. Крылов сразу же приступил к организации ботанического сада, ботанического музея, строительству каменного здания главной оранжереи и теплиц, закладке питомника, разбивке парка и скверов на территории ботанического сада и университета. Примером его активной работы может служить то, что в 1914 г. в оранжереях сада имелось около 11 650 экземпляров растений из тропических и умеренно теплых стран, а всего на территории университета была коллекция в 27 700 видов растений. В ботаническом саду проходили практику по курсу ботаники студенты медицинского факультета. В 1891 г. за работу «Липа на предгорьях Кузнецкого Алтая» ему была присвоена ученая степень магистра фармации. С 1908 г. П.Н. Крылов исполнял обязанности ассистента при кафедре ботаники. С этого же времени начинается его активная экспедиционная деятельность в Сибири и Монголии, в которой принимали участие также В.В. Сапожников, В.И. Верещагин, Б.К. Шишкин, Л.П. Уткин и др.

Интересно свидетельство В.В. Сапожникова о том, что П.Н. Крылов никогда не имел склонности к преподавательской деятельности в обычном масштабе и неизменно отклонял неоднократные предложения занять кафедру в университете. Тем не менее его новое должностное назначение состоялось в 1898 г., когда он был избран приват-доцентом по кафедре фармации и фармакологии. С этого периода читал частный курс фармацевтической ботаники и вел практический курс по систематике высших растений вообще и лекарственных в частности.

В 1913 г. П.Н. Крылов по приглашению Петербургской академии наук переезжает из Томска в столицу, где занимает должность младшего ботаника Ботанического музея академии и в течение четырех лет совершает экспедиционные поездки в разные регионы России. В 1917 г. он возвращается в Томск и возглавляет кафедру ботаники в университете в звании профессора.

Исследовательская деятельность составляла основной смысл жизни П.Н. Крылова и была очень многогранна и плодотворна. Об этом свидетельствуют многочисленные факты. Им лично написан и отредактирован многотомный труд «Флора Алтая и Томской губернии», за который ему Казанским университетом присвоено звание почетного доктора ботаники. В разные годы он был организатором и руководителем десятков (36) экспедиций для изучения флоры Томской губернии, Алтайского края, Тобольской и Енисейской губерний, Семипалатинской и Семиреченской областей, Северной Монголии. Эти и другие примеры показывают, что именно П.Н. Крылов является родоначальником крупнейшей на востоке страны ботанической научной школы, традиции которой продолжили без перерыва его ученики и ученики его учеников: Л.П. Сергиевская, Б.К. Шишкин, Л.Ф. Покровская-Ревердатто, В.В. Ревердатто, Г.П. Сумневич и пр.



Сергей Иванович Коржинский
(1861–1900)

Среди имен, стоявших у истоков сибирской школы ботаников, бесспорно важное место занимает имя С.И. Коржинского, который последовал в Сибирь за П.Н. Крыловым. Ему принадлежит ряд блестящих теоретических построений в области мутационной теории, огромный вклад в изучение флоры многих регионов Российской империи. Он заложил основы нового научного направления в ботанике — фитоценологии, а вместе с П.Н. Крыловым стал основателем томской школы геоботаников. В Томске С.И. Коржинский работал всего четыре года и за это время исследовал Барабинскую и Кулундинскую степи, озеро Балхаш и Амурскую область. После Томска он был приглашен в Санкт-Петербург на должность главного ботаника Императорского ботанического сада.

Значительную лепту в развитие естественных наук в Томске внес В.В. Саложников. Являясь выпускником Московского университета, в 1893 г. он получил приглашение от Томского университета и стал экстраординарным профессором, заведующим кафедрой ботаники, которой руководил 30 лет. Одновременно он

заведовал Ботаническим садом и ботаническим кабинетом. За это время он совершил многочисленные научные путешествия по Сибири, Алтаю, Семиречью, Западной Монголии. Перу В.В. Сапожникова принадлежит 95 научных работ. Он считался одним из лучших русских путешественников-фотографов. Его имя увековечено в названиях горных вершин, ледников и описанных им новых видов растений.

Таким образом, на этапе становления школы ботаники в Сибири ее главой был П.Н. Крылов, который активно работал в науке более полувека и участвовал лично в подготовке не одного поколения томских ученых-ботаников. Он привил высокие нравственные ценности и научные традиции таким профессорам — своим непосредственным преемникам, как В.В. Ревердатто, Л.П. Сергиевская, Б.К. Шишкин и др.

Описывая этапы становления ботаники в Сибири, следует отметить, что главным движущим фактором ее развития было изучение лекарственных растений. Спрос на лекарственные вещества и соответствующее сырье непрерывно возрастал. Требовались новые источники, что и было одной из причин направления в Сибирь многочисленных экспедиций. После открытия в Томске университета эту работу начали выполнять его сотрудники. Таким образом, в многогранной деятельности томских ботаников необходимо особо выделить направление, связанное с изучением лекарственных растений. Свидетельством сказанного являются материалы экспедиций XVIII в. (флористические сводки и путевые заметки), составленные И.Г. Гmeliном, П.С. Палласом, С.П. Крашенинниковым, Н.И. Лепехиным и др. В указанных материалах широко представлены описания различных лекарственных растений, а также сведения об их использовании. Так, Н.И. Лепехин рекомендовал листья толокнянки, траву багульника, разные виды ревеня для замены заграничного лекарственного сырья. Им была написана специальная книга по народной медицине. Другим примером служит А.Т. Болотов, который на протяжении всей своей жизни



Василий Васильевич Сапожников
(1861—1924)

наряду с накоплением ботанического материала собирал сведения о лечебном использовании растений населением различных регионов России.

