

Министерство сельского хозяйства Российской Федерации  
ФГБОУ ВО «Красноярский государственный аграрный университет»

**В.И. Полонский, Т.В. Карпюк**

**БОТАНИКА С ОСНОВАМИ ФИЗИОЛОГИИ  
РАСТЕНИЙ**

*ЧАСТЬ 1*

*АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ  
ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ*

*Рекомендовано учебно-методическим советом федерального государственного бюджетного образовательного учреждения высшего образования «Красноярский государственный аграрный университет» для внутривузовского использования в качестве учебного пособия для студентов, обучающихся по направлению 35.03.07 «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции»*

*Электронное издание*

Красноярск 2022

ББК 28.56я73

П 52

*Рецензенты:*

*В.А. Кратасюк*, д-р биол. наук, профессор, зав. кафедрой биофизики  
Института фундаментальной биологии и биотехнологии  
ФГАОУ ВО «Сибирский федеральный университет»

*С.Р. Кузьмин*, канд. с.-х. наук, старший научный сотрудник  
лаборатории лесной генетики и селекции Института леса  
им. В.Н. Сукачева СО РАН – обособленного подразделения  
ФГБНУ ФИЦ КНЦ СО РАН

П 52 **Полонский, В.И.**  
**Ботаника с основами физиологии растений.** Ч. 1. Анатомо-  
морфологические и физиологические особенности растений [Элек-  
тронный ресурс]: учебное пособие / В.И. Полонский, Т.В. Карпюк;  
Красноярский государственный аграрный университет. – Красноярск,  
2022. – 366 с.

Содержит основные сведения по строению и функционированию растительных клеток, тканей, вегетативных и генеративных органов, описано их разнообразие и видоизменения, освещены вопросы по особенностям размножения, роста и развития. Пособие содержит вопросы для самоконтроля, темы для самостоятельного изучения, тестовые задания, вопросы для подготовки к экзамену, терминологический словарь и библиографический список.

Предназначено для студентов, обучающихся по направлению подготовки 35.03.07 «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции».

ББК 28.56я73

© Полонский В.И., Карпюк Т.В., 2022  
© ФГБОУ ВО «Красноярский государственный  
аграрный университет», 2022

## ОГЛАВЛЕНИЕ

<b>ВВЕДЕНИЕ</b> .....	5
<b>1. ВВЕДЕНИЕ В ДИСЦИПЛИНУ</b> .....	6
1.1. Ботаника как наука. Разделы ботаники.....	6
1.2. Краткая история развития ботаники.....	7
1.3. Появление первых растений на Земле.....	9
1.4. Отличительные особенности растений.....	10
1.5. Положение растений в системах органического мира.....	11
1.6. Значение растений.....	12
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	12
<b>2. АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ</b> .....	13
2.1. Общие представления о строении растительной клетки.....	13
2.2. Протопласт.....	14
2.2.1. Цитоплазма.....	19
2.2.2. Ядро.....	28
2.3. Производные протопласта.....	32
2.3.1. Физиологически активные вещества.....	32
2.3.2. Клеточные включения.....	34
2.3.3. Клеточный сок и вакуоли.....	38
2.3.4. Клеточная стенка.....	44
2.4. Деление растительной клетки.....	50
2.5. Онтогенез клетки.....	55
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	56
<b>3. РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ И ИХ ФУНКЦИИ</b> .....	59
3.1. Образовательные ткани.....	59
3.2. Покровные ткани.....	60
3.3. Основные ткани.....	67
3.4. Механические ткани.....	70
3.5. Проводящие ткани.....	74
3.6. Выделительные ткани.....	79
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	84
<b>4. ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ</b> .....	88
4.1. Корень и корневая система.....	89
4.1.1. Анатомическое строение корня.....	95
4.1.2. Специализация и метаморфозы корней.....	101
4.1.3. Корень как орган поглощения воды и минеральных элементов.....	110
4.2. Побег и система побегов.....	119
4.2.1. Почка.....	121
4.2.2. Особенности роста побегов, разновидности надземных побегов.....	124
4.2.3. Специализация и метаморфоз побегов.....	126
4.2.4. Стебель.....	130
4.2.5. Лист и его функции.....	144

<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	169
<b>5. ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ</b> .....	174
5.1. Цветок.....	174
5.2. Образование микро- и мегаспор и их прорастание в цветке .....	180
5.3. Соцветия и их классификация .....	187
5.4. Плоды и их классификация .....	190
5.5. Семя и классификация семян.....	194
5.6. Распространение плодов и семян .....	198
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	201
<b>6. РАЗМНОЖЕНИЕ, РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ</b> .....	202
6.1. Размножение растений.....	202
6.1.1. Вегетативное размножение .....	203
6.1.2. Размножение спорами.....	210
6.1.3. Половой процесс и половое размножение .....	212
6.1.4. Чередование ядерных фаз и поколений. Жизненный цикл .....	214
6.2. Рост и развитие цветковых растений .....	217
<i>Вопросы для самопроверки</i> .....	224
<b>ПЕРЕЧЕНЬ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ И КОНТРОЛЬНЫХ ВОПРОСОВ К НИМ</b> .....	227
<b>САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА</b> .....	232
<b>ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ</b> .....	234
<b>ВОПРОСЫ ДЛЯ ПОДГОТОВКИ К ЭКЗАМЕНУ</b> .....	267
<b>ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ</b> .....	271
<b>ЗАКЛЮЧЕНИЕ</b> .....	364
<b>БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК</b> .....	365

## ВВЕДЕНИЕ

Дисциплина «Ботаника с основами физиологии растений» входит в образовательную программу подготовки бакалавра по направлению подготовки 35.03.07 «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции».

Особенность дисциплины «Ботаника с основами физиологии растений» заключается в том, что она является комплексной дисциплиной, изучающей жизнь растений во всех ее проявлениях: от субклеточных единиц до биосферы. Поэтому подготовка специалистов в области сельского хозяйства невозможна без фундаментальных знаний основных закономерностей строения и функционирования растительных организмов.

**Целью дисциплины** «Ботаника с основами физиологии растений» является формирование знаний об общих закономерностях в строении растений и о механизмах, лежащих в основе физиологических процессов, протекающих в растительных организмах.

**Задачи дисциплины:** изучение особенностей строения и функционирования растительных клеток и тканей; получение знаний о строении вегетативных и генеративных органов семенных растений, их разнообразии и функциях; изучение видов размножения растений, особенностей роста и развития; изучение разнообразия растений, возможности их использования в качестве продуктивных, кормовых, лекарственных и других ресурсов; формирование системы знаний о классификации, географии и экологии растений.

Дисциплина «Ботаника с основами физиологии растений» состоит из нескольких разделов (модулей). Настоящее учебное пособие создано в помощь обучающимся и сфокусировано на основных вопросах по анатомо-морфологическим и физиологическим особенностям растительных организмов.

# 1. ВВЕДЕНИЕ В ДИСЦИПЛИНУ

## 1.1. Ботаника как наука. Разделы ботаники

Растительный мир богат и разнообразен. На поверхности Земли насчитывается свыше 500 000 видов растений, из них 200 000 – цветковых. Среди этой большой группы встречаются одноклеточные водоросли, которые можно увидеть только в микроскоп, и гиганты растительного мира – секвойи и секвойядендроны, высота которых может достигать 112 м, а диаметр – 11 м.

**Ботаника** (греч. *botane* – росток, трава) – наука о растениях, их структуре, жизнедеятельности, распространении. Объектом изучения ботаники являются растения на разных уровнях их организации.

В связи с изучением растений на разных уровнях их организации исторически возник ряд разделов ботаники, каждый из которых решает свои задачи и использует собственные методы исследований. Выделяют следующие разделы ботаники:

*морфология растений* изучает внешнее строение растений, отдельных органов, их видоизменения в зависимости от условий среды;

*анатомия* исследует внутреннее строение растений, используя оптические приборы;

*цитология* изучает строение и функции растительных клеток;

*гистология* изучает ткани, их расположение, функциональные особенности;

*физиология* изучает общие закономерности и механизмы, которые лежат в основе жизненных проявлений растений.

*Систематика* ставит перед собой несколько целей: описать все существующие виды; классифицировать их по более крупным таксонам; восстановить пути эволюционного развития растительного мира.

*Палеоботаника* изучает вымершие виды, дошедшие до нас в виде окаменелостей и отпечатков в горных породах, и тем самым помогает восстанавливать этапы развития растительного царства.

*Фитоценология* изучает растительные сообщества (фитоценозы) и взаимодействие между их компонентами.

*География растений* изучает распределение видов растений и фитоценозов по поверхности Земли в зависимости от климата, почвы и геологической истории.

*Экология растений* – исследует взаимоотношения растений друг с другом и с условиями окружающей среды.

В последние годы появляются новые разделы, возникшие на стыке двух наук (например, экологическая анатомия, биохимическая систематика). А перечисленные основные разделы не всегда резко обособлены друг от друга, и их выделение в качестве самостоятельных научных дисциплин в значительной степени условно.

## **1.2. Краткая история развития ботаники**

С древнейших времен растения служили человеку источником питания, одеждой, кровом, лекарством. С развитием общества, в процессе расширения его запросов, накапливались знания: человек научился культивировать растения, выводить новые сорта, начал отбирать для себя пищевые, лекарственные, технические растения.

Первые письменные трактаты о растениях принадлежат греческому ученому Теофрасту (372–287 гг. до н. э.), которого называют отцом ботаники. Он описал свыше 500 видов растений, сделав попытку их классификации на основе жизненных форм. Из ботанических сочинений до нашего времени дошли две книги Теофраста, в которых обобщены сведения по морфологии, географии, медицинскому значению растений.

Дальнейшее развитие ботаники в античном мире, особенно в Древнем Риме, шло в прикладном направлении и касалось в основном земледелия и медицины. Древнеримский ученый Плиний Старший (23–79 гг. н.э.) написал первый учебник по ботанике, дошедший до наших дней.

В период Средневековья развитие общества шло очень медленно и не способствовало развитию наук, так как потребности феодального общества были очень ограничены, что было связано с периодом инквизиции католической церкви, борьбой с ересями, научным познанием природы. В это время развитие ботаники приостановилось.

Переломный момент в истории ботаники наступил в конце XV века, в эпоху великих географических открытий. Из заморских стран стали привозить новые виды растений, возникла необходимость в их инвентаризации, т. е. описании, наименовании и классификации. В это время зарождаются и развиваются формы сохранения растений для их сравнительного изучения. В середине XVI века было положено начало гербаризации. Возникают первые ботанические сады в Италии (1540 г. – в Падуе, 1545 г. – в Пизе), Швейцарии (1560 г. – в Цюрихе). Немецкий художник Альбрехт Дюрер (1471–1528), иллюстрируя ботанические книги, создает великолепные гравюры расте-

ний. Таким образом, в этот период закладываются основы ботанической терминологии, достигает расцвета описательная морфология растений.

В 1583 г. итальянец Чезальпино сделал попытку классификации растений, в основу которой положил признаки строения плодов и семян (выделил 15 классов). Выдающийся английский естествоиспытатель Роберт Гук (1635–1703) усовершенствовал микроскоп и при рассмотрении среза пробки обнаружил, что она состоит из крохотных ячеек. В 1665 г. он описал растительные клетки и ввел термин *cellula*, что на латыни означает «клетка». Марчелло Мальпиги (1628–1694) и Неемий Грю (1641–1712) положили начало анатомии растений, описав клетки, ткани различных видов и их значение. В 1671 г. они, независимо друг от друга, выпустили книги с одинаковым названием «Анатомия растений».

Систематика и описательная морфология XVIII в. достигла высшего развития в трудах шведского ботаника Карла Линнея (1707–1778). В 1735 г. Линней выпустил книгу «Система природы», где классифицировал растения по строению органа размножения – андроеца. Он выделил 24 класса. Эта система была искусственна, так как в ее основу было положено не родство растений, а сходство некоторых признаков. Однако система Линнея была очень удобной: согласно ей легко было найти растение по строению цветка. Важным нововведением Линнея в систематику была бинарная номенклатура. В ней каждый вид обозначался двумя словами (первое – название рода, второе – видовой эпитет).

Значительными успехами в ботанике был отмечен XIX век. Оформились и возникли такие разделы, как физиология, география и экология растений, геоботаника, палеоботаника, эмбриология и т. д. Во всех разделах ботаники был накоплен огромный фактический материал, что создало базу для обобщающих теорий. Важнейшими из них стали клеточная теория и теория эволюционного развития жизни.

В 1838 г. немецкий ботаник М. Шлейден установил, что клетка – это универсальная структурная единица в теле растений, а в 1839 г. зоолог Т. Шванн распространил этот вывод и на животных. Разработка клеточной теории оказала огромное влияние на дальнейшее развитие биологии и положила начало цитологии.

Появление эволюционной теории Чарльза Дарвина (1809–1882) стало началом новой эпохи в развитии всех биологических наук. Начался новый период для систематики – эволюционный (филогенети-



ческий), т. е. возникла необходимость объединять в одни таксоны виды, единые по происхождению, а не по внешнему сходству. Морфологи начали изучать то, какими путями и под влиянием каких причин исторически сложились организмы. Закономерности географического распространения организмов стали объяснять не только современными условиями, но и историческими причинами.

Новый прорыв в развитии ботаники, как и всей биологии, произошёл в XX веке. Одной из его причин стал научно-технический прогресс, стимулировавший появление новых исследовательских инструментов и методов. В середине века были изобретены электронные микроскопы с высокой разрешающей способностью, что определило бурное развитие анатомии, цитологии, биохимии, молекулярной биологии, генетики.

### **1.3. Появление первых растений на Земле**

Возраст Земли, как и всей Солнечной системы, составляет примерно 4,6 млрд лет. Около 3,8 млрд лет назад на Земле появились живые организмы. Первыми обитателями нашей планеты были прокариотические организмы, похожие на современных бактерий. Они являлись гетеротрофами (питались готовыми органическими и неорганическими веществами) и анаэробами (развивались в бескислородной среде), так как свободного кислорода в атмосфере еще не было. В связи с увеличением числа гетеротрофов в окружающей среде постепенно снижались запасы органики, поэтому преимущество получили организмы, способные сами синтезировать органические вещества из неорганических. В качестве источника энергии они использовали энергию Солнца. Первыми фотосинтетиками были организмы, использующие в качестве источника  $H^+$  не воду, а сероводород ( $H_2S$ ). Жизнь тогда была представлена тонкой бактериальной пленкой на дне водоемов или во влажных местах суши (архейская эра).

Около 3,2 млрд лет назад появились синезеленые водоросли, выработавшие современный механизм фотосинтеза с расщеплением воды под действием света. Кислород при этом начал выделяться в атмосферу, которая постепенно приобрела азотно-кислородный характер. Часть кислорода в верхних слоях атмосферы под действием ультрафиолетовых лучей превращалась в озон. Озоновый слой стал поглощать ультрафиолет, губительный для всего живого, и организмы получили возможность поселяться на поверхности водоемов и на суше. Кроме того, примерно в то же время у некоторых организмов

появляется кислородное дыхание, в процессе которого происходит расщепление и окисление богатых энергией углеродсодержащих молекул, полученных в процессе фотосинтеза.

Около 1,5 млрд лет назад на Земле появились первые эукариотические организмы.

#### 1.4. Отличительные особенности растений

Растения характеризуются рядом особенностей организации, которые позволяют выделить их в особое царство. Отличительными признаками этой группы являются:

преобладание *автотрофного* способа питания, т. е. способность создавать органические вещества из неорганических, используя энергию Солнца. В противоположность автотрофным растениям, животные питаются уже готовыми органическими веществами, усваивая их и используя связанную в них энергию. Поэтому их называют *гетеротрофными* организмами. Кроме животных, к гетеротрофам относятся также грибы, большинство бактерий. Однако и среди растений встречаются гетеротрофные организмы, например растения-паразиты (повилика, заразиха, раффлезия) и сапротиты (орхидеи);

наличие жесткой углеводной клеточной стенки, придающей клеткам растений определенную форму и прочность. Следовательно, для растений характерен осмотрофный способ поглощения пищи (путем всасывания). Клеточные оболочки иного химического состава имеют также грибы и некоторые прокариоты;

малоподвижный («оседлый») образ жизни, причинами которого могут быть следующие:

возможность получать необходимые для фотосинтеза вещества (углекислый газ, воду, энергию Солнца) на месте;

получение минерального питания путем всасывания через корневые окончания;

наличие гигантской органеллы вакуоли, наполненной клеточным соком;

наличие плазмодесм – микротрубочек, соединяющих все клетки в единое целое, растительный организм.

Однако нельзя сказать, что растения являются полностью неподвижными организмами, так как они растут, корневища продвигаются в почве, побег поворачивается к источнику света, лианы закручиваются вокруг опоры, цветки некоторых растений раскрываются и

закрываются в определенное время и т. д. Кроме того, имеются еще два признака:

способность расти в течение всей жизни, т. е. это организмы с незавершенным открытым ростом;

расселение с помощью зачатков – зооспор, спор, семян, связанное с «оседлым» образом жизни растений. Животные же чаще расселяются путем передвижения во взрослом или активном состоянии.

Вышеперечисленные признаки, отличающие растения от других организмов, обуславливают наличие у них структур, присущих только им, таких как хлорофилл, хлоропласты, клеточная стенка, центральная вакуоль, плазмодесмы, ксилема, флоэма, корневая система и т. д.

### 1.5. Положение растений в системах органического мира

В настоящее время существует большое количество систем органического мира. Согласно классификации А.Л. Тахтаджяна (рис. 1), широко применяемой в России, *царство Растения* относится к надцарству *эукариотических организмов* и подразделяется на три подцарства: багрянок (красных водорослей), настоящих водорослей и высших растений. К высшим растениям относятся наземные и вторично водные организмы (мхи, плауны, хвощи, папоротники, голосеменные и покрытосеменные).

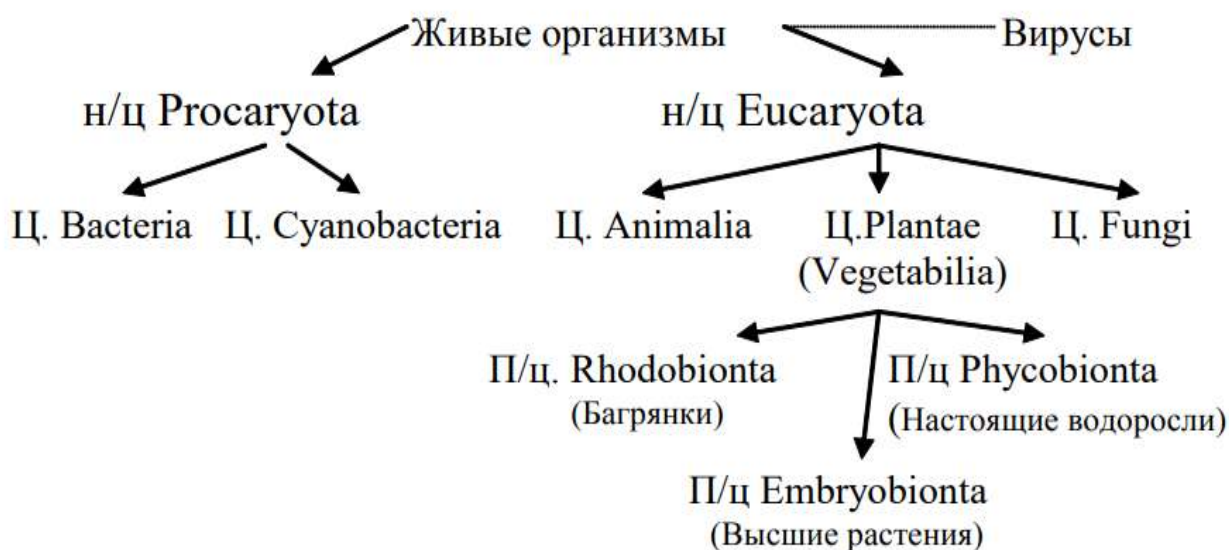


Рисунок 1 – Система органического мира (по А.Л. Тахтаджяну)

## 1.6. Значение растений

Роль зеленых растений в природе можно охарактеризовать следующим образом:

обеспечивают атмосферный воздух кислородом, необходимым для дыхания большинства организмов;

в процессе фотосинтеза, используя солнечную энергию, создают из неорганических веществ и воды огромные массы органических соединений, которые служат пищей самим растениям, животным и человеку;

в органическом веществе зеленых растений накапливается солнечная энергия, за счет которой развивается жизнь на Земле;

растения поддерживают природное равновесие кругооборота веществ и энергии в биосфере Земли.

Исключительна роль растений в жизни человека. Среди растений пищевого назначения в первую очередь следует назвать зерновые культуры, особенно пшеницу, рис, кукурузу. Широко используются в питании овощи, плоды, корнеплоды, ягоды, продукты, которые получают из сахароносных, жиромасличных, орехоплодных, пряновкусовых культур. Непрерывно возрастает использование человеком всех видов сырья, получаемого из леса. Деревья дают строительный материал и сырье для получения целлюлозы и бумаги, канифоли и скипидара, каучука и спирта, искусственного шелка и кожи, а также белка и сахара, медикаментов и витаминов. Особую группу составляют растения для промышленной переработки: прядильные, лубяные, каучуконосные. Современная медицина постоянно пополняется полученными из растений новыми лекарственными препаратами. Велика оздоровительная и эстетическая роль зеленых насаждений.

### *Вопросы для самопроверки*

1. Назовите основные разделы ботаники.
2. Каковы основные исторические вехи развития ботаники?
3. Назовите отличительные особенности растений.
4. Каково положение растений в различных системах органического мира?
5. Какое значение имеют растения в природе и для человека?

## 2. АНАТОМИЯ И ФИЗИОЛОГИЯ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

### 2.1. Общие представления о строении растительной клетки

Клетка представляет собой основную структурную единицу всех представителей царства Растения – одноклеточных, колониальных, многоклеточных. Типичная растительная клетка, выполняющая все жизненные функции организма, характерна только для одноклеточных водорослей. У высших растений клетки выполняют только какие-то определенные функции, поэтому они сильно различаются по форме и строению. Обычно клетки представляют собой четырнадцатигранники, у которых восемь граней – шестиугольники и шесть – четырехугольники. Однако встречаются клетки, форма которых не поддается геометрическому описанию. Размер растительных клеток варьируется от 10 до 100 мкм. Многообразие форм растительных клеток принято сводить к двум основным типам: паренхимным и прозенхимным клеткам (рис. 2).