В советский период в развитие ботаники Сибирского региона важнейший вклад внесла профессор Л.П. Сергиевская — крупный ученый флорист и систематик, ученица и последовательница П.Н. Крылова. Всю свою творческую жизнь она посвятила изучению растительного мира Забайкалья, в результате чего появился многотомный труд «Флора Забайкалья». Дополнением к указанному изданию стали материалы по лекарственным растениям исследуемого региона.

Среди ботаников томской школы второй половины XX в. особенно большую роль сыграли профессора А.В. Положий, Т.П. Березовская, Л.Н. Березнеговская, Н.Н. Карташова. Так, А.В. Положий возглавляла кафедру ботаники Томского государственного университета и, приняв эстафету у Л.П. Сергиевской, заведовала Гербарием им. П.Н. Крылова, до конца своей жизни занималась любимым делом. Ее научные интересы отражены в таких крупных трудах, как «Бобовые Средней Сибири», «Систематика цветковых растений», «Лекарственные и перспективные растения Хакасии» и др.



Виктор Владимирович Ревердатто
(1891–1969)



Лидия Палладиевна Сергиевская
(1897–1970)

Совместно с Л.П. Сергиевской, еще будучи студенткой, в течение трех лет в экспедициях принимала участие и доктор биологии

ческих наук, профессор Т.П. Березовская. Кроме флористических сборов, участники экспедиций проводили заготовку сырья для изучения и внедрения в медицинскую практику. Впоследствии проблема изучения ресурсов лекарственных растений в Сибири и перспектив их использования стала делом жизни Т.П. Березовской, в равной степени как и кафедры фармакогнозии, где она проработала более 40 лет. На фоне широкого разнообразия ее научных интересов можно выделить главный – исследование полыней, в результате чего ею по указанной теме защищена докторская диссертация и в соавторстве создана монография «Полыни Сибири» (Т.П. Березовская, В.П. Амельченко, И.М. Красноборов, Е.А. Серьев, 1991). Научные достижения Т.П. Березовской отражены также в других монографиях, патентах на изобретения и т.д.

Особо следует отметить участие сибиряков-ботаников из Центрального Сибирского ботанического сада (Новосибирск) И.М. Красноборова, Л.И. Мальцева, Г.А. Пешковой, В.И. Добронькина и Гербария им. П.Н. Крылова (Томск) А.В. Положий, В.И. Курбатского, С.Н. Выдриной и др. в подготовке и издании фундаментального 14-томного труда «Флора Сибири» (1987–2003).

В кратком очерке по становлению ботаники в Сибири надо выделить особенно яркий период комплексного подхода к изучению полезных свойств растений – это период Великой Отечественной войны. Именно тогда развернули широкомасштабные исследования томские ботаники, химики, фармакологи и клиницисты. Координатором и руководителем этого комплекса был профессор В.В. Ревердатто, который удачно сочетал глубокие знания по химии и ботанике (последние получены были под руководством П.Н. Крылова и его коллеги Л.П. Сергиевской). Фармакологические и клинические изыскания возглавляли такие известные ученые, как Н.В. Вершинин и Д.Д. Яблоков. В результате выполненных исследований медицине был предложен ряд лекарственных средств на основе БАВ сырья широко распространенных в Сибири растений. Среди них синюха голубая, пустырник пятилопастный, пижма обыкновенная, шлемник байкальский, багульник болотный и др. За эту работу указанные ученые были удостоены самой высокой награды СССР – Сталинской премии.

С периодом Великой Отечественной войны связано еще одно событие, которое также сыграло положительную роль в развитии томской школы ботаников, – это открытие в 1941 г. фармацевтического

факультета в Томском медицинском институте. Появление кафедры фармакогнозии с курсом ботаники предопределило включение коллектива факультета в активный поиск и изучение новых лекарственных видов флоры Сибири. И сегодня, уже с высоты прошедших шести с лишним десятилетий можно с уверенностью сказать, что фармацевтический факультет успешно поддержал богатые традиции томских ботаников. Об этом свидетельствует даже то, что за указанный период сотрудниками факультета защищено 9 докторских и около 70 кандидатских диссертаций, объектами изучения в которых были сибирские растения. По материалам выполненных исследований на фармацевтическом факультете опубликовано 24 монографии, проведено свыше десяти республиканских и региональных конференций с изданием сборников докладов и тезисов.



Надежда Николаевна Карташова
(1907–1998)



Антонина Васильевна Положий
(1917–2003)

Научно-исследовательская деятельность по изысканию перспективных источников БАВ среди представителей флоры Сибири активно велась на кафедрах фармакогнозии с курсом ботаники, фармацевтической химии и фармацевтической технологии. Отдельные работы с растительными объектами проводились и на кафедре химии Томского медицинского института. В кратком историческом обзоре сложно рассказать о деталях огромного фактического мате-

риала, накопленного сотрудниками фармацевтического факультета ТМИ. Поэтому отметим лишь главные научные направления, которые в разное время развивались на указанных кафедрах. Первой была организованная в 1941 г. профессором В.В. Ревердатто кафедра фармакогнозии с курсом ботаники. В 1944 г. заведование ей ректорат медицинского института поручает доценту Томского государственного университета Н.Н. Карташовой, благодаря усилиям которой была начата основная работа по созданию учебной базы, в том числе гербарного фонда, питомника лекарственных растений, наглядных пособий и др.