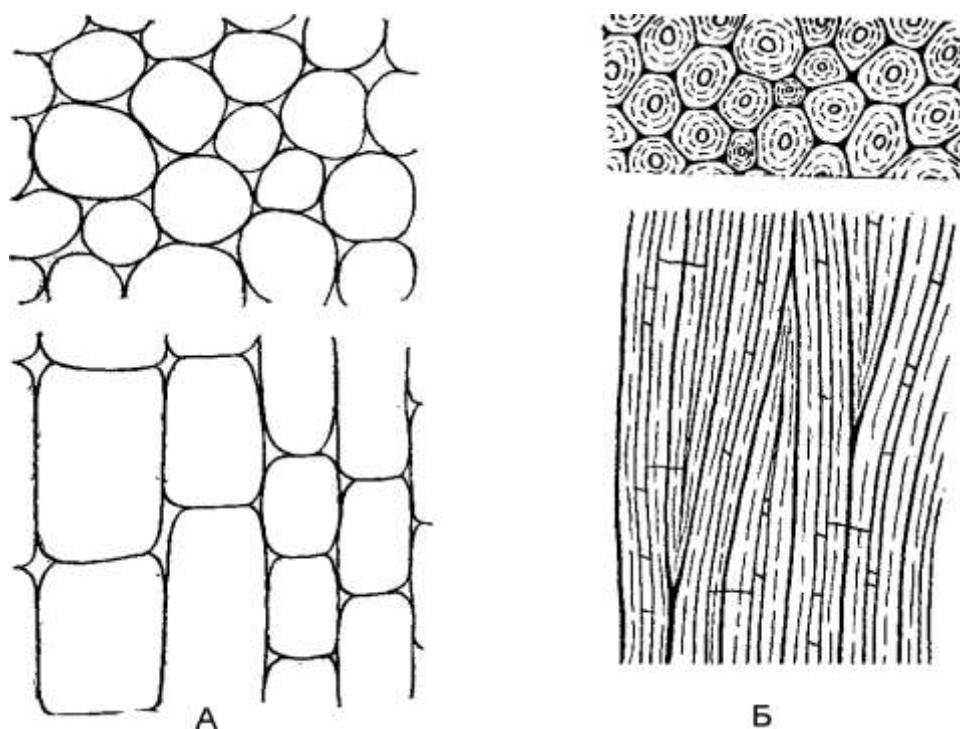


Рисунок 2 – Паренхимные (А) и прозенхимные (Б) клетки на поперечном (вверху) и продольном (внизу) срезах

*Паренхимные* клетки являются изодиаметрическими, так как все их диаметры примерно одинаковы. Паренхимные клетки, в которых происходит отложение запасных веществ, особенно велики. Например, клетки запасяющей ткани плодов апельсина, арбуза, томата мо-

гут достигать размера более 1 мм. *Прозенхимные* клетки вытянуты в длину, которая превышает их ширину в 5 раз и более. Примером прозенхимной клетки может служить волосок хлопчатника, который при длине в 5–6 см имеет диаметр всего в 50 мкм. Типичными прозенхимными клетками представлены волокна конопли, крапивы, льна.

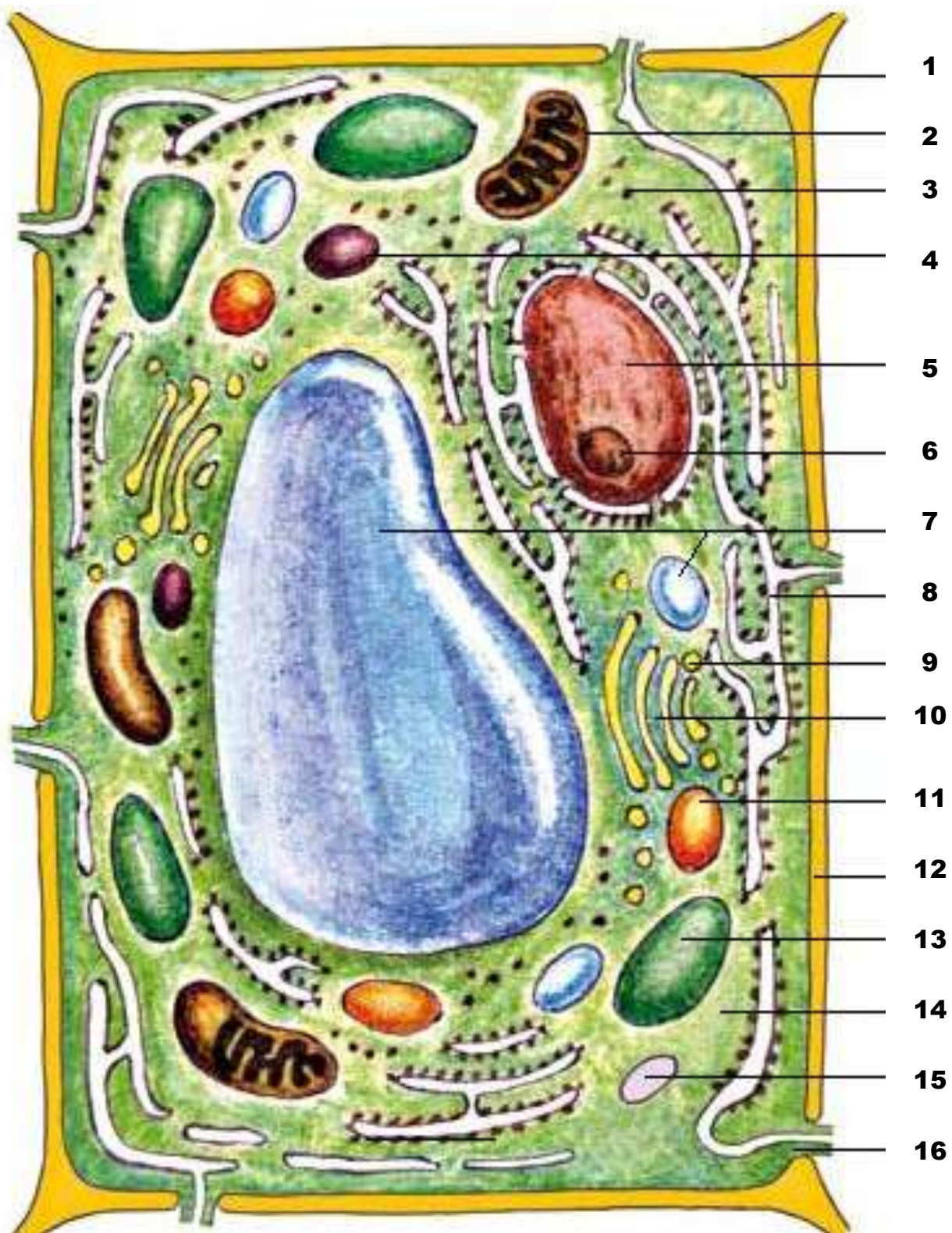
Несмотря на большое разнообразие клеток высших растений, все они представляют собой в той или иной степени измененные варианты единого типа организации, унаследованного от своих предшественников – зеленых водорослей. Прежде всего эти клетки эукариотические, т. е. имеющие ядро. Основные отличия растительной клетки от клеток других эукариотических организмов – грибов и животных – заключаются в следующем:

- 1) наличие жесткой целлюлозо-пектиновой клеточной стенки;
- 2) наличие пластид;
- 3) хорошо развитая система вакуолей с клеточным соком;
- 4) отсутствие центриолей при делении;
- 5) использование в качестве запасного вещества крахмала;
- 6) преобладающее образование молекул АТФ в хлоропластах в процессе фотосинтеза.

Живое содержимое растительной клетки – протопласт, включающий ядро и цитоплазму (рис. 3). Именно в нем проходят основные процессы обмена веществ. *Продуктами жизнедеятельности протопласта*, его производными являются клеточная стенка, физиологически активные вещества, продукты обмена веществ.

## 2.2. Протопласт

Протопласт представляет собой сложную коллоидную систему. Вещества, из которых построена живая клетка и которые она выделяет в процессе жизнедеятельности, чрезвычайно разнообразны. Эти вещества можно разделить на *конституционные*, т. е. входящие в состав живой материи и участвующие в обмене веществ (метаболизме), *запасные* (временно выключенные из обмена) и *отбросы* (конечные его продукты). Запасные вещества и отбросы вместе часто называют *эргастическими веществами* клетки. Основными классами конституционных органических веществ являются белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы.



*Рисунок 3 – Схема строения растительной клетки:*

*1 – плазмалемма; 2 – митохондрия; 3 – рибосома; 4 – включение; 5 – ядро;  
 6 – ядрышко; 7 – вакуоль; 8 – эндоплазматическая сеть; 9 – лизосома;  
 10 – комплекс Гольджи; 11 – хромопласт; 12 – клеточная стенка;  
 13 – хлоропласт; 14 – цитозоль; 15 – лейкопласт; 16 – плазмодесма*

Белки – вещества, определяющие строение и свойства живой материи. Они участвуют в построении структуры и функциях всех органелл. Белки служат не только строительным материалом протопласта, но в качестве ферментов регулируют жизненные процессы. Кроме ферментативной, белки могут выполнять сократительную и транспортную функции, в некоторых случаях они служат источниками энергии. Белки могут быть и эргастическими веществами, откладываясь в запас в определенные фазы развития клетки.

Нуклеиновые кислоты – ДНК и РНК – составляют вторую важнейшую группу биополимеров протопласта. Хотя содержание их невелико (1–2 % массы сырого протопласта), роль их огромна, поскольку они являются веществами хранения и передачи информации, необходимой для синтеза белков и других веществ протопласта. Основное количество ДНК сосредоточено в ядре клетки, а РНК встречается как в ядре, так и в цитоплазме.

Липиды характеризуются относительной нерастворимостью в воде и хорошо растворяются в органических растворителях. Протопласт растительной клетки содержит простые липиды (жирные масла), полимерные липиды (воск, кутин, суберин) и сложные липиды (липоиды, или жироподобные вещества). К липоидам относятся фосфо- и гликолипиды, некоторые пигменты (каротиноиды). Они являются структурными компонентами клетки (входят в состав клеточных мембран). В водной среде липиды образуют тончайшие (мономолекулярные) пленки. Часть липидов представляет собой запасные вещества.

Углеводы также входят в состав протопласта каждой клетки в виде простых растворимых в воде сахаров (например, глюкоза, фруктоза) и сложных нерастворимых полисахаридов (например, целлюлоза – основной компонент клеточной стенки, крахмал – важнейшее запасное вещество). Последние являются запасными веществами клетки. В клетке углеводы играют роль источника энергии для реакций обмена веществ. Сахара рибоза и дезоксирибоза входят в состав РНК и ДНК. Состав углеводов растительных клеток значительно более разнообразен, чем животных клеток.

Из всех химических соединений живая клетка больше всего содержит воды (60–90 %), в которой растворено большинство других веществ. Это объясняется тем, что химические реакции в клетке происходят только в водных растворах.



В состав растительной клетки входят и неорганические вещества, главным образом ионы минеральных солей. Неорганические ионы играют важную роль в создании осмотического давления, необходимого для поступления в клетку воды; некоторые из них обеспечивают активность ферментов.

Все компоненты протопласта растительных клеток обычно бесцветны, за исключением пластид, которые могут быть окрашены в зеленый или оранжевый цвет. По физическим свойствам протопласт представляет собой коллоидный раствор, поскольку биологические макромолекулы и некоторые липиды являются типичными коллоидами. Поэтому протопласт в целом имеет слизистую консистенцию, напоминающую консистенцию яичного белка.

От продуктов своей жизнедеятельности протопласт отделен биологическими мембранами: от клеточного сока – тонопластом, от клеточной стенки – плазмалеммой. Биологические мембраны играют большую роль в организации и функционировании протопласта (в наиболее активных клетках они составляют до 90 % их сухого вещества). Биологические мембраны образованы липидами и белками, но в их состав также могут входить полисахариды и пигменты (рис. 4).

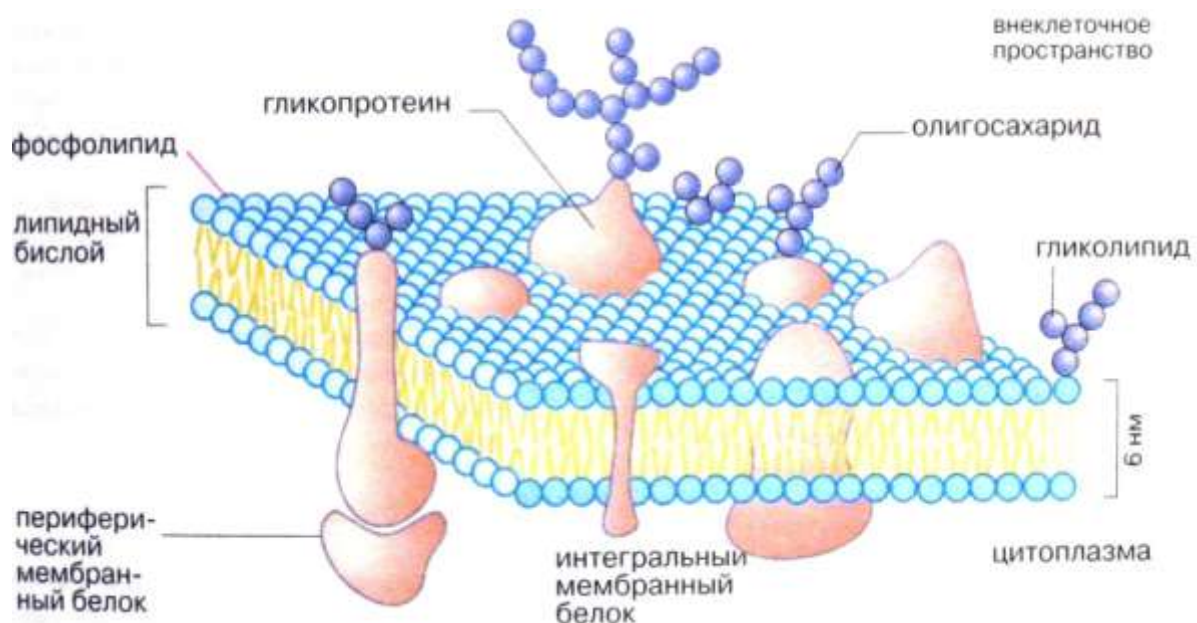


Рисунок 4 – Схема молекулярной организации биологической мембраны

Вода составляет 30 % массы мембраны. Она определяет структурную ориентацию молекул веществ, входящих в состав мембраны, и способствует переносу через мембрану гидрофильных веществ.

Мембрана представляет собой тончайшую пленку (5–10 нм), основу которой составляет бимолекулярный слой фосфолипидов.

Неполярные гидрофобные концы молекул фосфолипидов располагаются в середине мембраны, а их полярные гидрофильные группы ориентированы наружу. Молекулы мембранных белков мозаично расположены по обеим сторонам липидного слоя или частично внедрены в него на различную глубину; некоторые из них пронизывают мембрану насквозь (транспортные, туннельные белки), обеспечивая перенос через мембрану определенных веществ.

Набор липидов и белков, их соотношение и расположение у разных мембран определяется их функциями. Большинство мембранных белков – ферменты. Разные стороны мембраны могут отличаться составом белков и их функциями.

Важнейшее свойство биологических мембран – *полупроницаемость*, т. е. они способны проводить одни вещества и задерживать другие. Благодаря такой *избирательной проницаемости* мембраны способны пропускать вещества даже против градиента концентрации, если они необходимы клетке. Эти свойства позволяют самым крупным мембранам клетки – плазмалемме и тонопласту – осуществлять барьерные функции для протопласта в целом.

Являясь местом локализации биологически активных веществ (ферментов, световоспринимающих пигментов), мембраны обеспечивают синтез многих жизненно важных веществ, например образование АТФ на мембранах митохондрий и хлоропластов. Крупнейшая мембрана клетки – плазмалемма – не только регулирует проникновение веществ в клетку, но и обеспечивает полимеризацию и ориентацию молекул целлюлозы при формировании клеточной стенки. Мембрана вакуоли – тонопласт, играя барьерную роль, во многом определяет ход физиологических процессов в клетке.

С помощью биологических мембран, образующих оболочки органелл протопласта, достигается дискретность (самостоятельность) последних. Мембраны также разделяют протопласт на отдельные изолированные отсеки, в которых независимо друг от друга могут идти различные биохимические процессы. Таким образом, мембраны обеспечивают *компартаментацию* протопласта – распределение функций между его участками и органеллами, т. е. разделение функций на субклеточном уровне.

### 2.2.1. Цитоплазма

*Цитоплазма* – основная часть протопласта клетки, в которой проходят все процессы клеточного обмена веществ, кроме синтеза нуклеиновых кислот, происходящего в ядре. Основу цитоплазмы, ее бесструктурный матрикс называют *гиалоплазмой*. *Гиалоплазма* – бесцветная коллоидная система, обладающая ферментативной активностью и обеспечивающая взаимодействие всех органелл цитоплазмы. Гиалоплазму пронизывают *микротрубочки* и *микрофиламенты*, совокупность которых составляет *цитоскелет* растительной клетки. Цитоскелет влияет на перемещение внутриклеточных структур и определяет форму растущей клетки. *Микротрубочки* – надмолекулярные агрегаты длиной в несколько микронов с упорядоченным расположением молекул белка тубулина. Способны к самосборке и самораспаду. Принимают участие во внутриклеточном транспорте веществ, а также в формировании жгутиков, ресничек, ахроматинового веретена деления. *Микрофиламенты* – способные сокращаться нити белка актина. Образование и распад микротрубочек и микрофиламентов вызывают обратимые переходы участков цитоплазмы из золя в гель.

С гиалоплазмой связано важное свойство цитоплазмы – способность к движению, которое регулирует обмен веществ. Скорость движения цитоплазмы – 1–2 мм/с. С повышением интенсивности деятельности цитоплазмы скорость ее движения увеличивается. Различают *два типа движения цитоплазмы: струйчатое* (в молодых клетках) и *вращательное, или круговое* (в более старых клетках с большой вакуолью в центре).

Многообразные функции цитоплазмы клетки выполняют располагающиеся в ее гиалоплазме обособленные структуры – *органеллы (органониды)*. Цитоплазма одной растительной клетки может содержать 220 пластид, 700 митохондрий, 400 диктиосом, 500 тыс. рибосом. Все органеллы клетки можно разделить на три группы: не имеющие мембранного строения, одномембранные и двумембранные.

*К органеллам, не имеющим мембранного строения, относятся рибосомы* – универсальные органеллы, содержащиеся во всех клетках. Функция рибосом – биосинтез белка. Каждая рибосома состоит из двух субъединиц – большой и малой (рис. 5). В состав рибосомы ядерных организмов входят четыре молекулы рибосомальной РНК (рРНК) и белки (около 100 видов). Образование субъединиц рибосом

происходит в ядре. Покидая ядро, они поступают в цитоплазму, где на молекуле информационной РНК (иРНК) происходит их сборка в рибосому. Одни рибосомы при помощи специфических белков связаны большой субъединицей с эндоплазматическим ретикуломом. Они синтезируют белки, которые через эндоплазматический ретикулум поступают в аппарат Гольджи и выделяются за пределы клетки (секретируются). Другие рибосомы, находящиеся в гиалоплазме и не связанные с эндоплазматической сетью, синтезируют белки, необходимые самой клетке. Совокупность рибосом (в числе от 4 до 40), располагающихся на одной молекуле иРНК, называют *полирибосомой*, или *полисомой*. Чем активнее идет в клетке синтез белка, тем больше в ней полисом.

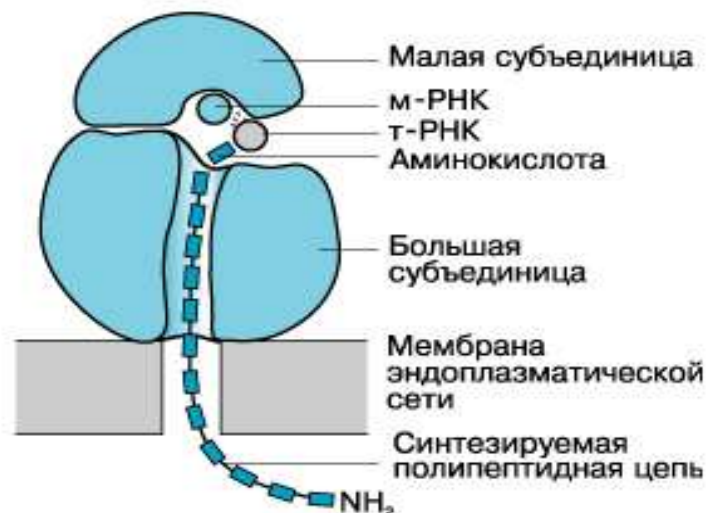


Рисунок 5 – Рибосома на мембране ЭПС

К одномембранным органеллам клетки относятся эндоплазматический ретикулум, аппарат Гольджи, лизосомы, пероксисомы.

**Эндоплазматический ретикулум (ЭР)**, или **эндоплазматическая сеть**, – непрерывно изменяющаяся трехмерная система субмикроскопических *цистерн, канальцев* и *пузырьков*, отделенных от гиалоплазмы элементарной мембраной и заполненных бесструктурной *энхилемой*. Канальцы ЭР непосредственно переходят в наружную мембрану ядерной оболочки, благодаря чему осуществляется связь ядра с цитоплазмой (рис. 6). Канальцы ЭР, переходящие из одной клетки в другую и обеспечивающие связь между ними, называют *плазмодесмами*. Таким образом, эндоплазматическая сеть обеспечивает транспорт веществ как внутри клетки, так и между клетками.

Длинные канальцы с гладкой поверхностью (*агранулярный*, или *гладкий*, ЭР) принимают участие в синтезе углеводов, жиров, эфирных масел, смол, каучука, стероидных гормонов, а также в накоплении и выведении ядовитых веществ. Цистерны, короткие канальцы и пузырьки, на поверхности которых располагаются рибосомы, представляют собой *гранулярный*, или *шероховатый*, ЭР. Его главная функция – транспорт и накопление белков, синтезированных рибосомами. Агранулярный ЭР в клетках обычно развит слабо, но в клетках выделительных тканей он выражен очень хорошо.

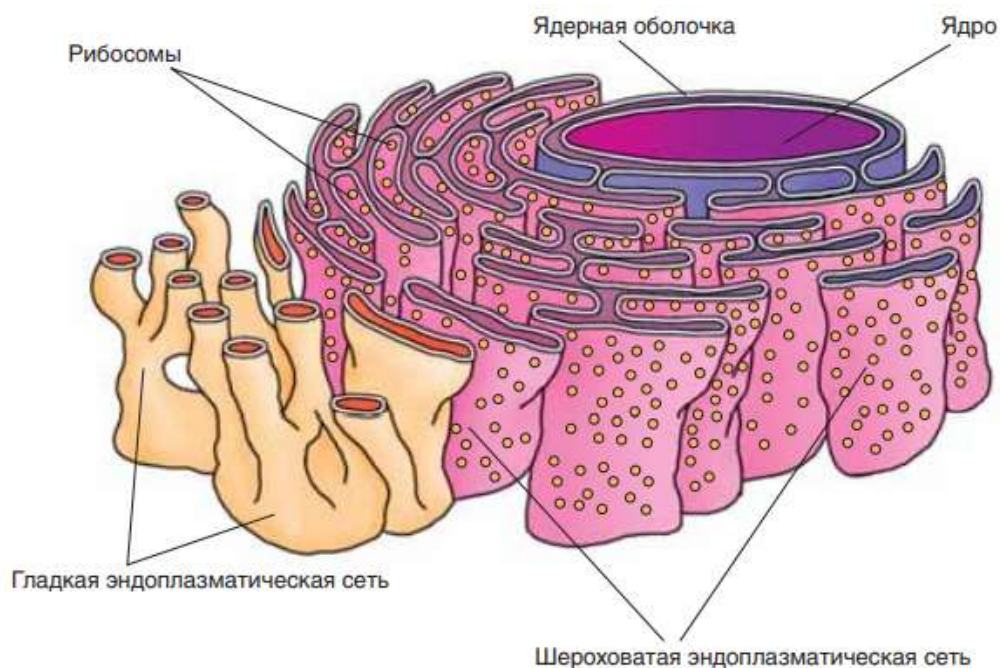


Рисунок 6 – Строение эндоплазматической сети (ретиккулама)

**Аппарат Гольджи** получил свое название в честь открывшего эту органеллу итальянского ученого К. Гольджи. Аппарат Гольджи состоит из отдельных *диктиосом* (*телец Гольджи*) и *пузырьков Гольджи* (рис. 7). Диктиосомы представляют собой стопки плоских круглых цистерн (5–7, иногда до 20), отделенных от гиалоплазмы одной мембраной и заполненных матриксом. По краям цистерны переходят в состоящую из трубочек сеть, от которой отчленяются пузырьки Гольджи. Диктиосомы имеют два полюса. С одной их стороны (образующей) происходит постоянное образование новых цистерн из канальцев ЭР; с другой (секретирующей) – старые цистерны распадаются на пузырьки Гольджи, которые направляются к плазмалемме или тонопласту – двум пограничным мембранам клетки.

В цистернах диктиосом завершаются многие обменные реакции, проходящие в клетке. В них, в частности, накапливаются, конденса-

руются и упаковываются для транспортировки вещества, которые необходимо удалить из цитоплазмы, например ядовитые, – пузырьки Гольджи переносят их в вакуоли. Одна из важнейших функций аппарата Гольджи – синтез полисахаридов (пектинов, гемицеллюлоз, слизи), идущих на построение клеточной стенки. Упакованные в пузырьки, эти вещества доставляются к плазмалемме. Мембраны пузырьков встраиваются в плазмалемму, обеспечивая ее поверхностный рост, а их содержимое, поступая за пределы плазмалеммы, используется для построения клеточной стенки. Важна роль пузырьков Гольджи при образовании новых плазмалемм и клеточных стенок после деления клетки.

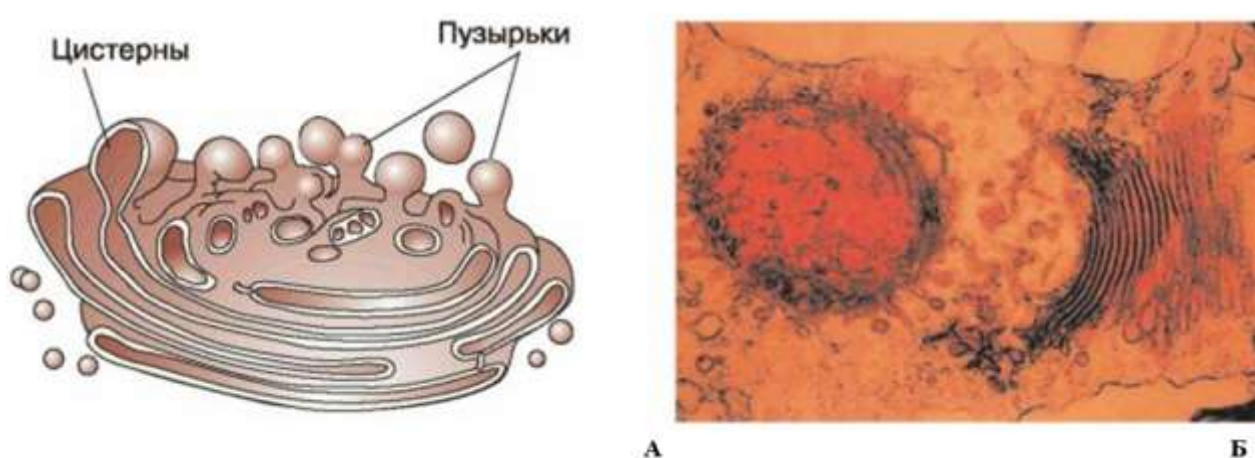


Рисунок 7 – Аппарат Гольджи: схема строения (А); микрофотография (Б)

**Лизосомы** – одномембранные органеллы округлой формы, в матриксе которых содержатся *гидролитические ферменты* – *гидролазы*, способные расщеплять органические вещества, в том числе и биополимеры. В отличие от грибов и животных в клетках растений лизосомы встречаются реже. В растительной клетке гидролитические ферменты могут находиться в разных ее органеллах и зонах, образуя так называемый *лизосомный клеточный компартмент*. Основная функция лизосом – внутриклеточное переваривание, автолиз: разрушение отдельных участков цитоплазмы собственной клетки, заканчивающееся образованием на их месте цитоплазматической вакуоли. Лизосомы очищают клетку от уже не работающих органелл. Образующиеся при лизисе низкомолекулярные соединения могут снова использоваться в процессе обмена веществ, поддерживая жизнеспособность клетки. Гидролитические ферменты лизосом способны очищать полость клетки после отмирания протопласта, например при формировании члеников сосудов.

**Пероксисомы (микротельца)** встречаются в большинстве типов клеток растений и грибов. Они представляют собой мелкие (0,2–1,5 мкм) одномембранные органеллы сферической формы. Их плотный матрикс состоит в основном из окислительно-восстановительных ферментов. Функции определяются типом клеток, в которых они находятся. Например, при прорастании семян пероксисомы, находящиеся в клетках запасяющих тканей, обеспечивают превращение жирных масел в сахара; в клетках же фотосинтезирующих тканей в них проходят реакции светового дыхания – поглощение кислорода, выделение двуокси углерода, синтез аминокислот.

Органеллы цитоплазмы двумембранного строения – митохондрии и пластиды.

**Митохондрии** – постоянно перемещающиеся органеллы округлой, цилиндрической или нитевидной формы. Относительно крупный размер (длина – до 10 мкм, диаметр – 0,2–1 мкм) позволяет видеть их в световой микроскоп. Число, расположение, форма и размеры митохондрий постоянно меняются. Совокупность митохондрий клетки называют *хондриомом*. Внутренняя мембрана митохондрии образует выступающие в ее матрикс трубковидные выросты – *кристы*, что увеличивает внутреннюю активную поверхность органеллы. В матриксе находятся кольцевые молекулы митохондриальной дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК), специфические иРНК и тРНК и рибосомы прокариотического типа, отличающиеся от цитоплазматических меньшими размерами (рис. 8). Это позволяет митохондриям самостоятельно синтезировать белки для своих мембран.

Митохондрии – энергетический центр клетки. На поверхности внутренней мембраны, в матриксе и межмембранном пространстве идут процессы внутриклеточного дыхания – окисление органических веществ кислородом воздуха до диоксида углерода и воды. Значительная часть выделяемой при этом энергии накапливается в синтезируемых молекулах *аденозинтрифосфата (АТФ)* – универсального аккумулятора и переносчика энергии в живых клетках. Образование АТФ происходит в результате присоединения остатка фосфорной кислоты к молекуле *аденозиндифосфата (АДФ)*. Молекулы АТФ переносят энергию в места наиболее активного обмена веществ, где она высвобождается при отсоединении остатка фосфорной кислоты и превращении молекулы АТФ снова в молекулу АДФ. При отсоединении от АТФ остатка фосфорной кислоты разрываются фосфорно-

кислородные связи, в результате чего высвобождается много энергии. Поэтому эти связи называют *макроэргическими*.

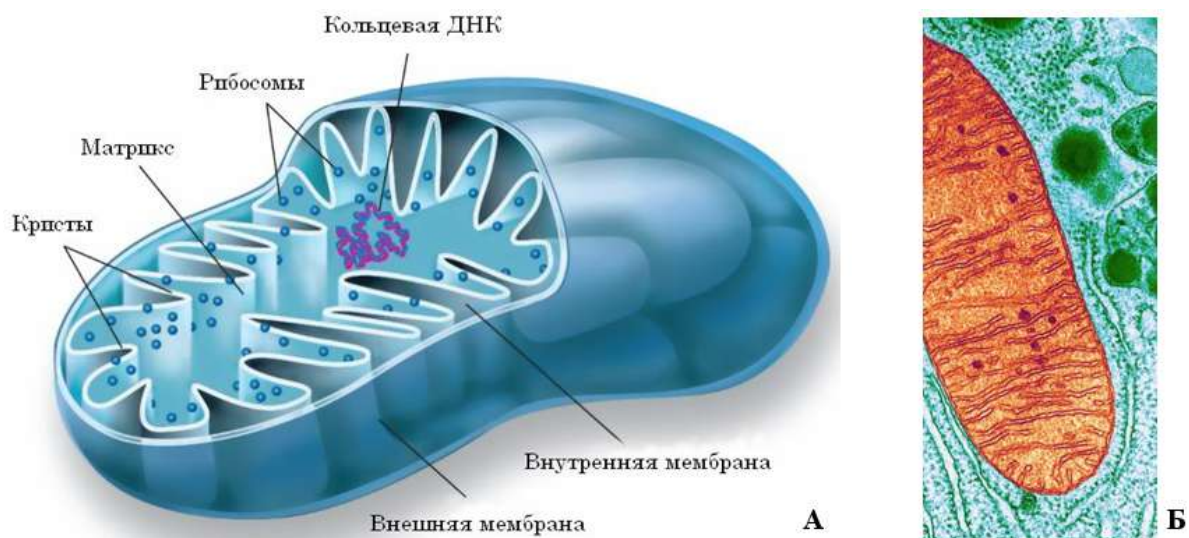


Рисунок 8 – Строение митохондрии: трехмерная схема (А); микрофотография (Б)

В митохондриях химическая энергия метаболитов трансформируется в энергию макроэргических фосфатных связей АТФ и АДФ, которая используется клеткой в процессе жизнедеятельности. В клетке митохондрии обычно располагаются около ядра, хлоропластов, жгутиков, т. е. там, где особенно велики расходы энергии.

Увеличение числа митохондрий в клетке происходит в результате деления перешнуровкой по кристам, которому предшествует рост этих органелл и самоудвоение их ДНК. Несмотря на то, что в митохондриях есть собственная ДНК, деятельность их находится под контролем ядра клетки.

**Пластиды.** Пластиды – двумембранные органеллы, встречающиеся в любой растительной клетке. По окраске и строению выделяют три типа пластид: бесцветные – *лейкопласты*, зеленые – *хлоропласты*, желтые, оранжевые или красные – *хромoplastы*. Совокупность всех пластид клетки называют *пластидомом*. Форма, размеры и строение пластид каждого типа неодинаковы. Обычно в клетке присутствует лишь один тип пластид.

Пластиды образуются из *пропластид* – двумембранных округлых структур, заполненных матриксом. В матриксе содержатся кольцевая ДНК и мелкие рибосомы прокариотического типа. Пропластиды передаются в новый растительный организм через яйцеклетку, т. е. от материнского организма. Обычно они содержатся в клетках



зародыша и образовательных тканей. Пропластиды могут делиться. Из них образуются все три типа пластид. На свету в клетках листьев, стеблей, плодов из пропластид формируются хлоропласты. В клетках запасяющих тканей из пропластид образуются лейкопласты. Хромопласты обычно образуются из хлоропластов и лейкопластов, но иногда могут формироваться и из пропластид.

*Хлоропласты* содержатся во всех клетках растения, находящихся на свету. Особенно много их в клетках листьев и незрелых плодов, где они могут занимать основной объем клетки. Основная функция хлоропластов – фотосинтез. Фотосинтез – процесс, проходящий за счет использования энергии света, в результате которого из диоксида углерода и воды образуются углеводы и выделяется свободный кислород. Общебиологическое значение фотосинтеза огромно и заключается в том, что в результате только этого процесса энергия света преобразуется в химическую энергию углеводов, а впоследствии и в энергию всех остальных органических веществ организмов, населяющих нашу планету.

Хлоропласты высших растений имеют форму двояковыпуклой линзы. Их размер сопоставим с размером митохондрий: длина 5–10 мкм, диаметр 2–4 мкм. Число хлоропластов в клетках высших растений сильно варьируется – от пяти до 100 и более. Более разнообразные по форме, размеру и набору пигментов хлоропласты водорослей называют *хроматофорами*. Положение хлоропластов в цитоплазме зависит от степени освещенности – при прямом солнечном свете они перемещаются к боковым стенкам клетки и поворачиваются к источнику света ребром.

Хлоропласты содержат до 75 % воды, белки, липиды, нуклеиновые кислоты, ферменты. Они содержат зеленый пигмент *хлорофилл*, существующий в нескольких формах, а также *пигменты из группы каротиноидов: желтый ксантофилл и оранжевый каротин*. Каротиноиды хлоропластов, а также синие, красные и бурые пигменты хроматофоров водорослей называют вспомогательными ферментами, так как они могут передавать поглощенную световую энергию молекулам хлорофилла. Хлорофилл поглощает энергию сине-фиолетовой и красно-оранжевой части светового спектра, каротиноиды – сине-фиолетовой.

В процессе эволюции хлоропласты приобрели достаточно сложное строение (рис. 9). При их развитии из пропластид происходит образование большого числа хорошо выраженных выпячиваний (скла-

док) их внутренней мембраны, называемых *тилакоидами*. Система тилакоидов состоит из *гран* – стопок дисковидных тилакоидов и отдельных уплощенных канальцевидных тилакоидов стромы, связывающих граны между собой. Хлорофилл и каротиноиды находятся только в тилакоидах, входящих в состав гран.

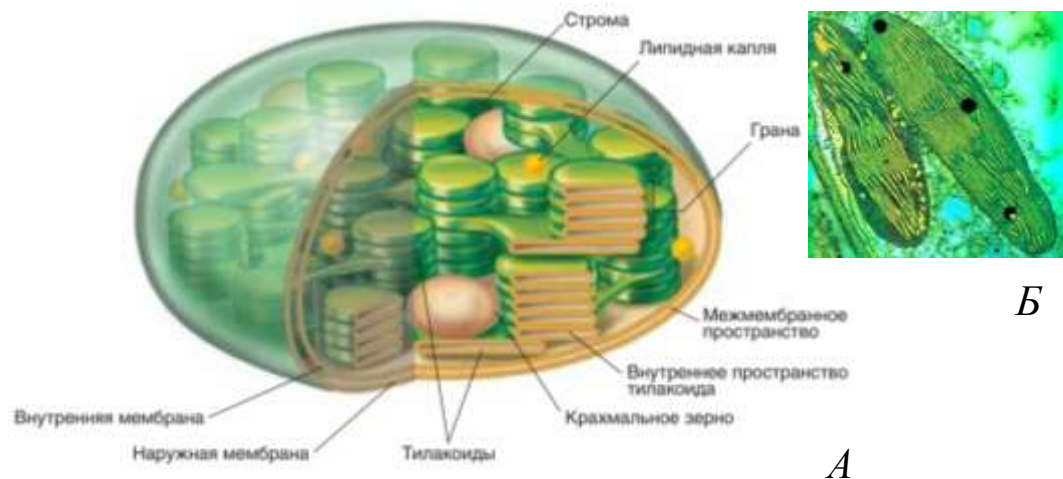


Рисунок 9 – Строение хлоропласта: трехмерная схема (А); микрофотография (Б)

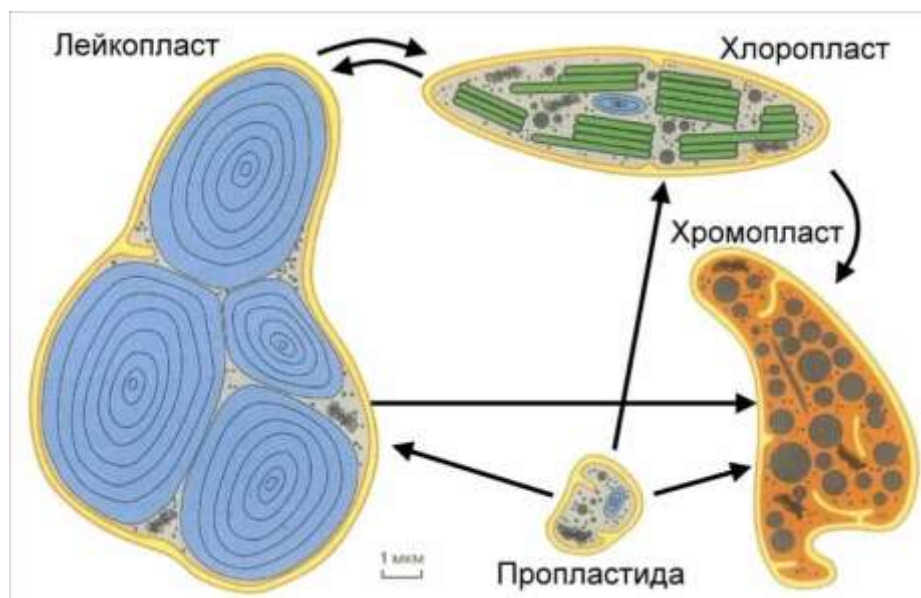
В *строме* (матриксе) хлоропластов имеется кольцевая ДНК и прокариотические рибосомы, т. е. они способны самостоятельно синтезировать свои белки, необходимые для роста тилакоидной системы. Кроме этого, в строме хлоропластов встречаются *пластоглобулы* – включения жиров, зерна первичного крахмала, белковые кристаллы.

Хлорофилл и каротиноиды хлоропласта поглощают энергию света, которая обеспечивает прохождение как светозависимых (*световая фаза фотосинтеза*), так и темновых (*темновая фаза фотосинтеза*) реакций. В световую фазу на мембранах тилакоидов гран осуществляется преобразование энергии света в химическую энергию макроэргических связей АТФ и восстановленного НАДФ Н. Проходит *фотолиз воды* – расщепление ее молекулы на водород и кислород. Водород присоединяется к универсальному переносчику энергии – НАДФ, восстанавливая его, а кислород выделяется в атмосферу. Темновая фаза проходит в строме хлоропласта, где за счет энергии, накопленной в световую фазу в молекулах АТФ и НАДФ Н, происходит восстановление  $\text{CO}_2$  до глюкозы, а затем синтез крахмала. В процессе фотосинтеза могут образовываться жирные кислоты, аминокислоты, органические кислоты.

*Лейкопласты* – бесцветные пластиды сферической формы, в которых накапливаются запасные питательные вещества. По строению лейкопласты сходны с пропластидами, из которых они образуются. Тилакоиды, образованные внутренней мембраной, развиты очень слабо. Кроме ДНК и рибосом, в стромах лейкопластов содержатся ферменты, осуществляющие синтез и расщепление (гидролиз) запасных веществ, главным образом крахмала. В лейкопластах запасной крахмал синтезируется из водорастворимых углеводов, образовавшихся в хлоропластах в процессе фотосинтеза. Лейкопласты, в которых синтезируется и запасается крахмал, называют *амилопластами*, или *крахмальными зёрнами*, белки – *протеинопластами*, масла – *олеопластами*. Лейкопласты обычны в клетках запасяющих тканей клубней, корневищ, семян. Транспорт углеводов из клеток фотосинтезирующих органов в клетки запасяющих тканей обеспечивают проводящие ткани растения.

*Хромопласты* характерны для клеток лепестков, плодов, корнеплодов, осенних листьев. Это пластиды оранжево-красного и желтого цвета, образующиеся из лейкопластов и хлоропластов в результате накопления в их стромах *каротиноидов*. Накапливаясь в большом количестве, каротиноиды способны кристаллизоваться. Такие кристаллы разрывают двумембранную оболочку, и хромопласты принимают их форму: зубчатую, игловидную, пластинчатую, ромбическую и т. д. В хромопластах клеток осенних листьев образуются крупные пластоглобулы, в жирных маслах которых растворены каротиноиды. Значение хромопластов заключается в привлечении животных для опыления цветков и распространения плодов и семян.

Считается, в историческом развитии (филогенезе) исходным типом пластид были хлоропласты, из которых в связи с дифференциацией органов растений по функциям (их специализацией) произошли лейкопласты и хромопласты. В индивидуальном развитии пластид (онтогенезе) возможные взаимопревращения пластид выглядят иначе (рис. 10). Обычно хлоропласты превращаются в хромопласты при созревании плодов и осеннем пожелтении листьев. Изменение окраски осенних листьев с зеленой на желтую или оранжево-красную объясняется разрушением в хлоропластах хлорофилла под действием короткого дня и низких температур, в результате чего он перестает маскировать каротиноиды. Лейкопласты могут превращаться в хлоропласты (позеленение на свету клубней картофеля) и в хромопласты.



*Рисунок 10 – Взаимопревращения пластид в ходе онтогенеза растительной клетки*

Хлоропласты могут трансформироваться в лейкопласты при помещении растений в темноту. Трансформация пластид сопровождается изменениями их размеров и набора пигментов, перестройкой их внутренней структуры. Хромопласты – конечный этап развития пластид.

### 2.2.2. Ядро

**Ядро** – центральная органелла клетки, регулирующая все процессы ее жизнедеятельности. В ядре находится и воспроизводится наследственная информация, зашифрованная в хромосомах и определяющая все признаки не только клетки, но и всего организма в целом. Ядро контролирует работу всех органелл клетки, определяет интенсивность и направление проходящего в ней обмена веществ. Вся жизнь клетки зависит от состава и количества ферментов. Так как все ферменты – белки, то передача наследственных признаков и свойств от клетки к клетке заключается в передаче сведений именно о тех белках, которые клетке придется синтезировать в ее жизни. Среди органелл клетки полуавтономны лишь митохондрии и пластиды, способные выполнять часть своих функций независимо от ядра. При удалении ядра клетка погибает.

Обычно в клетке находится только одно, окруженное цитоплазмой, ядро. Размер его зависит от типа клетки, вида растения и варьируется в пределах 10–25 мкм. Наиболее крупные ядра у делящихся

клеток образовательных тканей. Ядро, как и цитоплазма, представляет собой коллоидную систему, но более вязкой консистенции. По химическому составу оно значительно отличается от других органелл клетки очень высоким (15–30 %) содержанием ДНК. Ядро содержит 99 % ДНК клетки. В нем находятся также рибонуклеиновые кислоты. Рибосомальная РНК (рРНК) входит в состав ядрышка и образующихся в ядре субъединиц рибосом. Информационная РНК (иРНК) несет информацию о строении молекул белков клетки. Функция также синтезируемой в ядре транспортной РНК (тРНК) – доставка аминокислот, необходимых для синтеза молекулы белка. В ядре много белков, с которыми ДНК образует соединения – *дезоксирибонуклеопротеиды*.

Строение ядра одинаково у всех ядерных организмов. Оно состоит из ядерной оболочки, ядерного сока (кариолимфы, или нуклеоплазмы), ядрышка и хроматина (рис. 11).

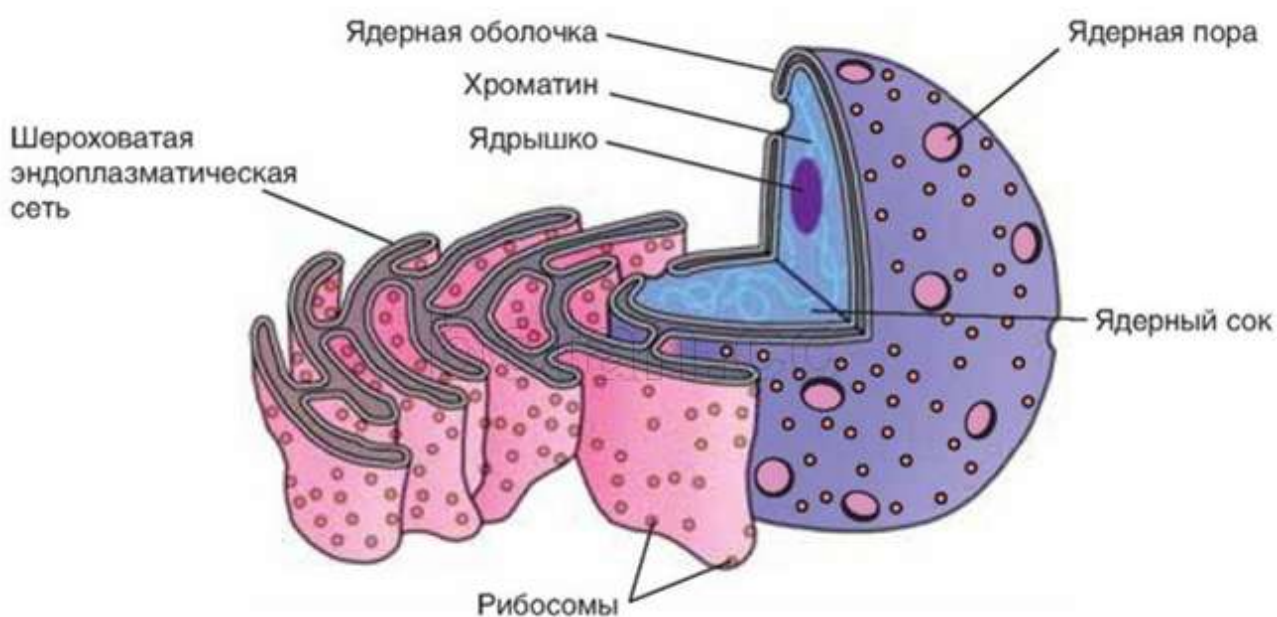


Рисунок 11 – Схема строения ядра

**Ядерная оболочка** состоит из двух мембран, между которыми находится перинуклеарное пространство, заполненное матриксом. Внешняя мембрана ядерной оболочки, к которой часто прикрепляются рибосомы, соединена с канальцами ЭР, благодаря чему ядро оказывается связанным не только с цитоплазмой, но и с другими клетками. Ядерная оболочка не сплошная, а прерывистая – в ней есть ядерные поры. Эти поры могут открываться и закрываться, регулируя связь между ядром и цитоплазмой (кариолимфой и гиалоплазмой).