Заложенные в то время основы фармакогнозии позволили в последующие годы приумножить достижения всего фармацевтического факультета, получившего заслуженную известность как в России, так и за ее пределами.

Особые страницы в истории кафедры фармакогнозии связаны с именем доктора биологических наук, профессора Л.Н. Березнеговской. Возглавив кафедру в 1949 г., она в течение 29 лет уделяла первостепенное внимание четкой организации учебного процесса, развитию научных исследований и подготовке кадров, организации студенческой науки и учебной практики. Являясь выпускницей биологического факультета Томского государственного университета, продолжала и развивала добрые университетские традиции и дела, начатые ее предшественниками и коллегами. Профессор Л.Н. Березнеговская одна из первых в СССР оценила важность исследования ресурсов лекарственных растений и их рационального использования, стала организатором и участником ряда экспедиций в районы Томской области. В этих исследованиях принимали участие Т.П. Березовская, Н.В. Дощинская, Н.К. Быченникова, Е.Я. Шершевская, а также многие студенты и аспиранты. На основании собранного материала издана монография «Лекарственные растения Томской области» (Л.Н. Березнеговская, Т.П. Березовская, Н.В. Дощинская), выдержавшая два издания (1968,



Любовь Николаевна
Березнеговская (1906–1995)

1972). Ресурсоведческие исследования легли также в основу ряда работ учеников Л.Н. Березнеговской. Являясь крупным специалистом в области биохимии и физиологии растений, она много внимания уделяла интродукции лекарственных растений в условиях Западной Сибири и образованию в них биологически активных веществ. По результатам указанных исследований защищено восемь кандидатских диссертаций, опубликованы журнальные статьи и монография «Физиология и биохимия тропановых алкалоидов» (Л.Н. Березнеговская, 1974).

Особое признание внутри страны и за рубежом профессору Л.Н. Березнеговской и кафедре фармакогнозии Томского медицинского института пришло после того, как была сформирована группа по изучению культуры изолированных тканей лекарственных растений. Под руководством Л.Н. Березнеговской и при личном участии талантливого педагога и ученого Н.А. Трофимовой с 1966 г. создается материально-техническая база для проведения весьма сложных экспериментов: оборудован специальный бокс и культуральные комнаты, освоена методика получения культуры изолированных тканей и т.д. После этого аспиранты кафедры начали рассмотрение роста и накопления действующих веществ изолированными тканями таких растений, как скополия гималайская, барвинок розовый, дурман индийский, мордовник шароголовый и др. По результатам выполненных исследований защищено семь кандидатских диссертаций, опубликованы десятки статей, две монографии: «Культура тканей и клеток алкалоидных растений» (Л.Н. Березнеговская и др., 1975) и «Метаболизм вторичных азотистых соединений в изолированной культуре тканей растений» (Л.Н. Березнеговская и др., 1978).

В 1978 г. на должность заведующего кафедрой был избран выпускник фармацевтического факультета Томского медицинского института кандидат биологических наук, доцент С.Е. Дмитрук. За более чем 20-летний период его заведования на кафедре произошли некоторые изменения научной тематики. В связи с недостаточным финансированием и малым практическим выходом были прекращены исследования по культуре изолированных тканей лекарственных растений. Продолжалось до начала перестройки, на договорных началах, изучение ресурсов лекарственных растений в Кемеровской и Новосибирской областях, а также в Красноярском крае. Руководили данными исследованиями доценты И.Ф. Гусев

и С.Е. Дмитрук. Ежегодно заказчики получали информацию по биологическим и эксплуатационным запасам лекарственных растений в конкретных районах с практическими рекомендациями по их заготовке. В экспедициях, кроме руководителей, принимали участие ассистенты кафедры В.В. Смородин, В.Н. Тихонов, Н.А. Бенсон, а также аспиранты и студенты.

С приходом на кафедру нового заведующего было положено начало новому научному направлению: изучению антигрибковых свойств таких природных источников БАВ, как растения, торф и лечебные грязи. За этот период под руководством профессора С.Е. Дмитрука изучено около 250 видов растений на способность их биологически активных комплексов задерживать рост возбудителей наиболее широко распространенных грибковых заболеваний (кандидоз, аспергиллез, трихофития, микроспория). Параллельно с поиском наиболее интересных в антигрибковом отношении источников БАВ выявлялись ранее неизвестные методологические закономерности. Так, было установлено, что на антигрибковые свойства выделенных веществ и их комплексов существенное влияние оказывает место обитания растений, класс БАВ, технологические приемы выделения суммарных комплексов и многое другое. Полученные по данной теме результаты позволили защитить одну докторскую и пять кандидатских диссертаций, а новизна выполненных исследований доказана десятью авторскими свидетельствами и патентами на изобретения. Отдельные фрагменты работ по антигрибковым свойствам БАВ природного и синтетического происхождения опубликованы в журнальных статьях, материалах научных форумов и монографиях «Выделение и анализ природных биологически активных веществ» (Е.А. Краснов, Т.П. Березовская, Н.И. Белоусова, С.Е. Дмитрук, Г.И. Калинкина и др., 1987) и «Биологически активные вещества лекарственных растений» (В.П. Георгиевский, Н.Ф. Комиссаренко, С.Е. Дмитрук, 1990).

Активным продолжателем научных традиций кафедры фармакогнозии с курсом ботаники Томского медицинского института (с 1991 г. — Сибирского медицинского университета) стала еще одна выпускница фармацевтического факультета — доктор фармацевтических наук, профессор Г.И. Калинкина. Под ее руководством выполнен ряд диссертационных работ по фитохимическому изучению растительного сырья флоры Сибири (тысячелистник,

манжетка обыкновенная, серпуха венценосная и др.) и внедрению его в фармацевтическую практику.