Число открытых пор зависит от интенсивности процессов синтеза, происходящих в клетке.

**Ядерный сок (кариолимфа, нуклеоплазма)** – активный компонент ядра, в котором осуществляется деятельность остальных компонентов ядра. Это прозрачный коллоидный раствор, содержащий ферменты, необходимые для синтеза всех трех видов РНК, а также для образования субъединиц рибосом.

**Хромосомно-ядрышковый комплекс.** Важнейшая часть ядра – **хроматин**, который представляет собой молекулы ДНК, заключенные в белковые футляры. Скручивание этих структур (дезоксирибонуклеопротеидов) в спираль позволяет размещаться в ядре очень длинным (до 2 см) молекулам ДНК. **Хроматин** представляет собой деспирализованные и гидратированные хромосомы, сохраняющие свою индивидуальность. Таким образом, хроматин – это особая форма существования хромосом, их функционально активная форма. Хромосомы можно наблюдать в клетке лишь во время ее деления, когда происходит спирализация нитей (фибрилл) хроматина, в результате чего хромосомы утолщаются, укорачиваются и становятся хорошо заметными (рис. 12).

Перед делением клетки (в конце интерфазы) каждая хромосома состоит из двух половинок – **хроматид**. У хромосомы есть суженная часть – **первичная перетяжка**, которая делит ее на два плеча. Если перетяжка находится посередине, хромосому называют равноплечей, если она смещена в сторону – разноплечей. У некоторых хромосом на одном из плеч выражена **вторичная перетяжка**, отделяющая небольшой ее участок – **спутник**. Такие хромосомы называют **спутничными**.

Совокупность всех хромосом ядра называют **хромосомным набором**. Хромосомный набор может быть гаплоидным – одинарным ( $n$ ), когда в ядре находится только по одной хромосоме определенного размера, формы, состава ДНК, диплоидным (двойным) – когда таких хромосом по две ( $2n$ ), триплоидным – по три ( $3n$ ) и т. д. Организмы с триплоидным и более высоким набором хромосом называют полиплоидными. Хромосомный набор постоянен для каждого вида организмов. В клетках тела растений (соматических клетках) он чаще бывает диплоидным ( $2n$ ), а в половых клетках (гаметах) – гаплоидным ( $n$ ). Например, в половых клетках пшеницы по 14 хромосом, а соматических – 28; у земляники лесной в гаметах по семь хромосом, а в клетках тела – по 14. Парные хромосомы называют гомологичными

хромосомами. Совокупность всех признаков хромосомного набора (число, форма и размер хромосом), типичную для вида, называют *кариотипом*.

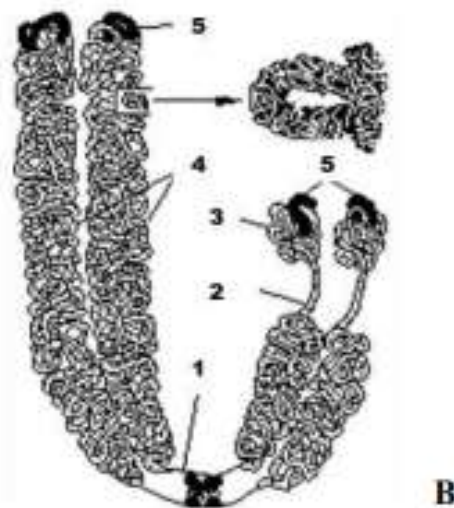
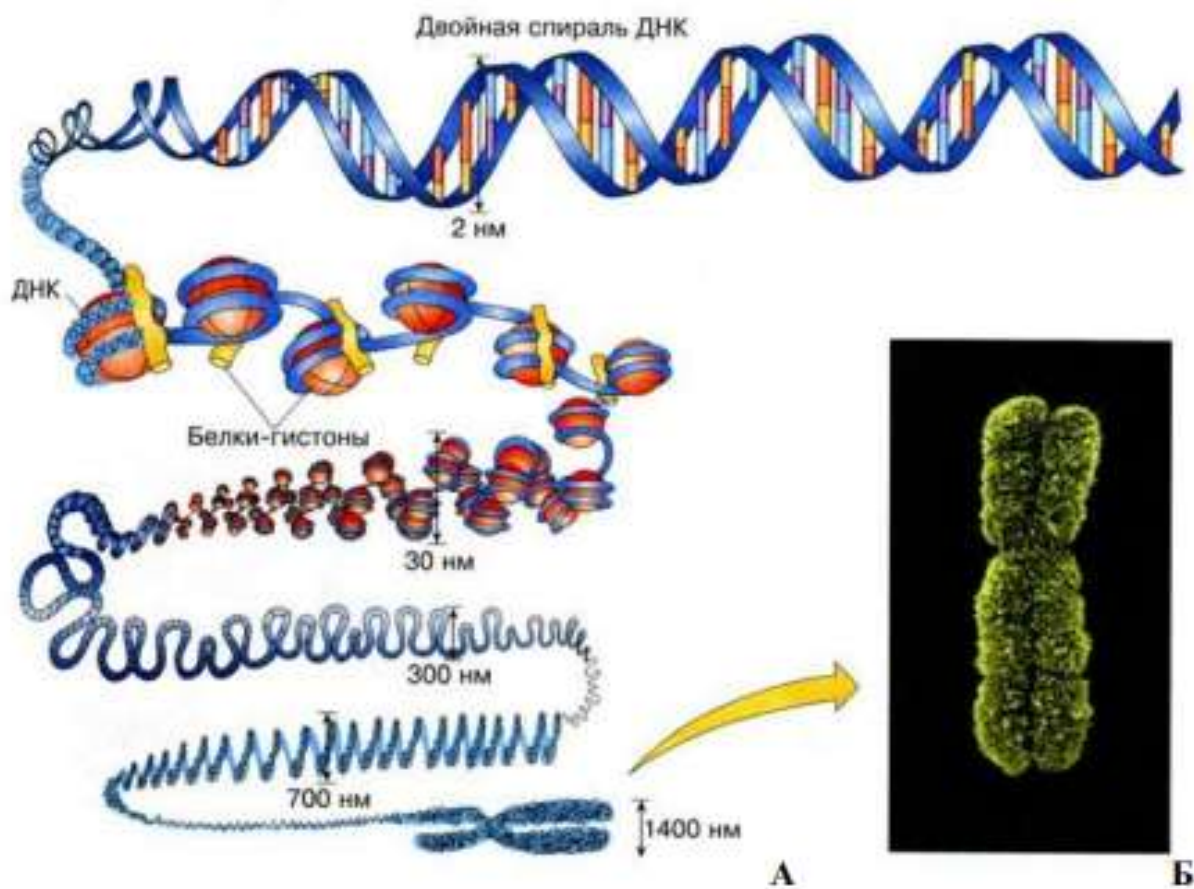


Рисунок 12 – Строение хромосомы:  
 схема упаковки ДНК в хромосомах (А); электронная микрофотография (Б);  
 схема строения хромосомы (В); 1 – центромера; 2 – вторичная перетяжка;  
 3 – спутник; 4 – хроматиды; 5 – теломеры

**Ядрышко** – плотное сферическое тельце, обычно образующееся в области вторичной перетяжки спутничных хромосом. В ядре содержится от одного до нескольких ядрышек диаметром 1–3 мкм. Размеры ядрышек зависят от интенсивности процесса биосинтеза белков. Главная функция ядрышка – синтез рРНК. Соединяясь с белками, поступающими из гиалоплазмы, рРНК образует субъединицы рибосом, которые через поры в ядерной оболочке перемещаются в цитоплазму, где из них на молекулах иРНК происходит самосборка рибосом.

Таким образом, ядрышки играют немаловажную роль в биосинтезе белков клетки. При делении клетки, когда хроматин трансформируется в хромосомы, ядрышки распадаются, а после окончания деления формируются вновь.

### 2.3. Производные протопласта

Производными протопласта называют совокупность всех продуктов его жизнедеятельности. Основная их часть сосредоточена в цитоплазме. Лишь некоторые, например клеточная стенка, откладываются за ее пределами. Продукты жизнедеятельности протопласта представлены:

- 1) *физиологически активными веществами (белками, ферментами, фитогормонами, витаминами и т. д.);*
- 2) *продуктами обмена веществ – клеточными включениями (крахмальными зёрнами, кристаллами и др.) и веществами клеточного сока;*
- 3) *клеточной стенкой.*

#### 2.3.1. Физиологически активные вещества

Рост и развитие клетки, как и всего растения в целом, регулируются группой веществ, вырабатываемой протопластом. Эти вещества представлены ферментами, витаминами, фитогормонами, фитонцидами, которые могут находиться в протопласте или выделяться за его пределы. Важнейшая особенность всех этих веществ – способность сохранять свою активность за пределами клетки при ее разрушении, что позволяет широко использовать их в медицине и промышленном производстве.

**Ферменты (энзимы)** представляют собой специфические белки, присутствующие во всех органеллах и компонентах клетки. По сути,



это органические катализаторы белковой природы. Действие их избирательно – каждый фермент определяет ход лишь определенной реакции. Число ферментов в клетке может достигать 2 тыс.

**Фитогормоны** – вещества, регулирующие физиологические процессы в клетке – ее рост,хождение фаз развития, деление. Образуются фитогормоны в активно растущих клетках образовательных тканей, располагающихся на верхушках побега и корня. Поступая в другие части растения, они регулируют происходящие в них физиологические процессы, причем биологически активны они в весьма малых количествах. Фитогормонами регулируются важные стороны развития как отдельных органов, так и всего растения. Выделяют несколько групп фитогормонов: *ауксины, гиббереллины, цитокинины* и др.

*Ауксины* ускоряют ростовые процессы и вызывают увеличение размеров клеток, побегов, корней. В агропроизводстве их обычно применяют для стимуляции корнеобразования у черенков, при клональном микроразмножении растений.

*Гиббереллины* – тоже гормоны роста. Они стимулируют рост клеток, тканей, органов, цветение у длиннодневных растений, ускоряют прорастание пыльцы, прерывают естественный покой семян, клубней, луковиц.

*Цитокинины* ускоряют деление клеток, стимулируют развитие побегов из пазушных почек, устраняя действие апикального доминирования, продлевают жизнь срезанных побегов.

*Этилен* ускоряет созревание плодов и старение листьев. *Абсцизовая кислота* задерживает развитие боковых побегов и пазушных почек.

**Витамины** – коферменты, обеспечивающие контакт фермента и вещества, на который он воздействует. Витамины – органические вещества различной химической природы; они участвуют во всех биохимических и физиологических процессах, происходящих в клетке. Потребность в витаминах испытывают клетки всех живых организмов, но лишь растения способны их самостоятельно синтезировать. В организм человека большинство важнейших витаминов поступает именно с растительной пищей. Известные на сегодняшний день витамины (около 40) принято обозначать буквами латинского алфавита: А, В, С и т. д. Витамины делятся на две группы: растворимые в воде (В, С, РР и др.) и растворимые в жирах (А, D, Е). Первые из них накапливаются в клеточном соке, вторые – в цитоплазме.

Витамины группы В содержатся в зародыше семян и проростках, наиболее высокой концентрацией витамина С отличаются плоды шиповника, черной смородины, лимона, витамина Е много в томатах и плодах цитрусовых, а витамина К – в корнеплодах моркови, листьях крапивы.

**Фитонциды** вырабатываются клетками высших растений в целях самозащиты. Обладая бактерицидными свойствами, они предохраняют растения от поражения бактериальными и грибными заболеваниями. Могут даже задерживать рост растений-конкурентов и растений-паразитов. Фитонциды выделяются в виде летучих веществ или в виде растворов. Много фитонцидов производят лук, чеснок, хрен, черемуха, лимон и др.

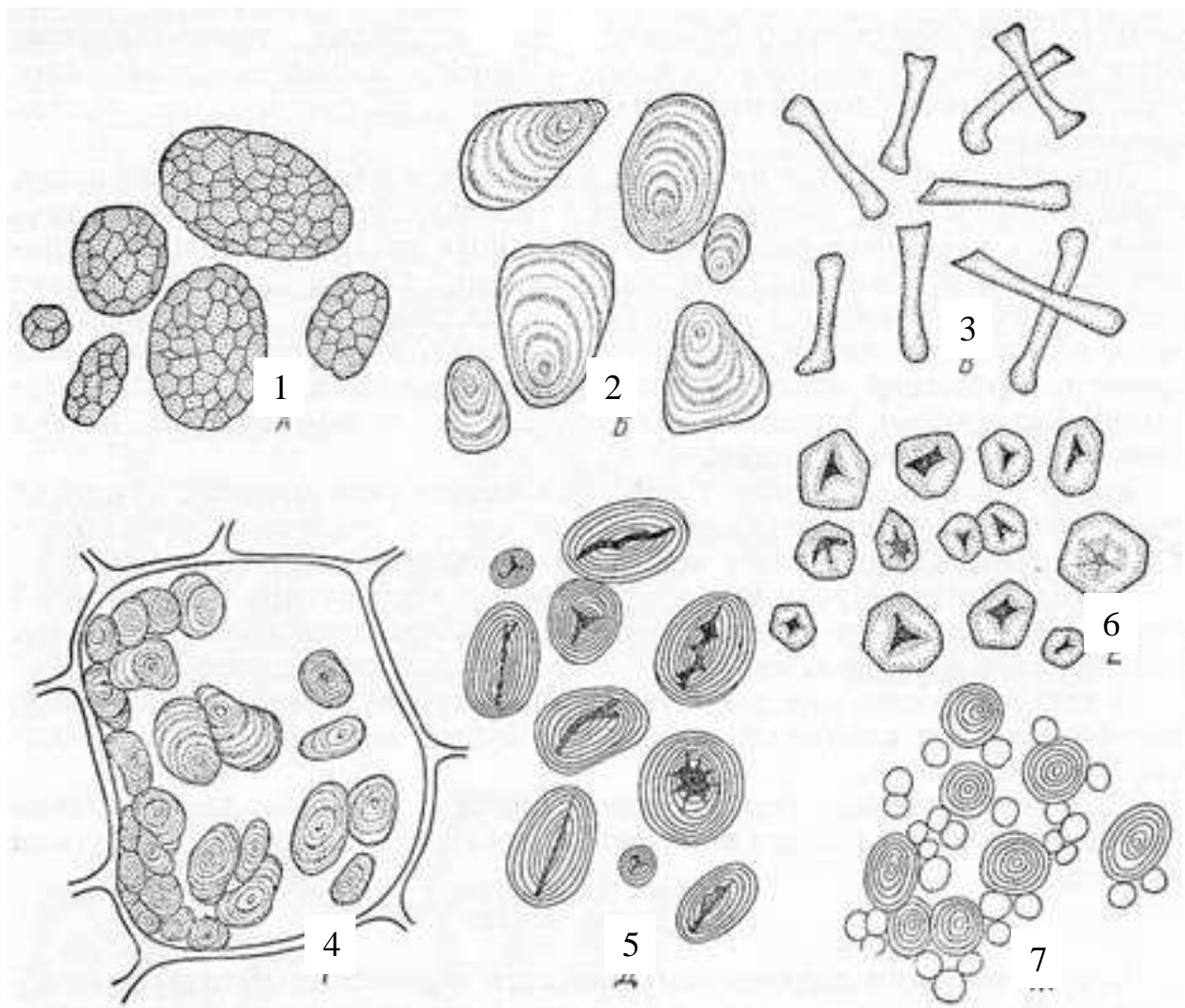
### 2.3.2. Клеточные включения

У растений, в отличие от животных, нет специализированных органов выделения. Поэтому каждой клетке растительного организма приходится хранить в себе (в гиалоплазме, органеллах, вакуоли и даже клеточной стенке) все продукты обмена веществ: как временно выведенные из обмена (запасные вещества), так и конечные его продукты (ненужные «отбросы»). Избыточное накопление таких веществ сопровождается их отложением в аморфном виде или в виде кристаллов – клеточных включений. Запасные питательные вещества – продукты первичного обмена, все остальные – вторичного.

**Запасные питательные вещества** откладываются в клетке в виде крахмальных и белковых (алеуроновых) зерен, капель жира. Как правило, они накапливаются в клетках запасяющих тканей плодов, семян, корневищ, побеговых и корневых клубней, луковиц, клубне-луковиц.

Основное запасное вещество растений – *крахмал*. Он запасается во всех органах растений. Легко расщепляясь до растворимых в воде сахаров, которые в виде раствора могут перемещаться по всему растению, крахмал широко используется растением для синтеза других органических веществ и как источник энергии. Различают *ассимиляционный (первичный)* и *запасной (вторичный)* крахмал. Первичный крахмал синтезируется в хлоропластах из молекул глюкозы, запасной – откладывается в лейкопластах (амилопластах). Крахмал, гидролизуемый до сахаров и в их виде перемещающийся по растению, называют *транзиторным*.

Заполненные вторичным крахмалом лейкопласты называют *амилопластами*, или *крахмальными зернами* (рис. 13). Выделяют три типа крахмальных зерен: *простые*, *полусложные* и *сложные*.



*Рисунок 13 – Крахмальные зерна:  
1 – овса; 2 – картофеля; 3 – молочая; 4 – герани; 5 – фасоли; 6 – кукурузы;  
7 – пшеницы*

В простых зернах – один центр крахмалообразования, вокруг которого откладываются слои крахмала. В полусложных зернах несколько центров, вокруг каждого из которых образуются сначала индивидуальные слои крахмала, а позднее – общие. В сложных зернах каждый центр имеет только свои слои крахмала – общих нет.

Простые крахмальные зерна типичны для кукурузы, пшеницы, ржи; сложные – для гречихи, овса, риса. В клетках запасяющей ткани клубня картофеля можно встретить все три типа крахмальных зерен. Размер, форма и тип крахмальных зерен специфичны для каждого

вида растения. Проведя анализ муки, состоящей в основном из крахмала, можно по виду крахмальных зерен определить, из какого растения она получена и есть ли в ней примеси муки иного происхождения. Наблюдаемая в микроскоп слоистость крахмальных зерен объясняется различным содержанием воды в слоях: в темных ее меньше, в светлых – больше. Это связано с неравномерностью поступления крахмала в течение суток, определяющейся в свою очередь интенсивностью проходящего в листьях фотосинтеза.

Особенно большое значение в жизни человека играет крахмал, содержащийся в зерновках злаков (кукуруза, пшеница, рис, рожь), запасующих тканях клубней картофеля и батата, плодов банана.

*Жиры (липиды)* – второй по значимости для растений тип запасующих веществ. Будучи вдвое калорийнее белков и углеводов, они представляют наиболее энергетически эффективную (выгодную) группу органических веществ и преобладают в клетках запасующих тканей относительно мелких органов растения – семян, реже – плодов. Жиры как основное запасное вещество содержатся в семенах растений подавляющего числа видов (около 90 %) покрытосеменных растений. Например, семена арахиса могут содержать более 40 % масел от массы сухого вещества, подсолнечника – более 50 %, клецвины – более 60 %. В плодах маслины доля масла может достигать 50 %.

Жиры откладываются в цитоплазме, как правило, в виде липидных капель, которые иногда рассматривают как одномембранные органеллы и называют в этом случае сферосомами. Могут они откладываться и в лейкопластах (олеопластах). Во время прорастания семян жиры гидролизуются с образованием растворимых углеводов, необходимых для развития проростка.

Из семян получают основную массу растительных масел, многие из которых используются как пищевые: подсолнечное, кукурузное, льняное, горчичное, конопляное. Особо высоко ценится масло, извлекаемое из плодов маслины, – оливковое масло.

*Запасные белки (протеины)* обычно встречаются в виде алейроновых зерен (белковых телец). Алейроновые зерна имеют разную форму и размеры (от 0,2 до 20 мкм) и представляют собой многочисленные мелкие высохшие вакуоли, заполненные белками, находящимися в аморфной и кристаллической формах. Алейроновые зерна бывают *простыми* и *сложными*. Простые алейроновые зерна содержат только аморфный белок и типичны для бобовых растений, гречихи,

кукурузы, риса. Сложные алейроновые зерна содержат аморфный белок альбумин, в который погружены кристаллоиды белка *глобулина* и *глобуиды фитина* – вещества, содержащего важные для растения ионы фосфора, калия, магния и кальция. Такие алейроновые зерна образуются в клетках запасующих тканей семян льна, тыквы, подсолнечника.

При прорастании семян алейроновые зерна, находящиеся в клетках их запасующих тканей, набухают, и белки с фитином расщепляются на более простые вещества, необходимые для формирования проростка.

**Продукты вторичного обмена.** Часть конечных продуктов обмена веществ может накапливаться в специализированных клетках или в особых вместилищах. Среди них наиболее распространены эфирные масла, смолы, оксалат кальция и др.

*Эфирные масла* представляют собой смесь органических безазотистых летучих соединений (терпенов и их производных – альдегидов, кетонов, спиртов и др.). Они содержатся в тканях цветков, листьев, семян, плодов, не участвуя в обмене веществ. Насчитывают около 3 тыс. видов растений, образующих эфирные масла. Многие из них используют в медицине, косметологии, парфюмерной промышленности. Особо высоко ценятся эфирные масла лаванды, розы, мяты, цитрусовых растений и др.

*Смолы* – комплексные соединения, накапливающиеся в виде капель в цитоплазме или клеточном соке. Они могут выделяться и за пределы клеток. Будучи непроницаемыми для воды и обладая антисептическими свойствами, смолы выполняют функции защиты растения, покрывая иногда поверхности его органов. Растительные смолы используют в промышленности и медицине. Особо ценится окаменевшая смола вымерших хвойных растений – янтарь.

Оксалат кальция кристаллизуется в клеточном соке (рис. 14). В отличие от кристаллов органических веществ он уже не включается в обмен веществ, а является его конечным продуктом. Образую оксалат кальция, растение выводит из обменных процессов излишки кальция. Кристаллы оксалата кальция представлены: *одиночными многогранниками* (сухие чешуи луковицы лука), *рафидами* – пучками мелких игольчатых кристаллов (листья винограда), *друзами* – шаровидными структурами, образованными сросшимися кристаллами (корневище ревеня, клубень батата), *кристаллическим песком* (листья пасленовых).

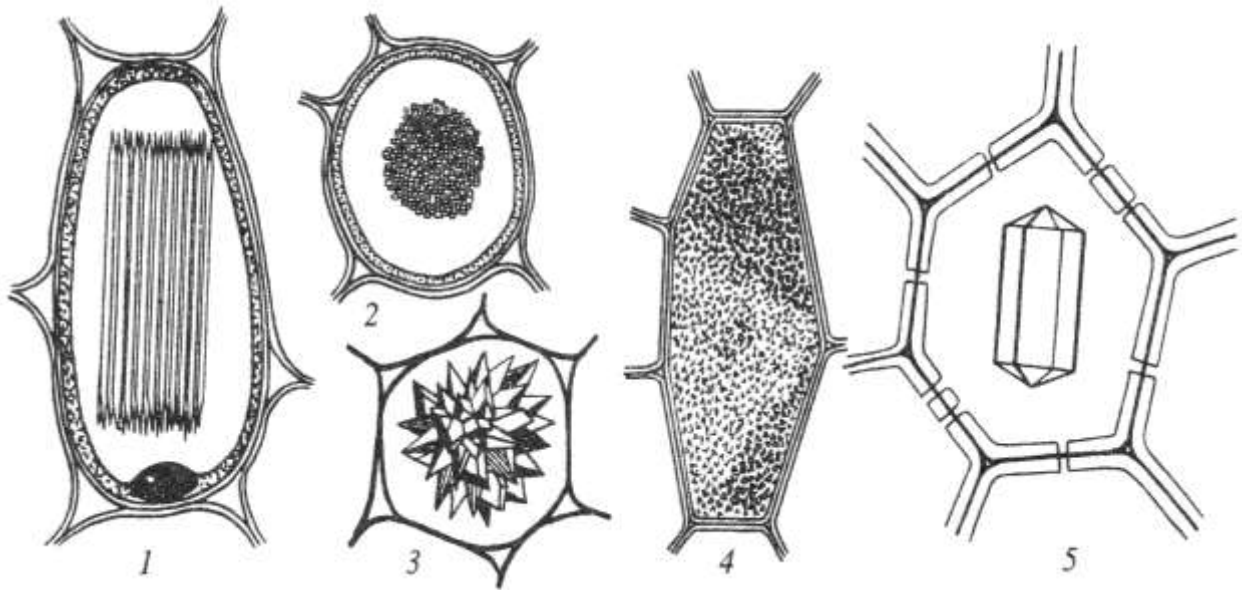


Рисунок 14 – Формы кристаллов оксалата кальция в клетках:  
 1, 2 – рафида (недотрога) (1 – вид сбоку, 2 – на поперечном срезе); 3 – друза (опунция); 4 – кристаллический песок; 5 – одиночный кристалл (ваниль)

В клетках растений можно встретить *цистолиты* – гроздевидные образования, возникающие на выступах клеточной стенки и представляющие собой кристаллы карбоната кальция (типичны для крапивных и тутовых).

### 2.3.3. Клеточный сок и вакуоли

**Клеточный сок** – водный раствор различных веществ. В основном это продукты жизнедеятельности протопласта, появляющиеся и исчезающие на разных этапах жизни клетки. Химический состав и концентрация клеточного сока зависят от вида растения и типа ткани, к которой относится клетка. Обычно клеточный сок имеет кислую реакцию. В его состав входят *водорастворимые* органические и неорганические вещества (табл. 1). В клеточном соке широко представлены запасные питательные вещества: простые белки и водорастворимые углеводы; вещества, обеспечивающие защиту клетки и ее контакты с другими организмами: алкалоиды, гликозиды, пигменты; осмотически активные соединения: соли неорганических и органических кислот. Здесь же изолируются ненужные протопласту конечные продукты обмена веществ.

Таблица 1 – Вещества клеточного сока

Вещество	Растение
1	2
1. Органические вещества	
<i>Азотсодержащие</i>	
<i>Белки</i> (простые – протеины)	Семена сои, гороха, фасоли, пшеницы, клубни картофеля
<i>Аминокислоты</i>	Почки древесных растений
<i>Алкалоиды:</i> анабазин (инсектицид) атропин кокаин кофеин морфин никотин хинин эрготин	Анабазис безлистный Белладонна, дурман, скополия Плоды и листья коки Семена какао, кофе, листья чая Млечный сок мака снотворного Листья табака Кора хинного дерева (цинхоны) Склероции (рожки) гриба спорыньи
<i>Гликоалкалоиды</i> соланин	Ягоды, листья, позеленевшие клубни картофеля
<i>Безазотистые вещества</i>	
<i>Углеводы</i> моносахариды (глюкоза и фруктоза) дисахариды (сахароза) полисахариды (инулин) пектины	Плоды арбуза, винограда, груши, земляники, яблони и др. Корнеплоды свеклы, стебли сахарного тростника и др. Клубни георгины, стахиса, топинамбура, корнеплоды цикория и др. Плоды груши, смородины, яблони, стебли кактусов и др.
<i>Гликозиды</i> амигдалин дигиталин кумарин сапонин синигрин	Семена абрикоса, вишни, миндаля Побеги наперстянки Побеги донника, душистого колоска Плоды мыльнянки Семена горчицы, корни хрена и др.
<i>Пигменты</i> флавоноиды (антохлор, антофеин) антоцианы бетаин	Желтые цветки георгины, льнянки Плоды вишни, сливы, смородины, черники, цветки василька, клевера, шиповника Корнеплод столовой свеклы

1	2
<i>Дубильные вещества</i> (катехины, танины)	Корка дуба, ольхи, листья бадана, чая, шалфея, плоды хурмы
<i>Органические кислоты</i> бензойная лимонная салициловая яблочная	Плоды брусники, клюквы Плоды лимона, земляники и др. Плоды и побеги малины, побеги ивы Плоды барбариса, малины, яблони
<i>Соли органических кислот</i> оксалат кальция оксалат натрия	Листья винограда, чешуи луковицы лука Побеги солероса, солянки
<b>2. Неорганические вещества</b>	
Карбонат кальция	Побеги арбуза, огурца, тыквы
Нитраты калия, натрия (селитры)	Побеги гороха, лебеды, крапивы и др.
Фосфаты калия, натрия, кальция	Растущие органы растений, листья лука, клубни георгины и др.
Йод, бром	Таллом бурых и красных водорослей

Среди веществ, входящих в состав клеточного сока, больше всего водорастворимых углеводов. Особое значение имеют *сахара*: *глюкоза*, *фруктоза*, *сахароза*. Они служат основными источниками энергии в клетке и представляют собой типичные запасные вещества. В вакуолях клеток запасующих тканей клубней топинамбура (подсолнечника клубненосного) и стахиса Зибольда накапливается много водорастворимого полисахарида *инулина*, что, значительно повышая концентрацию клеточного сока, предотвращает его замерзание в зимний период и позволяет клубням зимовать в почве.

Роль содержащихся в клеточном соке *гликозидов* (эфироподобных соединений моносахаридов со спиртами и другими веществами) не совсем ясна. Некоторые из них, безусловно, могут защищать растения от поедания животными своей токсичностью (амигдалин, дигиталин), горьким вкусом (синигрин) или неприятным резким запахом (кумарин). Относящиеся к гликозидам пигменты клеточного сока обеспечивают окраску цветков и плодов, способствуя соответственно их опылению и распространению. Наибольший интерес представляют пигменты антоцианы, способные изменять окраску в зависимости от реакции клеточного сока. В кислой среде она красная, в нейтральной – фиолетовая, в щелочной – синяя. Именно этими пигментами обычно обусловлена столь разнообразная окраска цветков (василек, ге-



рань, дельфиниум, мак, пион, шиповник) и плодов (виноград, вишня, слива, смородина). Красно-фиолетовый пигмент бетаин окрашивает листья и корнеплоды столовой свеклы.

Накапливающиеся в клеточном соке *дубильные вещества*, обладающие антисептическими свойствами, защищают растения от патогенных бактерий и грибов. Очень много дубильных веществ содержится в корке дуба и в листьях чая (до 20 %). Благодаря противовоспалительному и вяжущему действию их применяют при лечении ожогов, кожных болезней, воспалительных процессов в ротовой полости, горле, пищеварительной системе. Издавна дубильные вещества используются для дубления кож.

*Алкалоиды* (органические основания, содержащие азот) находятся в клеточном соке в виде солей органических кислот. Сильноядовитые и жгучие на вкус, они, очевидно, как и гликозиды, защищают растения от травоядных животных. Обладая высокой физиологической активностью, оказывают сильное воздействие на организм человека. Широко применяются в медицине как лекарства разного действия: болеутоляющего (кокаин, морфин), антималярийного (хинин), сосудорасширяющего (атропин) и др. Инсектицидными свойствами обладают анабазин и никотин.

**Вакуоли.** Клеточный сок накапливается в *вакуолях* – полостях, образуемых цистернами ЭР. В образовании вакуолей принимает участие и аппарат Гольджи, в диктиосомах которого изолируются продукты вторичного обмена. С помощью пузырьков Гольджи они доставляются к вакуоли, где содержимое пузырька пополняет состав клеточного сока, а мембрана пузырька обеспечивает поверхностный рост мембраны вакуоли – *тонопласта*. В процессе жизнедеятельности клетки многочисленные мелкие вакуоли сливаются между собой, образуя одну большую центральную вакуоль. В зрелой клетке она занимает до 70–90 % ее объема (протопласт располагается в такой клетке постенно).

**Вакуоль** – не только место хранения разнообразных веществ. Она играет важную роль в поддержании клетки в состоянии *тургора* и регуляции водно-солевого обмена. При достаточной оводненности клетки вода поступает в вакуоль путем *диффузии* – движением молекул из области их высокой в область их низкой концентрации, т. е. *по градиенту концентрации*. При выравнивании концентрации движение молекул останавливается. Диффузию воды через мембрану по градиенту концентрации называют *осмосом* (рис. 15). В результате

осмоса молекулы воды перемещаются из раствора с низкой концентрацией растворенных веществ (*гипотонического*) в раствор с более высокой их концентрацией (*гипертонический*) до тех пор, пока концентрации растворов не сравняются (они станут *изотоническими*).

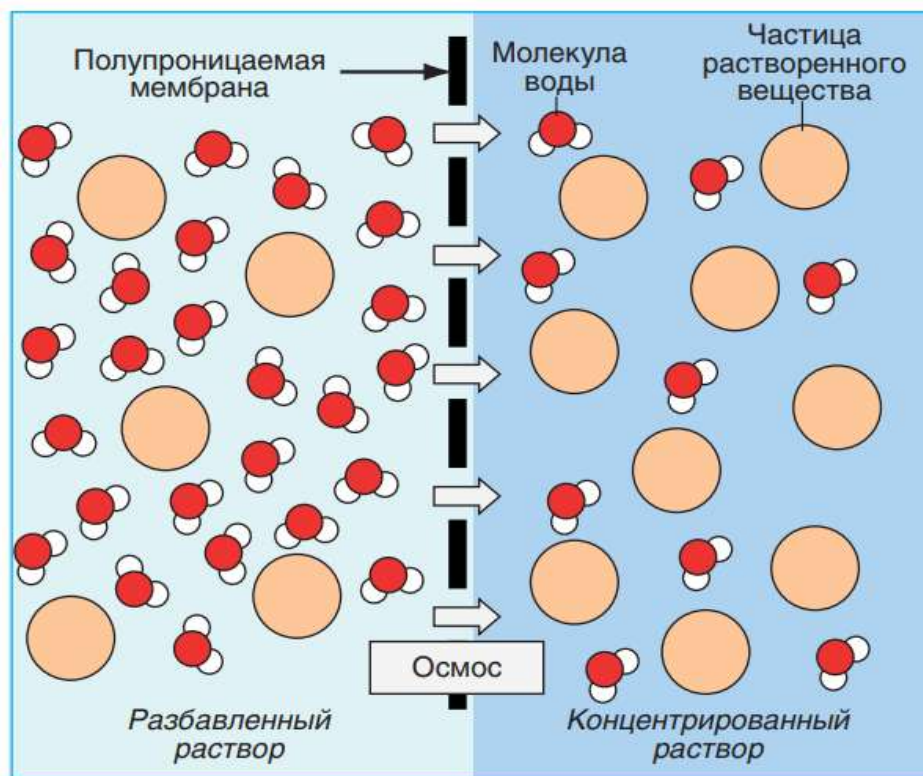


Рисунок 15 – Осмос: схема процесса

Ведущую роль в осуществлении осмоса в растительной клетке играет вакуоль. Если концентрация клеточного сока выше, чем у гиалоплазмы, то вода из нее будет поступать в вакуоль. Увеличиваясь при этом в размерах, вакуоль начинает давить на протопласт, прижимая его к клеточной стенке и тем самым создавая так называемое *тургорное давление*. Достаточно упругая клеточная стенка оказывает в этом случае обратное давление на протопласт – *тургорное натяжение*. Оно увеличивается по мере поступления воды в клетку. Поступление воды в клетку лимитируется растяжимостью эластичной клеточной стенки – при достижении ее предела вода перестает поступать в клетку. Напряженное состояние клеточной стенки, создаваемое внутриклеточной жидкостью, называется *тургором*. Клетка в состоянии тургора имеет наибольший объем, наименьшую концентрацию клеточного сока и максимальное тургорное натяжение.

Состояние тургора – нормальное физиологическое состояние клетки. Оно играет огромную роль в жизни растения. Благодаря тур-

гору органы растения поддерживают свою форму и сохраняют нужное положение в пространстве, противостоя различным механическим воздействиям. При помещении клетки, находящейся в состоянии тургора, в раствор с более высокой концентрацией, чем концентрация ее клеточного сока (с более высоким осмотическим давлением), вода начнет быстро покидать клетку. Уменьшение объема вакуоли приводит к понижению ее давления на протопласт, а последнего – на клеточную стенку. Сокращение поверхности клеточной стенки приводит к уменьшению размера клетки. Когда размер клетки достигает минимума, а уменьшение объема протопласта из-за потери воды продолжается, то, сжимаясь, он может сначала локально – местами, а потом и полностью отделиться от клеточной стенки. Такое противоположное тургору состояние клетки называют *плазмолизом* (рис. 16). Если клетку в состоянии плазмолиза поместить в чистую воду, то она может вернуться в состояние тургора, т. е. произойдет *деплазмолиз*. В этом случае имеет место *обратимый плазмолиз*. Когда протопласт из-за потери воды полностью отделяется от клеточной стенки, клетку в состояние тургора вернуть уже невозможно – наступает *необратимый плазмолиз*, в результате которого протопласт погибает.

Последствия плазмолиза можно наблюдать при недостаточном поливе растений – листья их поникают и увядают. Об осмотических особенностях клеток следует помнить и при внесении удобрений. Высокая концентрация вносимых удобрений может так сильно повысить концентрацию почвенного раствора возле корневых волосков, что вода начнет покидать клетки корня, а не поступать в них.

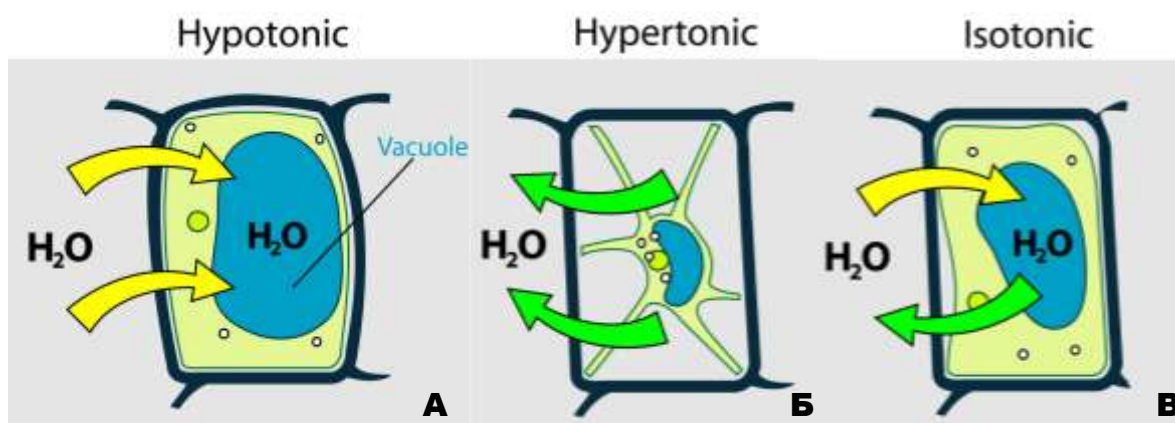


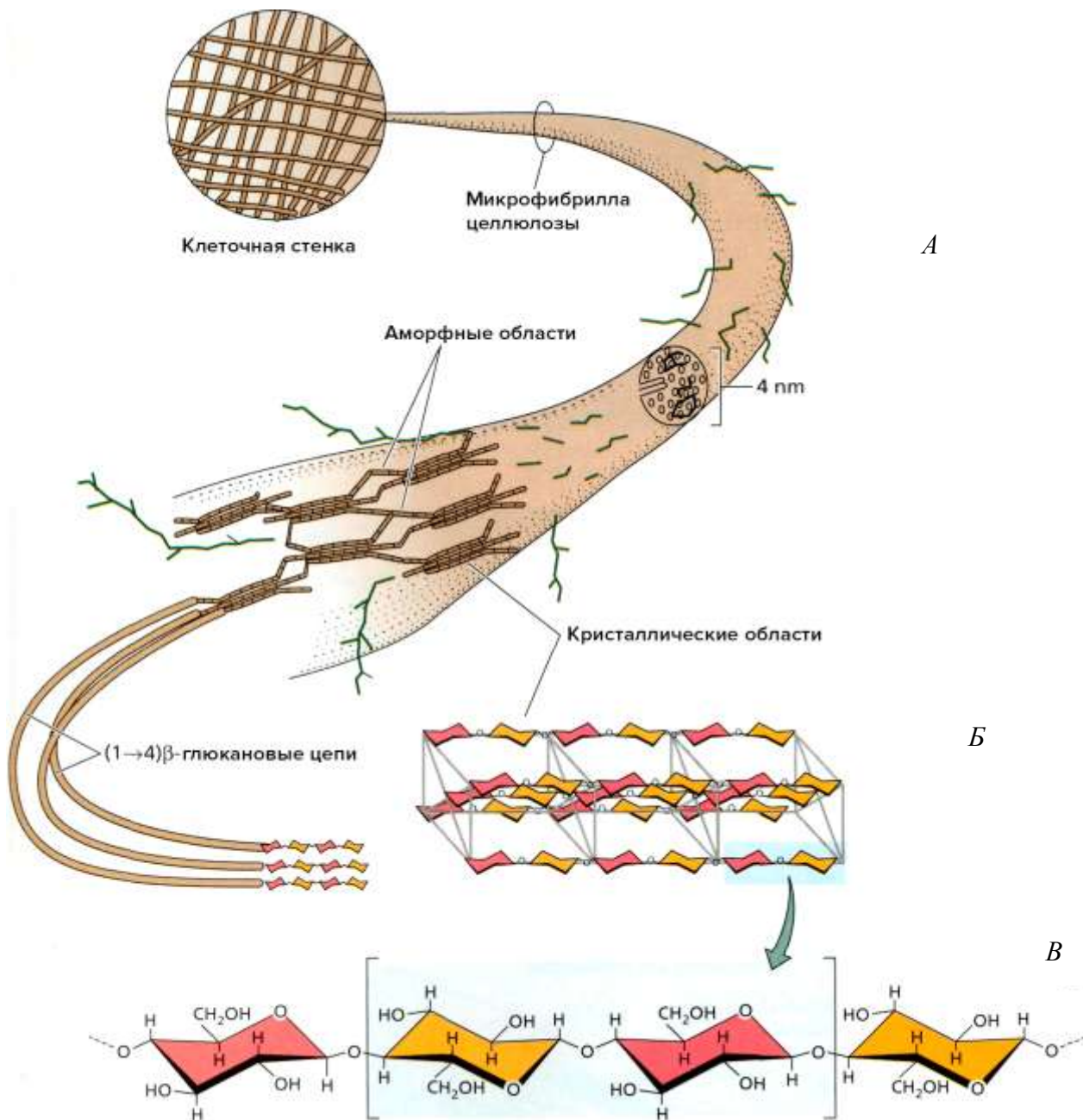
Рисунок 16 – Схема плазмолиза: клетка в состоянии тургора (А); полный плазмолиз (Б); деплазмолиз (В)

### 2.3.4. Клеточная стенка

Клеточная стенка является производным протопласта, т. е. образуется в процессе его жизнедеятельности. Она придает клетке определенную форму, защищает протопласт и, противостоя внутриклеточному давлению, предотвращает разрыв клетки. Выполняя функции внутреннего скелета растения, стенки клеток придают его органам необходимую механическую прочность.

Клеточные стенки хорошо пропускают солнечный свет, по ним легко перемещаются вода и растворенные в ней минеральные вещества. Между стенками соседних клеток находится *срединная пластинка* – пектиновая прослойка, которая, являясь, по сути, межклеточным веществом, скрепляет между собой стенки соседних клеток. В тех местах, где клеточные стенки соседних клеток не смыкаются, образуются заполненные водой *межклетники*. Процесс разрушения межклеточного вещества, в результате которого стенки соседних клеток разъединяются, называется *мацерацией*. Естественную мацерацию можно наблюдать в перезревших плодах яблоки, рябины, дыни и др. Искусственную мацерацию проводят, например, при вымачивании стеблей льна для отделения из них лубяных волокон; происходит она и при термической обработке плодов.

В состав клеточной стенки входят полисахариды: *пектины, гемицеллюлоза и целлюлоза*. Очень длинные молекулы целлюлозы упорядоченно располагаются параллельно друг другу (по 40–60), образуя мицеллы. Мицеллы собраны в пучки – *микрофибриллы*, представляющие собой основную структурную единицу целлюлозы (рис. 17). Микрофибриллы в свою очередь объединены в *макрофибриллы* – очень тонкие волокна неопределенной длины. Макрофибриллы целлюлозы погружены в сильнообводненный *матрикс*, состоящий из пектинов, гемицеллюлоз и некоторых других веществ.



*Рисунок 17 – Структура клеточной стенки:*

- А – микрофибрилла целлюлозы, состоящая из целлюлозных цепочек;*
- Б – несколько цепочек целлюлозы, образующих кристаллическую область;*
- В – цепочка молекулы целлюлозы, состоящая из звеньев глюкозы*

Прочность клеточной стенке придают эластичные микрофибриллы целлюлозы, которые по прочности на разрыв близки к стали. Прочность и эластичность клеточной стенки лежат в основе ее способности обратимо растягиваться. Благодаря пектинам и гемицеллюлозе клеточная стенка высокопроницаема для воды – вода и растворенные в ней вещества легко передвигаются по ней от клетки к клетке.

Клеточная стенка прилегает снаружи к плазмалемме, которая активно участвует в ее росте. Молекулы пектинов, гемицеллюлозы, целлюлозы и других веществ синтезируются и накапливаются в цистернах диктиосом аппарата Гольджи. Пузырьки Гольджи доставляют их к периферии протопласта – к плазмалемме. В месте контакта пузырька и плазмалеммы последняя растворяется, и содержимое пузырька, оказываясь снаружи плазмалеммы, идет на строительство клеточной стенки. Мембрана пузырька не только восстанавливает целостность плазмалеммы, но и обеспечивает ее поверхностный рост. Рост клеточной стенки осуществляется за счет ферментативной деятельности плазмалеммы.

Стенки делящихся и растущих клеток называют *первичными*. Они содержат много воды (60-90 %), в их сухом веществе преобладают пектины и гемицеллюлоза – целлюлозы в нем не более 30 %. При делении клетки в телофазе митоза происходит разделение материнской клетки на две дочерние в результате формирования в ее экваториальной плоскости перегородки – *срединной пластинки*. С двух сторон от срединной пластинки каждая из двух дочерних клеток начинает создавать свою первичную клеточную стенку. Рост срединной пластинки и первичных стенок двух дочерних клеток идет в центробежном направлении – от центра материнской клетки к ее периферии. Срединная пластинка очень тонкая и состоит из пектина.

Образовавшаяся в результате деления новая клетка начинает расти, при этом объем ее может увеличиваться в 100 и более раз. Рост клетки идет в основном путем растяжения за счет поглощения воды и увеличения объема вакуолей. Возникающее внутреннее давление растягивает первичную стенку, в которую легко внедряются мицеллы целлюлозы, пектины и гемицеллюлоза. Способ роста клеточной стенки путем внедрения строительного материала между имеющимися структурами называется *интуссусцепцией*.

В первичной клеточной стенке изначально имеются более тонкие участки, где фибриллы целлюлозы располагаются более рыхло, – *первичные поровые поля*. Первичные поровые поля стенок двух соседних клеток обычно совпадают. Здесь из одной клетки в другую проходят каналцы эндоплазматического ретикулума – *плазмодесмы*. Пути, которыми плазмодесмы проходят из одной клетки в другую, называют *плазмодесменными каналцами*. Через эти каналцы соединяются между собой и гиалоплазмы соседних клеток. По плазмодесмам осуществляется межклеточный транспорт веществ (гормонов,

аминокислот, АТФ, сахаров и др.). Объединенные в единое целое при помощи плазмодесм протопласты клеток организма называют *симпластом*. Транспорт веществ по плазмодесмам называют *симпластическим*. Совокупность клеточных стенок, срединной пластинки и межклетников называют *апопластом*, по ним идет *апопластический транспорт веществ*.