Несколько позже кафедры фармакогнозии на том же факультете открыта кафедра фармацевтической технологии. Ее организатором и первым заведующим был доцент Н.Ф. Гофштадт, имевший специальности провизора и врача. Его научные интересы касались вопросов народной медицины.

В 1954 г. на должность заведующего кафедрой избран профессор А.С. Саратиков, врач по образованию и талантливый организатор науки. Его школу прошли многие сотрудники фармацевтического факультета. Их исследования были посвящены изучению специфической активности растений флоры Сибири (пижмы обыкновенной, володушки золотистой, шлемника байкальского, золотого корня, солянки холмовой и др.) и разработке на основе содержащихся в них БАВ рациональных лекарственных форм.

С 1961 по 1966 г. кафедрой фармацевтической технологии заведовала М.И. Зотова. После отделения курсов организации фармации и медицинского товароведения ее заведование было поручено доценту, а с 1974 г. профессору Т.П. Прицеп. В этот период за кафедрой сохраняется научная тематика — изучение специфической активности растительных средств (противовоспалительной, желчегонной, гепатозащитной, адаптогенной).

С 1999 г. кафедру возглавляет выпускник фармацевтического факультета доктор фармацевтических наук, профессор В.С. Чучалин. Под его руководством профиль фармакологических исследований постепенно меняется на технологический, т.е. чаще решаются вопросы эффективной переработки лекарственного растительного сырья и создания лекарственных форм на основе выделенных БАВ.

В 1944 г. на фармацевтическом факультете Томского медицинского института появилась еще одна кафедра, где объектом исследования были растения, — это кафедра фармацевтической химии. Ее основателем и первым заведующим был В.Н. Шмидт. С 1951 г. кафедрой заведовал выпускник Ленинградского химико-фармацевтического института доцент Е.С. Смирнов. В 1968 г. ее возглавил выпускник фармацевтического факультета ТМИ доцент (с 1992 г. — профессор) Е.А. Краснов. Основное научное направление, которое развивается под его руководством, — изучение химического состава образцов флоры Сибири и Дальнего Востока и

создание на их основе новых лекарственных средств. В числе объектов исследования сотрудников кафедры такие известные сегодня растения, как золотой корень и другие виды семейства толстянковых, виды рода соссюрея, княжик, чертополох, водяника и др. По указанной тематике успешно защищено более десяти диссертаций.

Заканчивая краткий исторический очерк о зарождении и развитии ботаники в Сибири, хочется верить, что еще много поколений сибиряков, выпускников томских вузов будут гордиться тем, что имели возможность приобщиться к добрым научным традициям, заложенным крупнейшими учеными-ботаниками: П.Н. Крыловым, В.В. Сапожниковым, Л.П. Сергиевской, А.В. Положий и др. А задача потомков беречь и приумножать это бесценное наследие.

Литература

1. *Ботаника. Морфология и анатомия растений* / А.Е. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский, Т.И. Серебрякова, Н.И. Шорина. М.: Просвещение, 1988.
2. *Гродзинский А.М., Гродзинский Д.М.* Краткий справочник по физиологии растений. Киев: Наукова думка, 1973.
3. *Гэлстон, Девис П., Сэттор Р.* Жизнь зеленого растения / Под ред. Н.П. Воскресенской. М.: Мир, 1983.
4. *Жизнь растений* / Под ред. А.Л. Тахтаджяна. Т. 1–6. М.: Просвещение, 1974–1982.
5. *Карузина И.П.* Учебное пособие по основам генетики. М.: Медицина, 1976.
6. *Кретович В.П.* Основы биохимии растений. М.: Высшая школа, 1971.
7. *Леви А., Сикевич Ф.* Структура и функции клетки. М.: Мир, 1971.
8. *Либберт Э.* Физиология растений / Пер. с нем. под ред. В.И. Кефема. М.: Мир, 1976.
9. *Положий А.В.* Основы морфологии высших растений: Учеб. пособие полевой практике. Томск: Изд-во ТГУ, 1991.
10. *Раздорский В.Ф.* Анатомия растений. М.: Сов. наука, 1949.
11. *Рейвн П., Эверт Р., Айкхорн С.* Современная ботаника. В 2 т. М.: Мир, 1990.
12. *Саляев Р.К.* Поглощение веществ растительной клеткой. М.: Наука, 1969.
13. *Хржановский Г.* Основы ботаники с практикумом. М.: Высшая школа, 1969.
14. *Эзау К.* Анатомия семенных растений: В 2 т. М.: Мир, 1980.
15. *Эзау К.* Анатомия растений. М.: Мир, 1969.
16. *Яковлев Е.Г., Челомбитько В.А.* Ботаника. М.: Высшая школа, 1990.