После завершения роста клетки ее стенка может оставаться тонкой первичной (у клеток образовательных тканей) или начинать расти в толщину (у клеток постоянных тканей). Рост клеточной стенки в толщину называется *вторичным утолщением*. В результате его на внутреннюю поверхность первичной стенки откладывается вторичная стенка, которая растет путем *аппозиции* – наложения мицелл целлюлозы на уже имевшуюся стенку. При этом наиболее молодые слои вторичной клеточной стенки располагаются рядом с плазмалеммой. Вторичная клеточная стенка выполняет в основном опорные, механические функции. В ее составе значительно меньше воды, чем в первичной, а в сухом веществе преобладает целлюлоза (до 50 %). Например, во вторичных стенках одноклеточных волосков хлопчатника и лубяных волокон льна содержание целлюлозы может достигать 95 %.

Вторичное утолщение клеточной стенки происходит неравномерно. Участки вторичной клеточной стенки в местах расположения первичных поровых полей обычно остаются неутолщенными. Такие неутолщенные места клеточной стенки называют *порами*. Поры в стенках двух соседних клеток, как правило, совпадают, формируя *пару пор*. Поровый канал, образованный парой пор, перегорожен *замыкающей пленкой поры* – перегородкой, состоящей из срединной пластинки и двух первичных стенок соседних клеток. Замыкающая пленка поры пронизана многочисленными плазмодесменными каналцами, через которые проходят плазмодесмы.

Различают поры *простые* и *окаймленные* (рис. 18). У простых пор диаметр их участка порового канала одинаков по всей длине, т. е. он цилиндрический по форме. Простые поры типичны для паренхимных клеток. Окаймленные поры характерны для стенок клеток, проводящих воду с растворенными минеральными веществами, – трахеид и члеников сосудов. У таких пор их участок порового канала имеет форму воронки, которая широкой стороной прилегает к замыкающей пленке поры.

В клетках проводящих тканей хвойных замыкающая пленка поры проницаема для воды только по краям, так как ее центральная дисковидно утолщенная и одревесневающая часть – *торус* – воду не пропускает. Торус играет роль клапана. Если давление воды в соседних клетках неодинаково, замыкающая пленка отклоняется и торус перекрывает движение воды по поровому каналу.

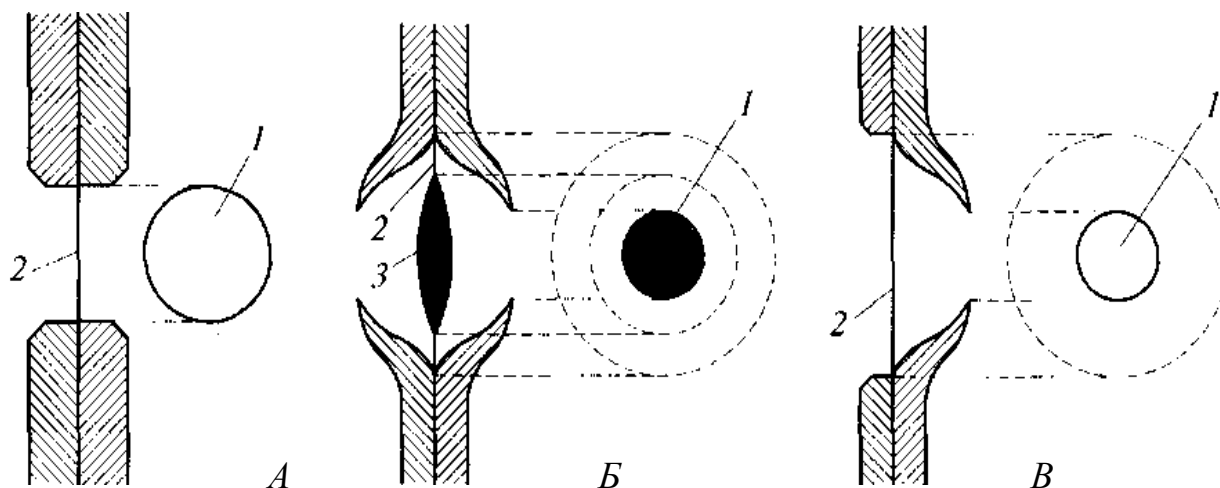


Рисунок 18 – Различные типы пор:  
 простые (А); окаймленные (Б); полуокаймленные (В);  
 1 – замыкающая пленка; 2 – поровый канал; 3 – торус

В стенках проводящих воду клеток, кроме пор, могут образовываться *перфорации* – сквозные отверстия (членики сосудов, водозапасающие клетки мха сфагнума).

**Видоизменения клеточной стенки.** В зависимости от выполняемых клеткой функций ее стенка может видоизменяться благодаря отложению в ней каких-либо веществ. Обычные ее видоизменения: одревеснение, опробковение, кутиназация, минерализация и ослизнение.

*Одревеснение клеточной стенки*, или *лигнификация*, происходит в результате отложения в межмицеллярные промежутки *лигнина* – вещества ароматической природы со сложным химическим строением. Прочность и твердость стенки при этом возрастают, но эластичность ее уменьшается. Одревесневшие стенки способны пропускать воду и воздух. При одревесневшей клеточной стенке протопласт клетки может оставаться живым, но обычно отмирает. У некоторых древесных растений в древесине накапливается до 30 % лигнина. Лигнин может накапливаться и в стенках клеток стареющих побегов трав, что значительно снижает их кормовую ценность и определяет



сроки заготовки сена. В процессе получения из древесины целлюлозной массы, необходимой для производства бумаги, проводят искусственное раздревеснение. Естественное раздревеснение клеточной стенки возможно, но встречается редко.

*Опробковение*, или *суберинизация*, – отложение в клеточную стенку стойкого жироподобного аморфного вещества суберина (гидрофобного полимера). Опробковевшие стенки клетки непроницаемы для газов и воды, что вызывает гибель протопласта. Клетки с опробковевшими стенками надежно защищают растения от потери воды, экстремальных температур, патогенных бактерий и грибов.

*Кутинизация* – отложение в стенках клеток кутина (вещества, близкого по химическому составу к суберину). Кутин обычно откладывается в поверхностных слоях наружных стенок клеток и на их поверхности. В виде пленки – кутикулы – он покрывает, например, поверхность клеток покровной ткани – эпидермы.

*Минерализация* стенки клетки происходит благодаря отложению в ней солей кальция и кремнезема. Эти вещества придают стенке твердость и хрупкость. Особенно хорошо выражен процесс минерализации в стенках клеток эпидермы побегов злаков, осок, хвощей. По этой причине побеги осок и злаков рекомендуется скашивать до их цветения – позднее из-за сильной минерализации они грубеют, что снижает качество сена.

*Ослизнение* – превращение целлюлозы и пектинов клеточной стенки в особые полисахариды – слизи и камеди, способные к сильному набуханию при соприкосновении с водой. Ослизнение стенки наблюдается у клеток кожуры семян, например у айвы, льна, огурца, подорожника. Клейкая слизь может способствовать распространению семян (подорожник); при прорастании семян слизь, поглощая и удерживая воду, защищает их от высыхания. В корневом чехлике слизи играют роль смазки, облегчающей прохождение корня между комочками почвы. Слизь и камеди могут образовываться в значительных количествах при растворении клеточных стенок вследствие их повреждения. У вишни и сливы часто наблюдается выделение камеди при поранении ветвей и стволов. Так называемый вишневый клей представляет собой застывающую в виде наплывов камедь, которая покрывает поверхность ран, морозобоин, предотвращая проникновение в них инфекции. Ослизнение такого характера называют *гуммозом* и считают явлением патологическим.

Так как вторичные клеточные стенки выполняют роль внутреннего скелета растения, придавая необходимую прочность его органам (что особенно актуально для наземных растений), часто они способны значительно утолщаться – локально или полностью – с целью придания большей прочности ткани, а значит, и органу растения. Утолщение стенки клетки происходит за счет отложения целлюлозы. Функции клеток часто выполняются исключительно их стенками, так как протопласты клеток отмирают. Это касается клеток пробки, трахеид, члеников сосудов, волокон механической ткани. Древесина, занимающая большую часть огромных стволов деревьев, состоит, например, в основном из одревесневших стенок клеток, протопласты которых давно отмерли.

Клеточные стенки играют большую роль в нашей жизни. Из них получают текстильное сырье (волоски семян хлопчатника, волокна льна и др.) и сырье для получения канатов и веревок (волокна конопли, канатника, сизаля и др.). Целлюлоза, извлекаемая из клеточных стенок, идет на изготовление бумаги (древесина ели, осины), ацетатного шелка, вискозы, пластмасс, целлофана и многого другого. Ткань, состоящая из мертвых клеток с опробковевшими стенками, – пробка издавна используется как ценный водо- и воздухонепроницаемый теплоизоляционный материал и находит все более широкое применение в современном строительстве.

## 2.4. Деление растительной клетки

Ядро клетки не образуется из каких-либо других органелл и не возникает непосредственно в цитоплазме. Возникновение новых ядер всегда связано с делением уже существующих. Это достигается с помощью сложных процессов деления ядра – *митоза* и *мейоза*.

**Митоз** – это такое деление клеточного ядра, при котором образуются два дочерних ядра с наборами хромосом, идентичными наборам родительской клетки. Митоз приводит к увеличению числа клеток, обеспечивая процессы роста и регенерации. Последовательность событий, происходящих между образованием данной клетки и ее делением на дочерние клетки, называется *клеточным циклом*. Он включает в себя *интерфазу*, во время которой осуществляются процессы интенсивного синтеза веществ и *репликация* (удвоение) ДНК и собственно *митоз*. Интерфазу можно разделить на три периода (рис. 19):  $G_1$  – период общего роста и деления органелл;  $S$  – период удвоения

ДНК;  $G_2$  – период подготовки к делению (формирование веретена деления и других структур).

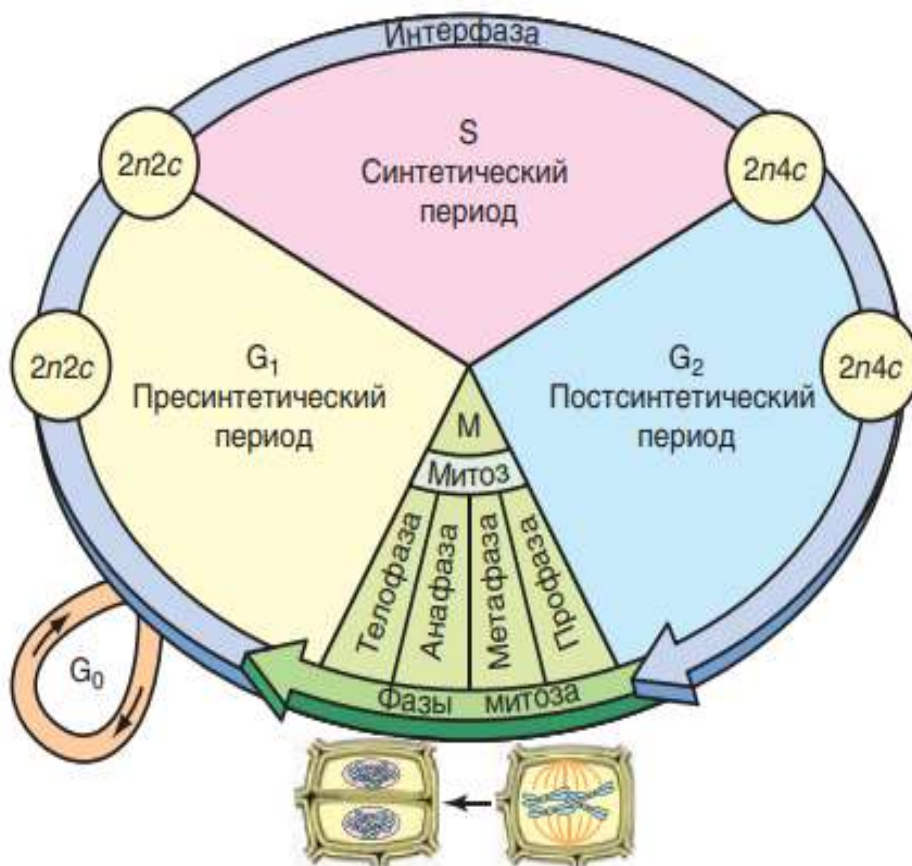


Рисунок 19 – Периоды клеточного цикла ( $2n$  – диплоидный набор хромосом;  $2c$ ,  $4c$  – количество сестринских хроматид в наборе)

В митозе обычно различают 4 фазы: *профазу*, *метафазу*, *анафазу* и *телофазу* (рис. 20).

В *профазе* реплицированные хромосомы укорачиваются и утолщаются, ядрышки исчезают, ядерная мембрана распадается. Образуется веретено деления.

В *метафазе* хромосомы собираются в одной плоскости посередине между полюсами ядра в экваториальной пластинке.

Хромосомы образованы двумя сложенными по длине одинаковыми *хроматидами*, каждая из которых представляет собой фибриллу конденсированного, свернутого в плотную спираль хроматина. Хромосомы имеют перетяжку, называемую *центромерой*. В метафазе хроматиды каждой хромосомы начинают отделяться друг от друга, связь между ними сохраняется только в области центромеры. В совокупности нити образуют правильную фигуру, которую называют *митотическим веретеном*.

В *анафазе* центромера делится, и каждая хромосома разделяется на две хроматиды, которые становятся дочерними хромосомами и с помощью нитей веретена движутся к полюсам ядра. Начинается разрыхление дочерних хромосом.

*Телофаза* наступает, когда дочерние хромосомы достигают полюсов клетки. Веретено исчезает, хромосомы *деспирализуются*. Появляются ядрышки, а цитоплазма строит вокруг каждого из дочерних ядер оболочку, в которой образуются поры.

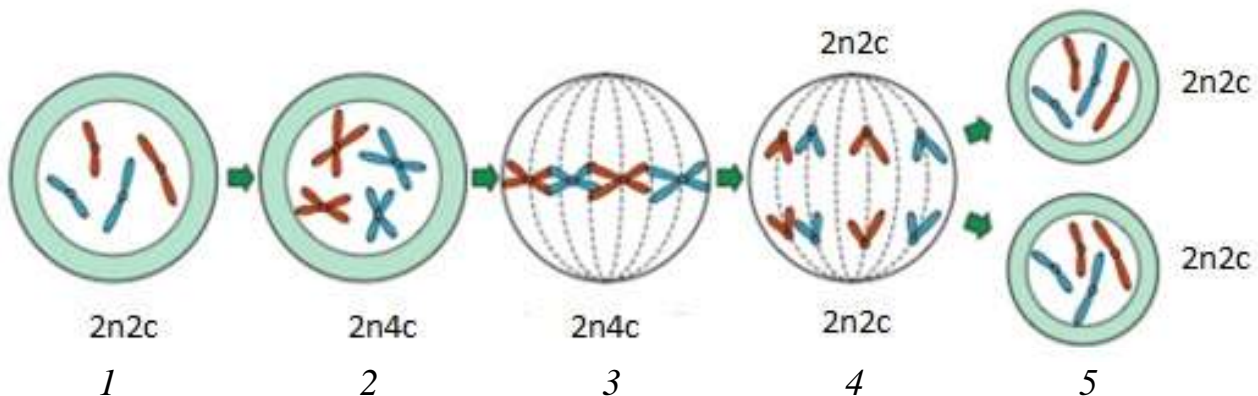


Рисунок 20 – Схема митоза:  
интерфаза (1); профазы (2); метафазы (3); анафазы (4); дочерние клетки (5)

Продолжительность митоза обычно составляет 1–2 ч. В результате митоза и последующей интерфазы клетки получают одинаковую наследственную информацию и содержат идентичные по числу, размеру и форме хромосомы с материнскими клетками.

**Цитокинез.** Как правило, после митоза происходит и деление клетки (цитокнез), выражающееся в образовании перегородки в экваториальной плоскости между телофазными ядрами. Образованию этой перегородки, называемой *клеточной пластинкой*, предшествует появление цилиндрической структуры – *фрагмопласта*. В центре фрагмопласта скапливаются пузырьки Гольджи, которые сливаются друг с другом и дают начало клеточной пластинке, а ограничивающая их мембрана становится частью плазмалеммы.

Дочерние клетки обычно идентичны друг другу, но вдвое меньше, чем материнская. Затем эти клетки растут, достигают размера материнской клетки (интерфаза) и могут снова делиться или начинают специализироваться.

**Мейоз** – это процесс деления клеточного ядра с образованием четырех дочерних ядер, каждое из которых содержит вдвое меньше

хромосом, чем исходное ядро. Мейоз называют также *редукционным делением*: число хромосом в клетке уменьшается с диплоидного до гаплоидного. Значение мейоза состоит в том, что он обеспечивает сохранение в ряду поколений постоянного числа хромосом.

Мейоз включает, в сущности, два следующих друг за другом деления ядра, называемых соответственно *первым* и *вторым мейотическими делениями*. В каждом из них можно выделить те же 4 стадии (*профазу, метафазу, анафазу и телофазу*), что и в обычном митозе (рис. 21).

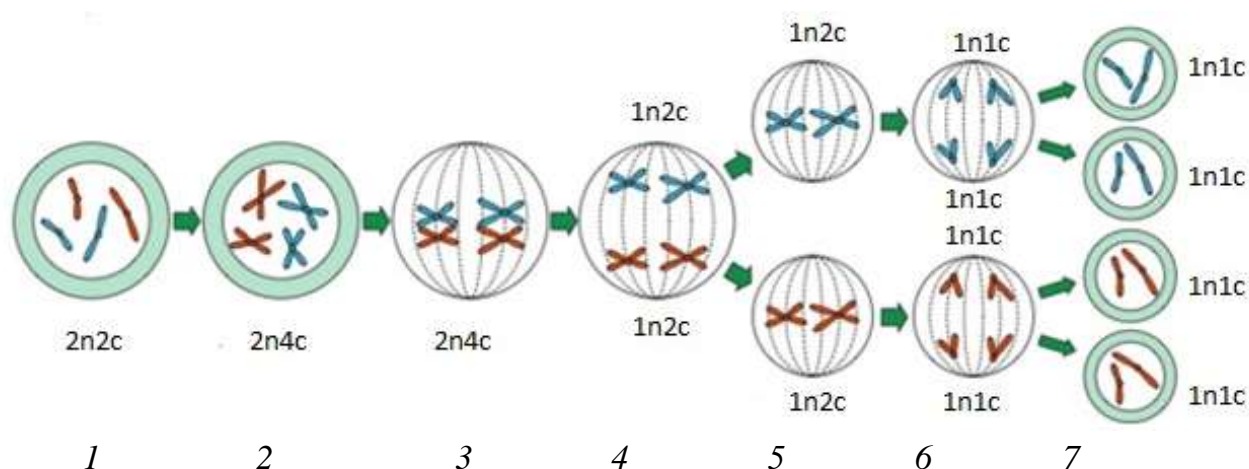


Рисунок 21 – Схема мейоза:

*интерфаза (1); профазы I (2); метафазы I (3); анафазы I (4); метафазы II (5); анафазы II (6); дочерние клетки (7)*

*Профаза мейоза I* в общем сходна с профазой митоза, но отличается большей продолжительностью. На этой стадии парные хромосомы могут обмениваться друг с другом отдельными участками. В *метафазе* гомологичные хромосомы располагаются в экваториальной пластинке не в один слой, а в два (попарно), контактируя между собой по всей их длине.

В *анафазе*, когда образуется веретено деления, гомологичные хромосомы каждой пары расходятся по полюсам клетки без продольного разъединения их на хроматиды. В результате в *телофазе* у каждого из полюсов деления оказывается вдвое уменьшенное (*гаплоидное*) число хромосом. Распределение гомологичных хромосом по дочерним ядрам носит случайный характер.

Сразу после телофазы мейоза I одновременно у обоих дочерних гаплоидных ядер начинается *второй этап редукционного деления* – обычный митоз с разделением хромосом на хроматиды. В результате

этих двух процессов мейоза и митоза и следующего за ними цитокинеза образуется 4 гаплоидные дочерние клетки, связанные друг с другом, – тетрада. При этом между мейозом и митозом интерфаза, а следовательно, и редупликация ДНК отсутствуют. При оплодотворении диплоидный набор хромосом восстанавливается.

Значение мейоза состоит не только в обеспечении постоянства числа хромосом у организмов из поколения в поколение. Благодаря случайному распределению гомологичных хромосом и обмену их отдельных участков в мейозе возникающие впоследствии гаплоидные клетки содержат разнообразнейшие сочетания хромосом от клеток предшествующего поколения. Это обеспечивает разнообразие хромосомных наборов, а следовательно, и признаков у последующих поколений и таким образом дает материал для эволюции организмов.

**Полиплоидия** – наиболее распространенный тип геномных мутаций. Это наследственное изменение, заключающееся в кратном увеличении числа наборов хромосом в клетках тела растения. Она возникает в результате нарушения расхождения хромосом к полюсам клетки в митозе или мейозе. Подобные нарушения могут происходить в результате воздействия на растение различных мутагенов: химических веществ, ионизирующих излучений, экстремальных температур и др. Полиплоидные клетки могут быть тетраплоидными ( $4n$ ), гексаплоидными ( $6n$ ), октоплоидными ( $8n$ ) и т. д. Полиплоидные растения обычно отличаются от диплоидных более мощным ростом и крупными размерами. Полагают, что полиплоидия сыграла важную роль в эволюции дикорастущих и культивируемых растений. Получение полиплоидных форм – одна из важных задач современной селекции. Многие высокоурожайные и устойчивые к болезням и вредителям сорта земляники, кукурузы, пшеницы, томатов и других культур – полиплоиды.

**Амитоз**, или прямое деление, происходит в результате деления ядра, а потом и всей клетки путем перетяжки пополам. При этом не происходит спирализация хроматина, не образуется ахроматиновое веретено деления. Цитокинез не всегда следует сразу за кариокинезом – поэтому в результате амитоза часто образуются многоядерные клетки. У растений амитозом обычно делятся клетки, заканчивающие развитие, – больные или специализированные (например, клетки запасющей ткани клубней, плодов и др.).

## 2.5. Онтогенез клетки

У многоклеточного растительного организма образовавшиеся в результате митоза клетки имеют одинаковый набор генов, а следовательно, обладают одинаковыми наследственными свойствами. Из каждой из них может развиваться целый организм. Свойство клеток реализовывать всю генетическую информацию, содержащуюся в хромосомах, обеспечивающую их дифференцировку, т. е. способность становиться клеткой любой ткани организма, и даже развитие до целого организма, называется *тотипотентностью*. Благодаря тотипотентности из зиготы в ходе своего онтогенеза (жизненного цикла) развивается многоклеточное растение со многими типами разных по строению и выполняемым функциям клеток.

**Онтогенез (жизненный цикл) клетки** – это развитие клетки от ее возникновения до следующего деления или отмирания. В нем можно выделить фазы: *инициальную, фазу роста, фазу дифференциации, фазу зрелости, фазу старения, фазу отмирания клетки*.

В *инициальной фазе* находятся клетки образовательных тканей (меристем), онтогенез которых совпадает с митотическим циклом. Среди них выделяют инициальные клетки, постоянно сохраняющие способность к делению, и производные инициальных клеток, деление которых ограничено определенным числом раз.

В *фазу роста* переходят клетки, переставшие делиться и остановившиеся в пресинтетическом периоде интерфазы. Объем таких клеток значительно увеличивается (иногда в 100 раз) в основном за счет увеличения объема вакуолей и формирования одной центральной вакуоли, окруженной цитоплазмой. Ядро регулирует деятельность клетки с помощью белков-ферментов.

У клеток, вступивших в *фазу дифференциации*, начинают образовываться структуры, специфические для клеток какой-либо постоянной ткани растения, в составе которой клетка будет функционировать в дальнейшем. В клетках фотосинтезирующей ткани развиваются хлоропласты, а у клеток механической ткани значительно утолщаются вторичные клеточные стенки.

Клетки, находящиеся в *фазе зрелости*, имеют хорошо выраженные особенности строения, отражающие их функции. Продолжитель-

ность этой фазы различна у клеток разных тканей. Клетки поглощающей ткани корня (ризодермы) живут всего несколько дней, клетки покровной ткани побега (эпидермы) – один вегетационный период, а клетки запасующих тканей могут прожить несколько лет.

*Фаза старения* клетки характеризуется ослаблением протекающих в ней жизненных процессов и прогрессирующим упрощением строения. Объем цитоплазмы уменьшается, а число органелл сокращается в результате их самопереваривания (работает *лизосомный клеточный компартмент*). В конечном итоге протопласт полностью отмирает и в результате автолиза исчезает – от клетки остается только ее стенка. Таким образом, клетка растения, как и любая другая живая система, рождается, растет, приобретает специфическое строение, функционирует и отмирает в определенные сроки.

Выход растительной клетки из митотического цикла, ее дифференциация и функционирование в качестве клетки постоянной ткани могут быть временными. В случае необходимости (при повреждении органов растения) клетки постоянных тканей *дедифференцируются*: у них исчезает центральная вакуоль и специфические органеллы (например пластиды). Эти клетки переходят в синтетический период интерфазы и полностью проходят свой клеточный цикл, образуя дочерние клетки, т. е. они возвращаются в инициальную фазу онтогенеза. Благодаря работе этих клеток нанесенные растению раны зарастают новыми постоянными тканями. Способность к дедифференциации – важное свойство растительных клеток, обеспечивающее *регенерацию растения* (восстановление из какой-либо отделенной части) и его вегетативное размножение.

### ***Вопросы для самопроверки***

1. Почему клетку называют элементарной единицей всех живых организмов?
2. Как отличаются клетки по форме? Что такое паренхимные и прозенхимные клетки? Приведите примеры.
3. Каковы размеры клеток? Можно ли видеть растительные клетки без микроскопа?



4. Изобразите общий план строения растительной клетки. Какие структуры входят в состав протопласта?
5. На какие группы делятся вещества, входящие в состав растительной клетки?
6. Где сосредоточены и какую роль выполняют в клетке: а) белки; б) нуклеиновые кислоты; в) липиды; г) углеводы?
7. Перечислите структурные части цитоплазмы. Какую роль играют биологические мембраны в структуре цитоплазмы?
8. В чем сущность явления полупроницаемости мембран? Какую роль играет полупроницаемость плазмалеммы и тонопласта в функционировании растительной клетки?
9. Какие вы знаете клеточные органеллы? Каковы основные черты их строения и функции?
10. Какие типы пластид встречаются в растительных клетках? Каковы особенности строения и функции хлоропластов, хромопластов и лейкопластов?
11. На какие типы делятся лейкопласты? Хромопласты?
12. В чем суть гипотезы симбиотического происхождения хлоропластов и митохондрий?
13. Перечислите составные части ядра. Какие основные функции выполняет ядро?
14. В чем сходство и различие процессов митоза и мейоза? Возможные отклонения митоза и мейоза от нормального течения.
15. Что такое вакуоль? Каковы функции вакуоли в клетке?
16. Что представляет собой клеточный сок? Какие вещества могут входить в состав клеточного сока? Дайте их краткую характеристику.
17. Что такое тургор? Каков механизм поддержания тургора растительных клеток?
18. В чем состоит функция лизосом?
19. Что такое включения? Какие типы включений вам известны? Дайте их краткую характеристику.
20. Что такое клеточная оболочка? Какие функции она выполняет? Почему растительная клетка не может существовать без клеточной оболочки?

21. Из каких структурных компонентов состоит клеточная оболочка? Дайте их краткую характеристику.

22. Какими веществами может пропитываться клеточная оболочка? Как в результате меняются свойства клеток, и какое значение это имеет для растений?

23. Как образуется первичная клеточная оболочка? Каковы ее свойства?

24. В чем особенности строения вторичной клеточной оболочки? Каковы ее функции?

25. Что такое мацерация?

26. Как образуются межклетники? Какова их функция?

27. Какие структуры обеспечивают связь протопластов всех клеток растительного организма и образование симпласта? Как они устроены?

28. Каков механизм образования пор? Чем отличаются простые поры от окаймленных?

29. Что такое торус?

### 3. РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ И ИХ ФУНКЦИИ

*Ткани* – это группы клеток, имеющие однородное строение, одинаковое происхождение и выполняющие одну и ту же функцию. У одноклеточных растений и печеночников из моховидных ткани отсутствуют, клетки их многофункциональны. В процессе эволюции, развития многоклеточных организмов постепенно шла специализация клеток по выполняемым ими функциям. Наибольшего разнообразия по специализации групп клеток достигли наземные высшие растения.

В зависимости от выполняемой функции различают следующие типы тканей: *образовательные (меристемы), основные, проводящие, покровные, механические, выделительные.*

Клетки, составляющие ткань и имеющие более или менее одинаковое строение и функции, называют *простыми*, если клетки в ткани неодинаковые, то ткань называют *сложной*, или *комплексной*. Кроме того, ткани делят на *образовательные*, или *меристемы*, и *постоянные (покровные, проводящие, основные и т. д.)*.

#### 3.1. Образовательные ткани

*Образовательные ткани*, или меристемы, – это постоянно молодые, активно делящиеся группы клеток. Находятся они в местах роста разных органов: кончиках корней, верхушках стеблей и т. д. Благодаря меристемам происходят рост растения и образование новых постоянных тканей и органов.

В зависимости от местоположения в теле растения образовательная ткань может быть *верхушечной*, или *апикальной*, *боковой*, или *латеральной*, *вставочной*, или *интеркалярной*, и *раневогой*. Кроме того, учитывая относительное время появления меристем в процессе развития органа, образовательные ткани делят на *первичные* и *вторичные*. Так, *верхушечные* меристемы всегда первичные, они определяют рост растения в длину. У низкоорганизованных высших растений (хвощи, некоторые папоротники) верхушечные меристемы слабо выражены и представлены всего лишь одной начальной, или инициальной делящейся клеткой. У голосеменных и покрытосеменных верхушечные меристемы хорошо выражены и представлены многими инициальными клетками, образующими конусы нарастания (рис. 22).

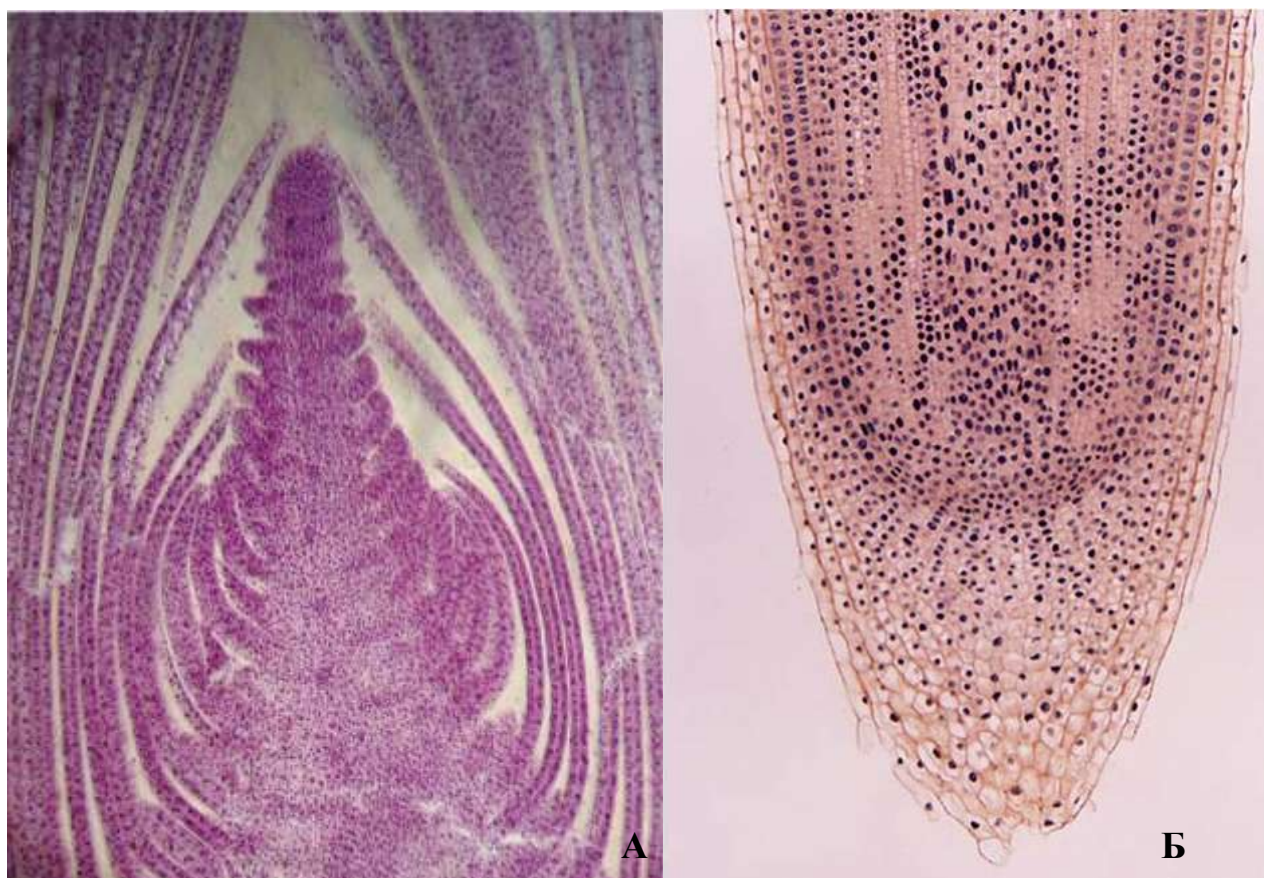


Рисунок 22 – Верхушечная меристема побега (А) и корня (Б)

*Латеральные* меристемы, как правило, вторичны и за счет них происходит разрастание осевых органов (стеблей, корней) в толщину. К боковым меристемам относят камбий и пробковый камбий (феллоген), деятельность которого способствует образованию пробки в корнях и стеблях растения, а также особую ткань проветривания – *чечевички*. Боковая меристема, как и камбий, образует клетки древесины и луба (в соотношении 1:3). В неблагоприятные периоды жизни растения деятельность камбия замедляется или совсем прекращается.

*Интеркалярные*, или *вставочные*, меристемы чаще всего первичны и сохраняются в виде отдельных участков в зонах активного роста, например у основания междоузлий и у основания черешков листьев злаков.

### 3.2. Покровные ткани

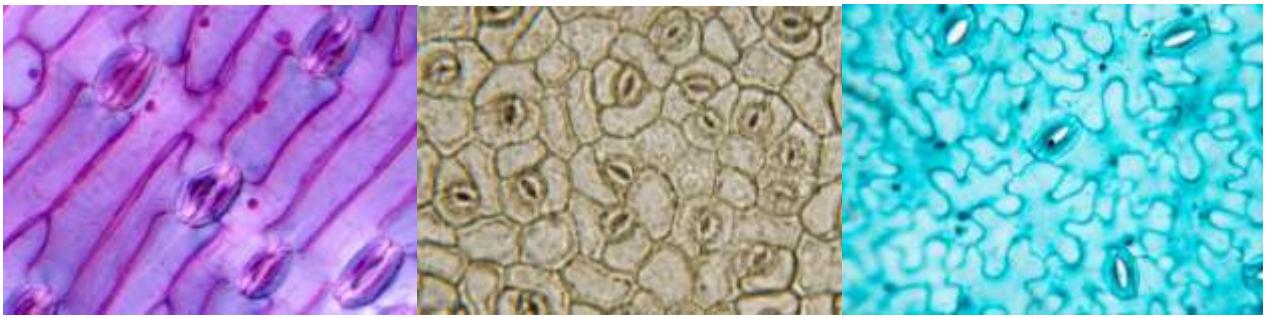
Покровные ткани защищают растение от неблагоприятных воздействий внешней среды: солнечного перегрева, излишнего испарения, резкого перепада температуры воздуха, иссушающего ветра, механического воздействия, от проникновения вовнутрь растения болезнетворных грибов и бактерий и т. д. Как и другие постоянные тка-

ни, покровные ткани формируются в процессе онтогенеза из меристем. Различают *первичную* и *вторичную покровные ткани*, которые соответственно образуются в результате дифференцирования клеток первичной и вторичной меристем. Так, к первичным покровным тканям относятся *кожица*, или *эпидерма*, и *эпibleма*, к вторичным – *перидерма* (*пробка, пробковый камбий и феллодерма*).

**Кожица**, или **эпидерма**, покрывает все органы однолетних растений, молодые зеленые побеги многолетних древесных растений текущего вегетационного периода, надземные травянистые части растений (листья, стебли и цветки). Эпидерма чаще всего состоит из одного слоя плотно сомкнутых клеток без межклеточного пространства. Она легко снимается и представляет собой тонкую прозрачную пленку. Эпидерма – живая ткань, состоит из постенного слоя протопласта с лейкопластами и ядром, крупной вакуоли, занимающей почти всю клетку. Стенка клеток в основном целлюлозная. Наружная стенка эпидермальных клеток более утолщенная, боковые и внутренние – тонкие.

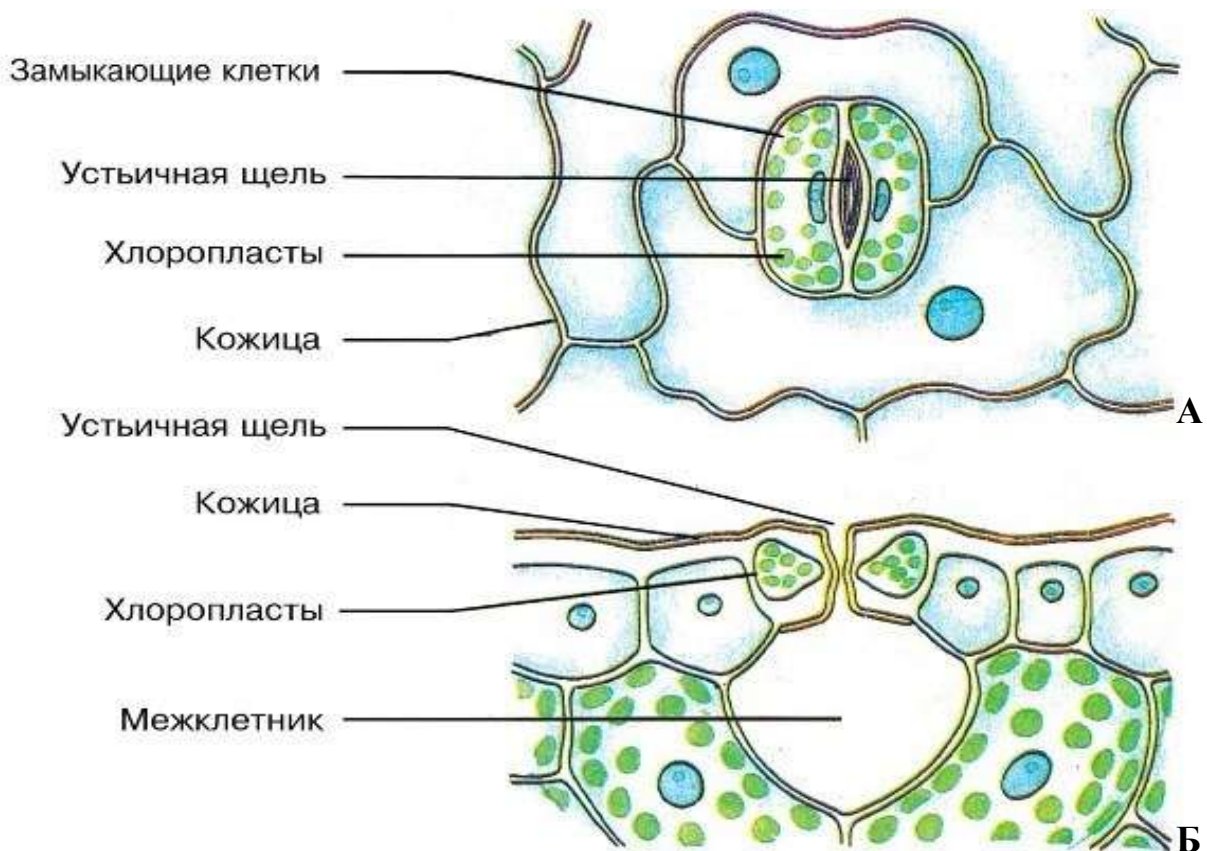
Наружная стенка кожицы у злаков, осок, хвощей может быть пропитана кремнеземом, у драцен иногда встречаются кристаллы щавелевокислого кальция, у семян – полисахариды в виде слизи и т. д. На наружной поверхности клеточных стенок у некоторых растений могут откладываться *суберины* и *кутины*. Пропитанные суберином (*опробковение*) стенки клеток непроницаемы для воды, паров и газов. Боковые и внутренние стенки клеток имеют поры. Основная функция эпидермы – регуляция газообмена и транспирации, осуществляемая в основном через устьица. Вода и неорганические вещества проникают через поры. Эпидерма некоторых водных растений участвует в фотосинтезе, у некоторых пустынных растений в ней запасается вода.

Клетки эпидермы разных растений неодинаковы по форме и размерам. У многих однодольных растений клетки вытянуты в длину, у большинства двудольных имеют извилистые боковые стенки, что повышает плотность их сцепления друг с другом (рис. 23). Эпидерма верхней и нижней частей листа также отличается своим строением: так, на нижней стороне листа в эпидерме большее число устьиц, а на верхней стороне их гораздо меньше; на листьях водных растений с плавающими на поверхности листьями (кубышка, кувшинка) устьица есть только на верхней стороне листа, а у полностью погруженных в воду растений устьица отсутствуют.



*Рисунок 23 – Клетки эпидермы разных растений*

**Устьица** – высокоспециализированные образования эпидермы, состоят из двух замыкающих клеток (рис. 24) и щелевидного образования между ними – устьичной щели.



*Рисунок 24 – Устьице с окружающими его клетками кожицы: вид сверху (А); в разрезе (Б)*

Замыкающие клетки, имеющие полулунную форму, регулируют размер устьичной щели; щель может открываться и закрываться в зависимости от тургорного давления в замыкающих клетках, содержания диоксида углерода в атмосфере и других факторов. Так, днем, когда клетки устьиц участвуют в фотосинтезе, тургорное давление в устьичных клетках высокое, устьичная щель открыта, ночью, наобо-

рот, закрыта. Подобное явление наблюдается в засушливое время и при увядании листьев, связано с приспособлением устьиц запасать влагу внутри растения.

У многих видов, произрастающих в районах с избыточным увлажнением, особенно во влажных тропических лесах, имеются устьица, через которые выделяется вода. Такие устьица получили название *гидатоды*. Вода в виде капель выделяется наружу и капает с листьев. Это происходит и с некоторыми комнатными растениями (монстера, филодендрон и другие ароидные) при снижении атмосферного давления, как правило, перед дождем. «Плач» растения – своеобразный предсказатель погоды и называется *гуттацией* (рис. 25). Гидатоды расположены по краю листа, у них нет механизма открывания и закрывания.



Рисунок 25 – Гуттация растений

В эпидерме многих растений есть защитные приспособления от неблагоприятных условий: волоски (рис. 26), кутикула, восковой налет и др.

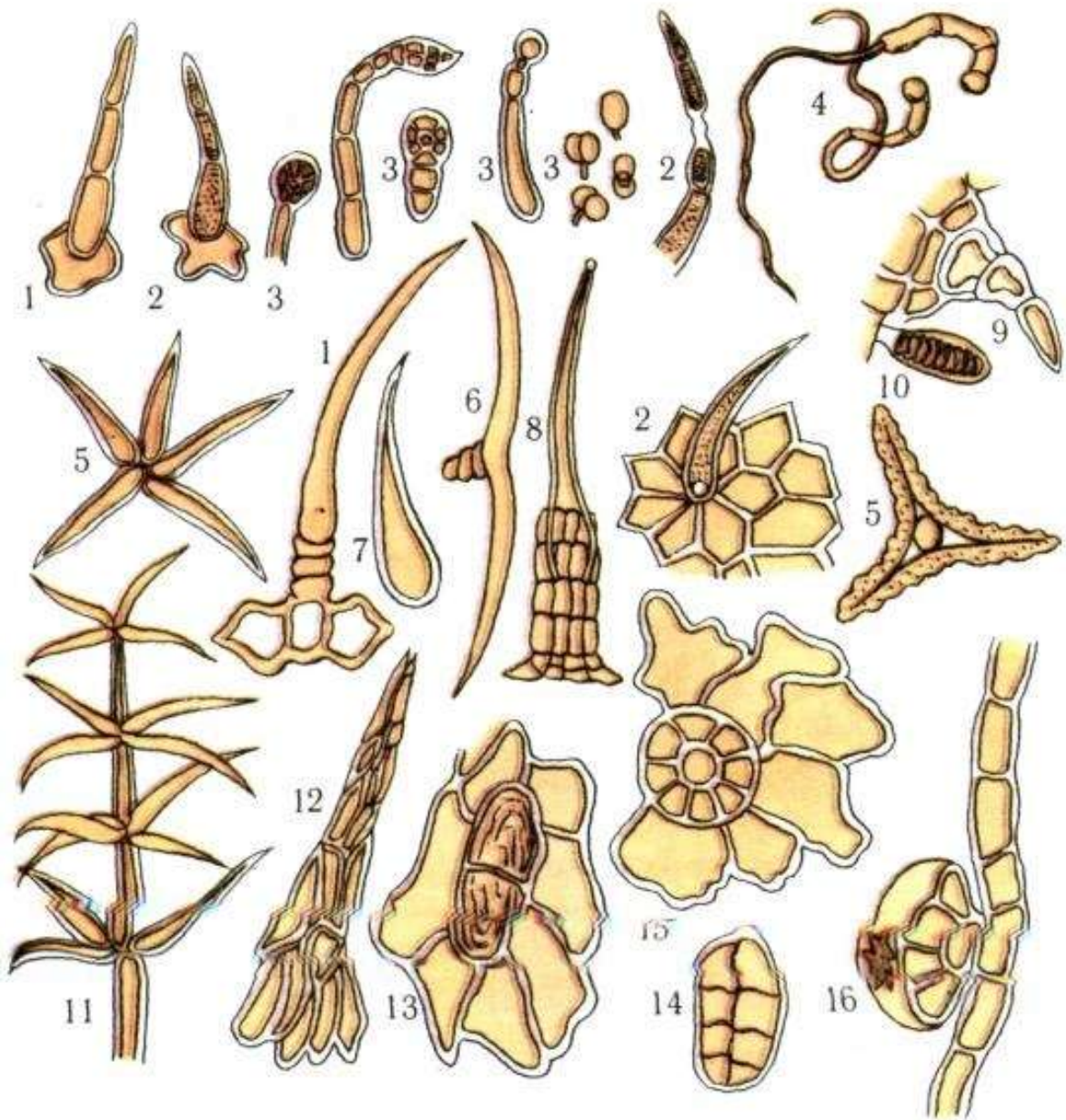


Рисунок 26 – Различные типы волосков и железок:

1 – простые волоски многоклеточные; 2 – волоски с бородавчатой поверхностью; 3 – головчатые волоски; 4 – бичевидные волоски; 5 – звездчатые волоски; 6 – Т-образный волосок; 7 – ретортовидный волосок; 8 – жгучий волосок; 9 – конусовидный волосок; 10 – гусеницеобразный волосок; 11 – ветвистый волосок; 12 – пучковый волосок; 13 – железка семейства астровых, вид с поверхности; 14 – то же, вид сбоку; 15 – железка семейства яснотковых, вид с поверхности; 16 – то же, вид сбоку

Волоски (трихомы) – своеобразные выросты эпидермы, они могут покрывать все растение или некоторые его части. Волоски бывают живыми и мертвыми. Волоски способствуют уменьшению испарения влаги, кроме того, они предохраняют растение от перегрева,



поедания животными и от резких колебаний температуры. Поэтому волосками чаще всего покрыты растения аридных – засушливых областей, высокогорий, приполярных районов земного шара, а также растения засоренных местообитаний.