УКАЗАТЕЛЬ РАСТЕНИЙ

- Абрикос обыкновенный 195
 Авиценния 127
 Агава 106
 Адонис весенний (горичцвет) 213
 Аир болотный 59, 112, 131, 202, 207, 246
 Алоэ древовидное 59, 106
 Алтай лекарственный 237
 Амарант кровавый 193, 197
 Амариллис (красавица) 105, 106
 Ананас 202
 Анис обыкновенный 184, 246
 Арбуз 19, 55
 Багульник болотный 150, 246
 Бадан толстолистный 245, 268
 Баранец обыкновенный 238
 Барбарис обыкновенный 107, 120, 167, 184
 Бегония 92, 138, 268
 Бедренец камнеломка 104
 Белена черная 186, 193, 197, 237, 238
 Белладонна обыкновенная 186
 Белокрыльник 201, 207
 Белый гриб 125
 Береза бородавчатая 95, 159, 161, 196, 199, 250, 255
 ♦ повислая 246
 Бересклет европейский 77, 105, 181
 Бессмертник песчаный 208, 243
 Бешеный огурец 203
 Боярышник кроваво-красный 107, 198, 243
 Бриофиллюм 92, 138
 Брусника 24, 105, 198, 241
 Бузина кистистая 15, 67, 68, 90, 173, 198, 210
 Бук лесной европейский 68, 214
 Буквица олиственная 213

Armeniaca vulgaris Zam.
Avicennia tomentosa Jacq. Еным.
Agave americana
Adonis vernalis L.
Acorus calamus L.
Aloë arborescens Mill.
Althaea officianalis L.
Amaranthus cruentus L.
Amaryllis belladonna L.
Ananas comosus Merr.
Anisum vulgare Gaertn.
Citrullus lanatus (Thunb.) Mansf.
Ledum palustre L.
Bergenia crassifolia L.
Lycopodium selago L.
Berberis vulgaris L.
Begonia rex Putz.
Pimpinella saxifraga L.
Hyoscyamus niger L.
Atropa belladonna L.
Calla palustris L.
Boletus edulis
Betula alba L.
Betula pendula Roth.
Euonymus europaea L.
Helichrysum arenarium L.
Ecballium elaterium (L.) A. Rich.
Crataegus sanguinea Pall.
Kalanchoë carnea
Vaccinium vitis-idaea L.
Sambucus racemosa L.
Fagus sylvatica L.
Betonica foliosa Rugr.

- Валериана лекарственная 59, 117, 186, 246
 Валлиснерия 24, 27
 Василек синий 24, 25, 159, 203, 208, 214, 243
 Вахта трехлистная 240
 Вербейник обыкновенный 101, 163
 Верблюжья колючка 196
 Вероника длиннолистная 197, 207, 208
 Виноград 68, 101, 103, 109, 161, 163, 164, 181, 197
 Вишня обыкновенная 24, 90, 181, 194, 205
 Володушка многожилчатая 243
 Вороний глаз 104, 112, 167, 189, 197
 Вьюнок 163
 Гевея бразильская 77
 Георгина 127, 165, 214
 Гиацинт 105, 207
 Гладиолус (шпажник) 106, 268
 Гледичия каспийская 95, 103, 107
 Горец змеиный 245
 * перечный 244
 * почечуйный 243
 * птичий (спорыш) 243
 Горох 42, 109, 142, 128, 170, 183, 189, 194, 207, 258
 Гортензия 24
 Горчица 184
 Граб восточный 214
 Груша обыкновенная 107, 198, 207, 210
 Гусиный лук 204
 Девясил высокий 59, 74
 Дрок красильный 108
 Дуб обыкновенный 68, 69, 95, 99, 140, 124, 159, 181, 189, 190, 199, 200, 214
 Дурман обыкновенный 163, 186, 193, 237, 238
 Душица обыкновенная 246
 Дынное дерево 97, 201
 Ежевика сизая 91, 195
 Ель сибирская 95, 99
 Женьшень 185
 Живучка ползучая 102, 105
 Жимолость голубая 24, 91, 198
Valeriana officinalis L.
Vallisneria spiralis L.
Centaurea cyanus L.
Menyanthes trifoliata L.
Lysimachia vulgaris L.
Alhagi pseudalhagi Devs.
Veronica longifolia L.
Vitis vinifera L.

Cerasus vulgaris Mill.
Bupleurum multinerve DC.
Paris quadrifolia L.
Convolvulus arvensis
Hevea brasiliensis Mueib.
Dahlia variabilis Desf.
Hyacinthus orientalis L.
Gladiolus hybridus hort.
Gleditsia caspia Desf.
Polygonum bistorta L.
Polygonum hydropiper L.
Polygonum persicaria L.
Polygonum aviculare L.
Pisum sativum L.
Hydrangea hortensis Sm.
Brassica funcea
Carpinus orientalis Mill.
Pyrus communis L.
Gagea granulose Turcz.
Inula helenium L.
Genista tinctoria L.
Quercus robur L.

Datura stramonium L.
Origanum vulgare L.
Carica papaya L.
Rubus caesius L.
Picea obovata Ledeb.
Panax ginseng C.A. May.
Ajuga reptans L.
Lonicera coerulea

Зверобой продырявленный 48, 74, 197, 211, 212, 213, 243	<i>Hypericum perforatum</i> L.
Земляника лесная 43, 104, 105, 140, 141, 194, 195, 211, 260, 268	<i>Fragaria vesca</i> L.
Золототысячник зонтичный 240	<i>Centaureum umbellatum</i>
Зопник колючий 127, 213	<i>Phlomis tuberosa</i> L.
Ива козья 181, 186, 159, 215	<i>Salix caprea</i> L.
Кипрей узколистный (иван-чай) 91, 196, 203, 205, 207	<i>Epilobium Chamerion angustifolium</i> L.
Иглица 108	<i>Ruscus colchicus</i>
Ирга 210	<i>Amelanchier vulgaris</i> Moench.
Ирис (касатик русский) 59, 103, 112, 139, 151, 181, 198	<i>Iris ruthenica</i> Ker-Gawl.
Какао 95, 258	<i>Theobroma cacao</i> L.
Каланхоэ перистый 267	<i>Kalanchoë pinnata</i> (Lam.) Pers.
Калина обыкновенная 79, 196, 198, 205, 210, 214, 159, 235	<i>Viburnum opulus</i> L.
Кампешевое дерево 120	<i>Haematoxylum campechianum</i> L.
Картофель 19, 26, 50, 59, 71, 103, 105, 167, 197, 205, 213, 230, 231, 264, 268	<i>Solanum tuberosum</i> L.
Кассия остролистная 186	<i>Cassia acutifolia</i> Del.
Качим метельчатый (перекати-поле) 98, 204	<i>Gypsophila paniculata</i> L.
Каштан конский 99, 154, 164, 165, 184, 200, 213	<i>Aesculus hippocastanum</i> L.
Кедр сибирский 99, 190, 272	<i>Pinus sibirica</i> Du Tour
Кипарис 98, 127	<i>Cupressus sempervirens</i> L.
Кипрей болотный 198	<i>Epilobium palustre</i> L.
Кирказон ломоносовидный 111, 116	<i>Aristolochia klematitis</i> L.
Кислица 139, 141	<i>Oxalis acetosella</i> L.
Клевер луговой 38, 115, 186, 196, 202, 207	<i>Trifolium pratense</i> L.
Клен татарский 97, 159, 197, 204	<i>Acer tataricum</i>
Клещевина обыкновенная 59, 232	<i>Ricinus communis</i> L.
Ковыль 203, 204	<i>Spira</i>
Колеус 213	<i>Coleus hybridus</i> hort.
Колокольчик сибирский 162, 207, 210	<i>Campanula sibirica</i> L.
Копытень европейский 90, 104	<i>Asarum europaeum</i> L.
Коровяк лекарственный 65, 167, 213	<i>Verbascum phlomoides</i> L.
Короставник полевой 211	<i>Knautia arvensis</i> (L.) Coult.
Костенец зонтичный 211	<i>Holosteum umbellatum</i> L.
Костяника 105, 194	<i>Rubus saxatilis</i> L.
Красное дерево 120, 142	<i>Pterocarpus santalinus</i> L.
Красоднев (гемерокаллис желтый)	<i>Hemerocallis minor</i> (H. flava) L.

- Кринум азиатский 106 *Crinum asiaticum* L.
- Кровохлебка лекарственная 245 *Sanguisorba officinalis* L.
- Крупка северная 201 *Draba borealis* DC
- Крушина слабительная 107, 197 *Rhamnus cathartica* L.
- Крыжовник 201 *Grossularia reclinata*
- Кубышка желтая 238 *Nuphar lutea*
- Кукуруза обыкновенная 101, 110, 111, 128, 159, 230, 231 *Zea mays* L.
- Кунжут 184 *Sesamum indicum*
- Купена лекарственная 97, 104, 131, 229 *Polygonatum officinale* L.
- Лабазник вязолистный 210 *Filipendula ulmaria* (L.) Maxim.
- Ландыш майский 25, 59, 62, 86, 164, 104, 189, 205, 268 *Convallaria majalis* L.
- Лалчатка прямостоячая (калган) 142, 194, 211, 245 *Potentilla erecta* (L.) Raeusch
(*Tormentilla erecta*)
- Левзея сафлоровидная 239 *Rhaponticum carthamoides*
(Willd.)
- Лен обыкновенный 184 *Linum usitatissimum* L.
- Лещина обыкновенная (фундук) 68, 184, 199 *Corylus avellana* L.
- Лилейник желтый 134 *Hemerocallis flava* L.
- Лилия (саранка) 149, 160 *Lilium martagon* L.
- Лимон 74 *Citrus limon* Burm.
- Лимонник китайский 194, 272 *Schisandra chinensis* (Turcz.)
Baill.
- Липа сердцевидная 82, 119, 140, 198, 232 *Tilia cordata* Mill.
- Липучка оттопыренная 204 *Lappula echinata* Gilib.
- Лопух войлочный 204, 208 *Arctium tomentosum* Mill.
- Лотос индийский 146, 186, 195 *Nelumbo nucifera* Gaertn.
- Лук репчатый 17, 103, 105, 139, 149, 189, 204, 228, 251, 261, 262 *Allium cepa* L.
- ◀ круглоголовый 167 *Allium sphaerocephalum*
- Льнянка обыкновенная 164, 165, 180 *Linaria vulgaris* Mill.
- Любка 127 *Platanthera bifolia* (L.) Rich.
- Люпин многолистный 104, 126, 196 *Lupinus polyphyllus* Lindl.
- Лютик ядовитый 26, 85, 142, 147, 158, 160, 170, 194 *Ranunculus sceleratus* L.
- ◀ едкий 132 *Ranunculus acer* L.
- Люцерна серповидная; *Medicago falcata* L.,
◀ посевная 104, 125, 142, 186, 196, 207 *M. sativa* L.
- Мак снотворный 96, 165, 169, 170, 200 *Papaver somniferum* L.
- Малина обыкновенная 91, 158, 194, 195 *Rubus idaeus* L.
- Мальва 24, 169, 177, 197 *Malva pusilla* Smith.

Манжетка обыкновенная 96, 100, 211, 176, 271	<i>Alchemilla vulgaris</i> L.
Масленок 125	<i>Boletus luteus</i>
Мать-п-мачеха 187, 237	<i>Tussilago farfara</i> L.
Медуница мягчайшая 97, 104	<i>Pulmonaria mollissima</i> M. Pop.
Можжевельник обыкновенный 99, 247	<i>Juniperus communis</i> L.
Молодило 106	<i>Sempervivum caucasicum</i> Rupr. ex Boiss
Молочай 212, 230	<i>Euphorbia peplus</i>
Морковь дикая 204, 205, 209	<i>Daucus sativus</i> (Hoffm.) Rochl.
« обыкновенная 30, 127, 134, 135, 185	<i>Daucus carota</i> L.
Мыльнянка лекарственная 268	<i>Saponaria officinalis</i> L.
Мята перечная 72, 213, 216, 246	<i>Mentha piperita</i> L.
Мятлик однолетний 209	<i>Poa annua</i> L.
« луговой 185,	<i>Poa pratensis</i> L.
Наперстянка пурпуровая 61, 197, 259	<i>Digitalis purpurea</i> L.
Нарцисс 105, 163, 268	<i>Narcissus poeticus</i> hort.
Недотрога обыкновенная 175, 203	<i>Impatiens noli-tangere</i> L.
Незабудка полевая 163, 196, 205, 211, 212	<i>Myosotis arvensis</i> (L.) Hill.
Нивяник обыкновенный 208, 214	<i>Leucanthemum vulgare</i> Lam.
Норичник узловатый 164, 171, 174, 211, 212, 213	<i>Scrophularia nodosa</i> L.
Обабок (подберезовик) 125	<i>Boletus scaber</i>
Овес 230	<i>Avena sativa</i> L.
Одуванчик лекарственный 75, 91, 99, 104, 161, 176, 203, 214, 200, 240, 260	<i>Taraxacum officinale</i> L.
Окопник лекарственный 212	<i>Symphytum officinale</i> L.
Ольха клейкая 120, 126, 175, 199, 214	<i>Alnus glutinosa</i> Gaertn.
Орех грецкий 120, 184	<i>Juglans regia</i> L.
Осина 68, 91, 203, 268	<i>Populus tremula</i> L.
Осот желтый 91, 268	<i>Sonchus arvensis</i> L.
« лиловый 91	<i>Sonchus oleraceus</i> L.
« полевой 268	<i>Sonchus arvensis</i> L.
Очанка Ростковиуса 205	<i>Euphrasia rostkoviana</i> L.
Очиток гибридный	<i>Sedum hybridum</i> L.
Папоротник мужской 241, 272	<i>Dryopteris filix-mas</i> (L.) Scholt.
Пастушья сумка 161, 180, 201, 205, 235	<i>Capsella bursa-pastoris</i> (L.) Medic.
Перец черный 184	<i>Piper nigrum</i> L.
Персик обыкновенный 195	<i>Persica vulgaris</i> Mill.
Петрушка 134, 258	<i>Petroselinum sativum</i> L.
Петуния 211	<i>Petunia hybrida</i> hort.

- Пижма обыкновенная 243
 Пион уклоняющийся (марьян корень) 240
 Пихта сибирская 95, 154, 246, 255
 Подорожник большой 96, 99, 100, 180, 197, 205, 207, 237
 Подсолнечник однолетний 59, 163, 164, 181, 184, 192, 202, 258
 Полынь горькая 247
 * обыкновенная 66, 72, 74, 104, 115, 151, 210
 Почечный чай 167
 Примула (первоцвет крупночашечный) 24, 100, 193, 207, 255
 Прищепник плоскоплодный 203, 204
 Пустырник сердечный 243
 Пшеница 209, 230, 258
 Пырей ползучий 59, 103, 112, 113, 268
 Ревень тангутский 52, 59, 133
 Редис 127, 134, 135
 Редька 134
 Репа 167
 Ризофора 186, 187
 Рогоз узколистный 168
 Родиола розовая 106, 241
 Рожь 110, 111, 123, 209
 Ромашка аптечная 96, 208
 * пахучая 247
 Росянка круглолистная 92, 138, 168, 260
 Рябина обыкновенная 26, 29, 142, 198, 210, 235
 Рябина черноплодная 243
 Салат посевной 185
 Салеп (любка двулистная) (клубни орхидных) 134
 Сассапариль 109
 Свекла 24, 50, 52, 127, 134, 135, 136, 252, 265, 271
 Секвойя 98, 99
 Сельдерей пахучий 184
 Сивец луговой 211
 Синюха лазоревая 95, 118, 239
 Сирень обыкновенная 90, 97, 163, 205, 209
 Слива 24, 195
Tanacetum vulgare L.
Paeonia anomala L.
Abies sibirica Ldb.
Plantago major L.
Helianthus annuus L.
Artemisia absinthium L.
Artemisia vulgaris L.
Orthosiphon stamineus Benth.
Primula macracalyx Bunge
Caucalis platycarpus L.
Leonurus quinquelobatus Gilib.
Triticum vulgare L.
Elytrigia repens L.
Rheum palmatum L.
Raphanus sativus L. v. *radicula*
Raphanus sativus L. v. *tabernus*
Brassica napus
Rhizophora mangle
Typha angustifolia L.
Rhodiola rosea L.
Secale cereale L.
Chamomilla recutita L.
Chamomilla discoideae Dc.
Drosera rotundifolia L.
Sorbus aucuparia L.
Aronia melanocarpa Elliot.
Lactuca sativa L.
Platanthera bifolia (Orchis masculata)
Smilax officinalis H.B.K.
Beta vulgaris L.
Sequoia gigantea;
S. sempervirens
Apium graveolens L.
Succisa pratensis Moench.
Polemonium coeruleum L.
Syringa vulgaris L.
Prunus domestica L.

- Смолевка поникшая 211
 Смородина черная 24, 71, 200, 235, 268
 Солодка голая 59
 ← уральская 239
 Сосна обыкновенная 49, 68, 74, 95, 99, 121, 124, 152, 154, 246, 272
 Спаржа 26, 108
 Спирея иволистная 209
 Спорынья 238
 Страстоцвет красно-белый 109
 Стрфант Комбе 59
 Сушенница топяная 210, 243
 Табак 28, 163, 185, 252, 265, 271
 Таволга иволистная 194
 Термопсис ланцетный 238
 Тимьян обыкновенный (чабрец) 247
 Тмин 75, 102, 184
 Толокнянка обыкновенная 197, 241

 Топинамбур (земляная груша) 43, 59
 Тополь черный 95, 99, 159, 181, 186, 203, 214, 268
 Тыква 184
 Тысячелистник обыкновенный 65, 247
 Тюльпан двуцветковый 105, 149, 178, 197, 268
 Тау-сагыз 164
 Фасоль 230
 Фацелия пижмолистная (рябинколистная) 185
 Ферула воючая 104
 Фиалка полевая 167, 204
 ← трехцветная 205, 207, 244
 Финиковая пальма 182, 189
 Фуксия 205
 Хлебное дерево 202
 Хмель обыкновенный 65, 101, 247
 Хохлатка крупноприцветниковая 204

 Хрен 268
 Цикламен 105
 Цинародпй 194, 195 (плод)
 Частуха 189, 195
- Silene nutans* L.
Ribes nigrum L.
Glycyrrhiza glabra L.
Glycyrrhiza uralensis Fisch.
Pinus sylvestris L.

Asparagus officinalis L.
Spiraea salicifolia L.
Secale cornutum
Passiflora incarnata L.
Strophanthus Kombe Oliv.
Gnaphalium uliginosum L.
Nicotiana tabacum L.
Spiraea salicifolia L.
Thermopsis lanceolata
Thymus serpyllum L.
Carum carvi L.
Arctostaphylos uva-ursi (L.) Spreng.
Helianthus tuberosus
Populus nigra L.
Cucurbita pepo
Achillea millefolium L.
Tulipa biflora Pall.
Scorzoneratan-saghyz
Phaseolus vulgaris
Phacelia tanacetifolia Benth.
Ferula assa-foetida L.
Viola arvensis L.
Viola tricolor L.
Phoenix dactylifera L.
Fuchsia magellanica Lam.
Artocarpus altilis Forst.
Humulus lupulus L.
Corydalis bracteata (Steph.) Pers.
Armoracia rusticana Lam.
Cyclamen persicum

Alisma plantago-aquatica L.

- Чемерица Лобеля 59, 112
 Череда трехраздельная
 Черемуха обыкновенная 194, 202, 205, 207, 245
 Черника 104, 105, 198, 245
 Черноголовка обыкновенная 213
 Чернокорень лекарственный 203, 204
 Чернушка дамасская 196, 197
 Перец черный 184
 Чеснок 91, 268
 Чина луговая 109, 142
 Чистотел большой 75, 76, 200, 204, 207, 238
 Шалфей 164
 Шиповник иглистый 26, 29, 99, 160, 161, 162, 194, 195, 255
 ♦ майский 235
 Шлемник байкальский 224, 268
 Щавель конский 209
 Эвкалипт шариковый 74, 99, 151, 152, 246, 250
 Элеутерококк колючий 74

 Элодея канадская (водяная чума) 24, 57, 168
 Яблоня 19, 43, 107, 128, 180, 196, 198, 210, 229, 268
 Якорец стелющийся 239
 Ярутка полевая 180, 209
 Ястребинка волосистая 176
 Ятрышник шлемоносный 124, 207
 Ячмень обыкновенный 209
 Яснотка 161
 Яснотковые 72, 73, 166
- Veratrum lobelianum* Bernh.
Bidens tripartita L.
Padus avium Miller.
Vaccinium myrtillus L.
Prunella vulgaris L.
Cynoglossum officinale L.
Nigella damascene L.
Piper nigrum L.
Allium sativum L.
Lathyrus pratensis L.
Chelidonium majus L.
Salvia sp.
Rosa acicularis Lindl.

Rosa majalis Herm.
Scutellaria baicalensis Georgi
Rumex confertus Willd.
Eucalyptus globulus Labill.
Eleutherococcus senticosus
Maxim
Elodea canadensis Michx.
Malus domestica Bakh.
Tribulus terrestris L.
Thlaspi arvense L.
Hieracium pilosella L.
Orchis militaris L.
Hordeum vulgare L.
Lamium
Lamiaceae

Учебное издание

**Березовская Тамара Павловна
Дмитрук Степан Евгеньевич
Гришина Елена Исааковна
Белоусов Михаил Валерьевич**

**ОСНОВЫ ФАРМАЦЕВТИЧЕСКОЙ
БОТАНИКИ**

Редактор **В.И. Жулин**
Технический редактор **О.А. Турчинович**
Ответственный за выпуск **А.В. Базавлук**
Оригинал-макет издательства **«Печатная мануфактура»**

Лицензия ИД № 03931 от 07.02.2001.

Подписано в печать 11.08.2004.

Формат 60×84¹/₁₆. Печать офсетная. Бумага ВХИ.

Гарнитура «Кудряшов». Печ. л. 18,375. Усл. печ. л. 17,09. Уч.-изд. л. 16,59.

Тираж 500 экз. Заказ № 69.

ООО «Печатная мануфактура».
634055, г. Томск, а/я 3967.
Тел./факс: (3822) 493-119.
E-mail: pechat@tomsk.ru