Волоски бывают одноклеточными и многоклеточными. Одноклеточные волоски представлены в виде сосочков. Сосочки встречаются на лепестках многих цветков, придавая им бархатистость (тагетисы, анютины глазки). Одноклеточные волоски могут быть простыми (на нижней стороне многих плодовых культур), и, как правило, они мертвые. Одноклеточные волоски могут быть ветвистые (пастушья сумка). Чаще волоски бывают многоклеточными, различающимися по строению: линейными (листья картофеля), кустистоветвистыми (коровяк), чешуйчатыми и звездчато-чешуйчатыми (представители семейства Лоховые), массивными (пучки волосков растений семейства Губоцветные).

Встречаются железистые волоски, в которых могут накапливаться эфирные вещества (губоцветные и зонтичные растения), жгучие вещества (крапива) и др. Жгучие волоски крапивы пропитаны кремнеземом, они очень ломкие. Обломившись, острые края волоска ранят кожу, на ранку выливается содержимое волоска – муравьиная кислота, которая раздражает кожу. Жгучие волоски крапивы, шипы розы, ежевики, шипы на плодах зонтичных, дурмана, каштана и др. – своеобразные выросты, называемые *эмергенцами*, в формировании которых принимают участие помимо клеток эпидермы более глубокие слои клеток.

**Эпиблема (ризодерма)** – первичная однослойная покровная ткань корня. Образуется из наружных клеток апикальной меристемы корня вблизи корневого чехлика. Эпиблема покрывает молодые корневые окончания. Через нее осуществляется водно-минеральное питание растения из почвы. Поскольку на корневое питание затрачивается определенная энергия, в эпиблеме много митохондрий. Клетки эпиблемы тонкостенны, с более вязкой цитоплазмой, лишены устьиц и кутикулы. Эпиблема недолговечна и постоянно обновляется за счет митотических делений.

**Перидерма** – сложный многослойный комплекс вторичной покровной ткани (*пробка, пробковый камбий, или феллоген, и феллодерма*) стеблей и корней многолетних двудольных растений и голосеменных, которые способны непрерывно утолщаться. В меньшей степени перидерма встречается у однодольных и однолетних расте-

ний. К осени первого года жизни побеги одревесневают, что заметно по изменению их окраски от зеленой до буро-серой, т. е. произошла смена эпидермы на перидерму, способную выдержать неблагоприятные условия зимнего периода.

В основе перидермы лежит вторичная меристема – *феллоген* (*пробковый камбий*), образующийся в клетках основной паренхимы, лежащей под эпидермой. Феллоген обладает слабой меристематической активностью. Он образует клетки в двух направлениях: наружу – клетки *пробки*, внутрь – живые клетки *феллодермы*, причем клеток пробки гораздо больше, чем клеток феллодермы. Пробка состоит из отмерших клеток, заполненных воздухом, они вытянуты в длину, плотно прилегают друг к другу, поры отсутствуют, стенки их пропитаны суберином, клетки воздухо- и водонепроницаемы. Клетки пробки имеют коричневый или желтоватый цвет, который зависит от присутствия в клетках смолистых или дубильных веществ (пробковый дуб, бархат сахалинский). Белый цвет пробки березы обусловлен бетулином. Пробка – хороший изоляционный материал, не проводит тепла, электричества и звуки, используется для закупорки бутылок и др. Мощный слой пробки имеют пробковый дуб, виды бархата, пробковый вяз. Пробковый дуб растет в странах Средиземноморья. С плантаций пробкового дуба примерно каждые 10 лет снимают слой пробки толщиной около 10 см. На территории России в широколиственных лесах Дальнего Востока и о. Сахалин растут бархат амурский и бархат сахалинский, однако толщина пробки у них не превышает 6–7 см.

**Чечевички** – «вентиляционные» отверстия в пробке для обеспечения газо- и водообмена живых, более глубоко лежащих тканей растения с внешней средой. Внешне чечевички похожи на семена чечевицы, за что и получили свое название. Как правило, чечевички закладываются на смену устьицам. Формы и размеры чечевичек различны. Так, у березы чечевичка имеет узкую поперечную полосу длиной до 15 см. Однако в количественном отношении чечевичек намного меньше, чем устьиц. Чечевички представляют собой округлые тонкостенные бесхлорофилльные клетки с межклетниками, которые приподнимают кожицу и разрывают ее. Этот слой рыхлых слабо опробковевших паренхимных клеток, составляющих чечевичку, называется выполняющей тканью (рис. 27).

**Корка** – мощный покровный комплекс из отмерших наружных клеток перидермы. Она формируется на многолетних побегах и кор-

нях древесных растений. У корки трещиноватая и неровная форма. Она предохраняет стволы деревьев от механических повреждений, низовых пожаров, низких температур, солнечных ожогов, проникновения болезнетворных грибов и бактерий. Растет корка за счет нарастания под ней новых слоев перидермы. У древесно-кустарниковых растений корка возникает (например, у сосны) на 8–10-м, а у дуба – на 25–30-м году жизни. Корка входит в состав коры деревьев. Снаружи она постоянно слущивается, сбрасывая с себя всевозможные споры грибов и лишайников.

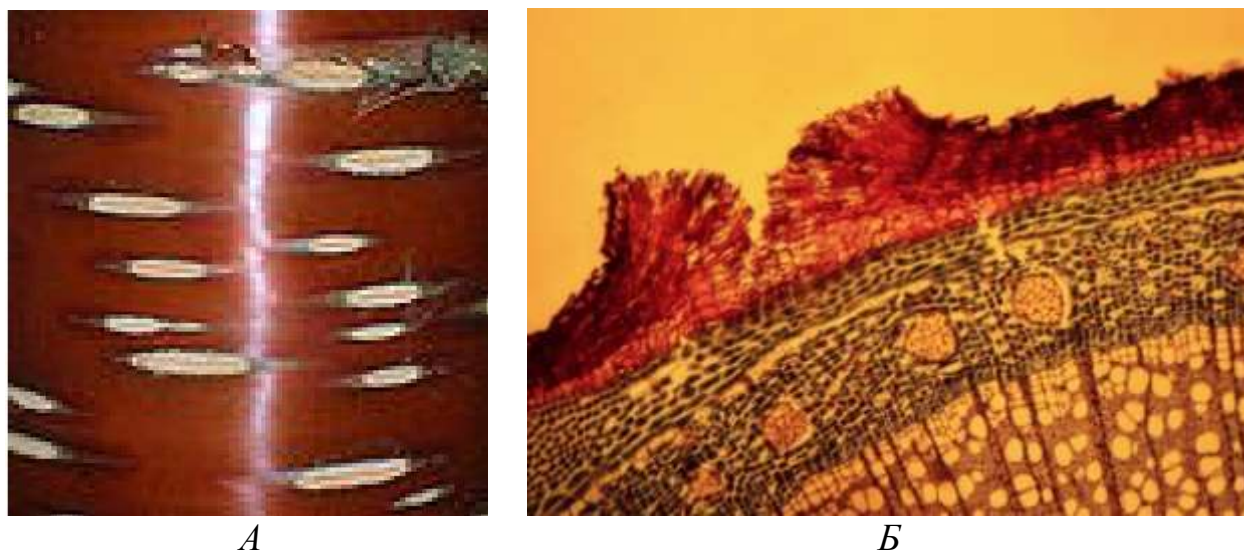


Рисунок 27 – Чечевички: внешний вид чечевичек (А); чечевичка на поперечном разрезе (Б)

### 3.3. Основные ткани

**Основная ткань**, или **паренхима**, занимает большую часть пространства между другими постоянными тканями стеблей, корней и других органов растения. Основные ткани состоят в основном из живых клеток, разнообразных по форме. Клетки тонкостенные, но иногда утолщенные и одревесневшие, с постенной цитоплазмой, простыми порами (рис. 28). Из паренхимы состоят кора стеблей и корней, сердцевина стеблей, корневищ, мякоть сочных плодов и листьев, она служит хранилищем питательных веществ в семенах. В различных органах растения основная паренхима выполняет неодинаковые функции, поэтому выделяют несколько подгрупп основных тканей: ассимиляционную, запасную, водоносную и воздухоносную.

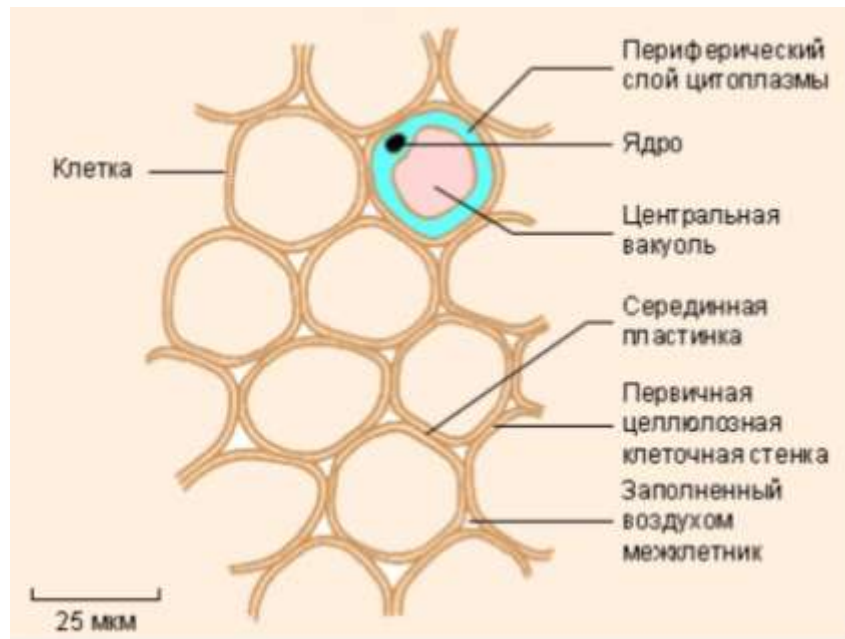


Рисунок 28 – Схема строения паренхимы

Ассимиляционная ткань, или хлорофиллоносная паренхима, или хлоренхима, – ткань, в которой осуществляется фотосинтез (рис. 29). Клетки тонкостенны, содержат хлоропласты, ядро. Хлоропласты, как и цитоплазма, расположены постенно. Хлоренхима находится непосредственно под кожицей. В основном хлоренхима сосредоточена в листьях и молодых зеленых побегах растений. В листьях различают палисадную, или столбчатую, и губчатую хлоренхиму. Клетки *палисадной хлоренхимы* удлинённые, цилиндрической формы, с очень узкими межклетниками. *Губчатая хлоренхима* имеет более или менее округлые рыхло расположенные клетки с большим количеством межклетников, заполненных воздухом.



Рисунок 29 – Ассимиляционная ткань листа бука на поперечном срезе: световой лист (А); теневой лист (Б)

*Аэренхима*, или *воздухоносная ткань*, – паренхима со значительно развитыми межклетниками в разных органах характерна для водных, прибрежно-водных и болотных растений (камышы, ситники, кубышки, рдесты, водокрасы и др.), корни и корневища которых находятся в иле, бедном кислородом (рис. 30).

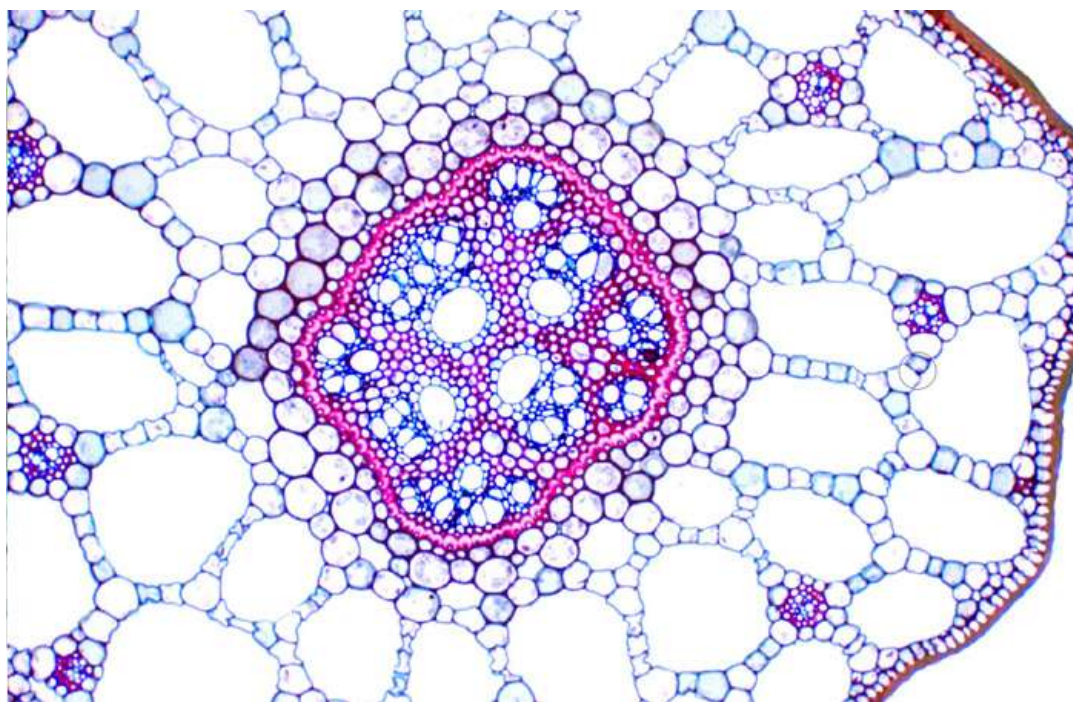


Рисунок 30 – Аэренхима в стебле рдеста

Атмосферный воздух доходит до подводных органов через фотосинтетическую систему посредством *передаточных* клеток. Кроме того, воздухоносные межклетники сообщаются с атмосферой с помощью своеобразных *пневматод* – устьиц листьев и стеблей, пневматод воздушных корней некоторых растений (монстера, филодендрон, фикус баньян и др.), щелей, отверстий, каналов, окруженных клетками-регуляторами сообщений. Аэренхима уменьшает удельный вес растения, что, вероятно, способствует поддержанию вертикального положения водных растений, а водным растениям с плавающими на поверхности воды листьями – удержанию листьев на поверхности воды.

*Водоносная ткань* запасает воду в листьях и стеблях суккулентных растений (кактусы, алоэ, агавы, толстянки и др.), а также растений засоленных местообитаний (солерос, бьюргун, сарсазан, солянки, гребенщик, черный саксаул и др.), как правило, в аридных областях. Листья злаков также имеют крупные водоносные клетки со слизистыми веществами, удерживающими влагу. Хорошо развитые водоносные клетки имеет мох сфагнум (рис. 31).

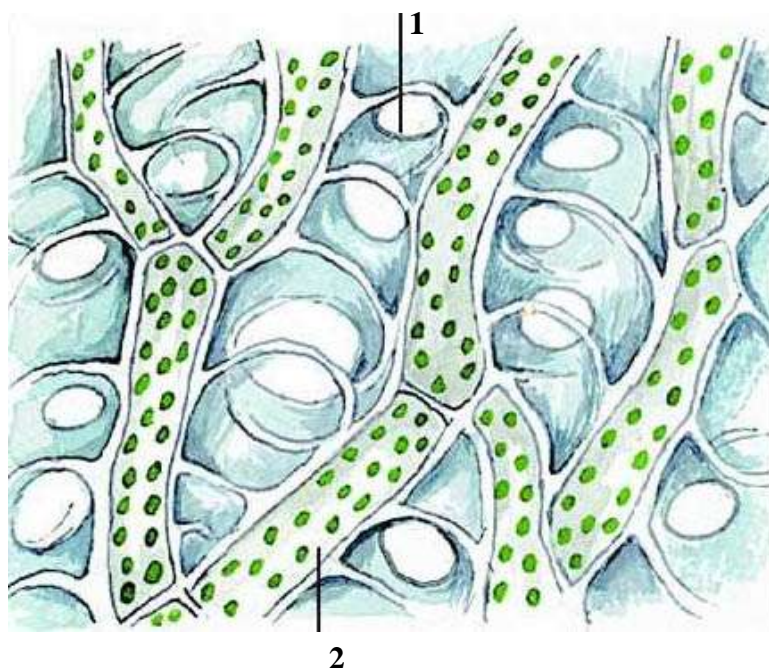


Рисунок 31 – Водоносная ткань мха сфагнума:  
1 – водоносные клетки; 2 – хлорофиллоносные клетки

*Запасающие ткани* – ткани, в которых в определенный период развития растения откладываются продукты обмена – белки, углеводы, жиры и др. Клетки запасающей ткани обычно тонкостенны, паренхима живая. Запасающие ткани широко представлены в клубнях, луковицах, утолщенных корнях, сердцевине стеблей, эндосперме и зародышах семян, паренхиме проводящих тканей (фасоль, ароидные),местилищах смол и эфирных масел в листьях лавра, камфорного дерева и др. Запасающая ткань может превращаться в хлоренхиму, например, при прорастании клубней картофеля, луковиц луковичных растений.

### 3.4. Механические ткани

*Механические*, или *опорные, ткани* – это своего рода *арматура*, или *стереом*. Термин *стереом* происходит от греческого «*стереос*» – твердый, прочный. Основная функция – обеспечение сопротивления статическим и динамическим нагрузкам. В соответствии с функциями они имеют подходящее строение. У наземных растений они наиболее развиты в осевой части побега – стебле. Клетки механической ткани могут располагаться в стебле либо по периферии, либо сплошным цилиндром, либо отдельными участками в гранях стебля. В корне, который выдерживает в основном сопротивление на разрыв, механическая ткань сосредоточена в центре. Особенность строе-

ния этих клеток – сильное утолщение клеточных стенок, которые и придают тканям прочность. Наиболее хорошо развиты механические ткани у древесных растений. По строению клеток и характеру утолщений клеточных стенок механические ткани разделяют на два типа: *колленхиму* и *склеренхиму*.

*Колленхима* – это простая первичная опорная ткань с живым содержимым клеток: ядром, цитоплазмой, иногда с хлоропластами, с неравномерно утолщенными клеточными стенками (рис. 32). По характеру утолщений и соединения клеток между собой различают три типа колленхимы: *уголковую*, *пластинчатую* и *рыхлую* (рис. 33). Если клетки утолщены только по углам, то это *уголковая колленхима*, а если стенки утолщены параллельно поверхности стебля и утолщение равномерное, то это *пластинчатая колленхима*. Клетки уголковой и пластинчатой колленхимы расположены плотно друг к другу, не образуя межклетников. *Рыхлая колленхима* имеет межклетники, а утолщенные клеточные стенки направлены в сторону межклетников.

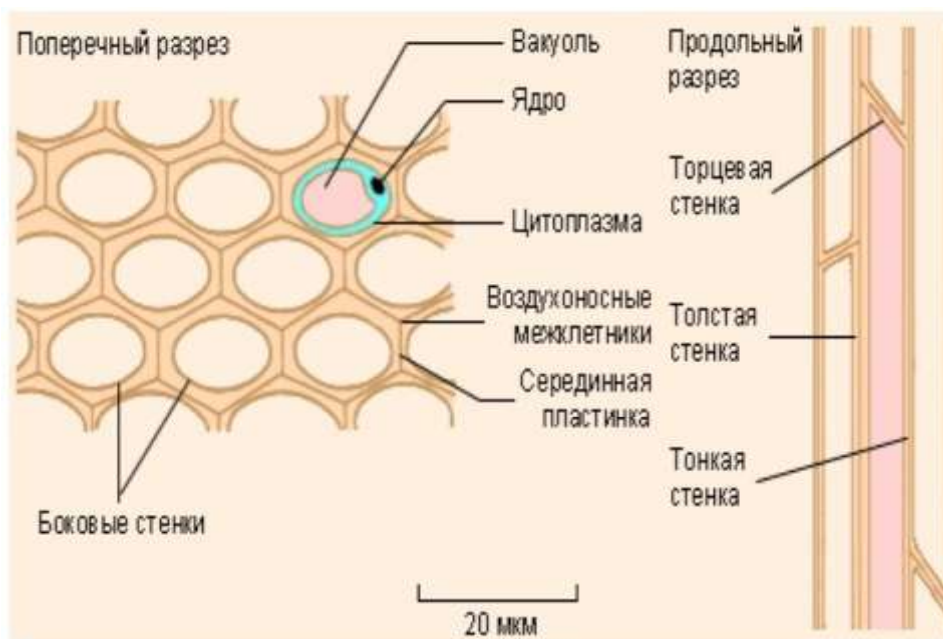


Рисунок 32 – Схема строения колленхимы

Эволюционно колленхима возникла из паренхимы. Формируется колленхима из основной меристемы и находится под эпидермой на расстоянии одного или нескольких слоев от нее. В молодых стеблях побегов она располагается в виде цилиндра по периферии, в жилках крупных листьев – по обеим их сторонам. Живые клетки колленхимы способны расти в длину, не препятствуя росту молодых растущих частей растения.

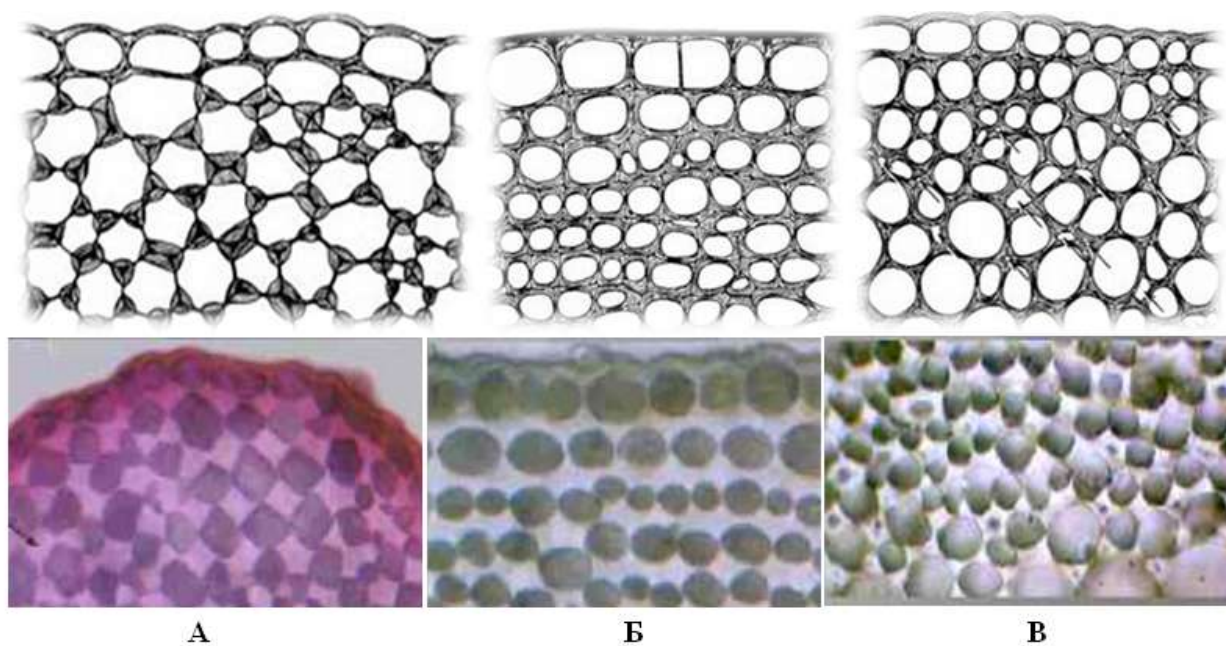


Рисунок 33 – Разные типы колленхимы (верхний ряд – схемы, нижний – фото):  
 уголковая (А); пластинчатая (Б); рыхлая (В)

**Склеренхима** – наиболее распространенная механическая ткань, состоящая из клеток с одревесневшими (за исключением лубяных волокон льна) и равномерно утолщенными клеточными стенками с многочисленными щелевидными порами. Клетки склеренхимы вытянуты в длину и имеют прозенхимную форму с заостренными концами (рис. 34).

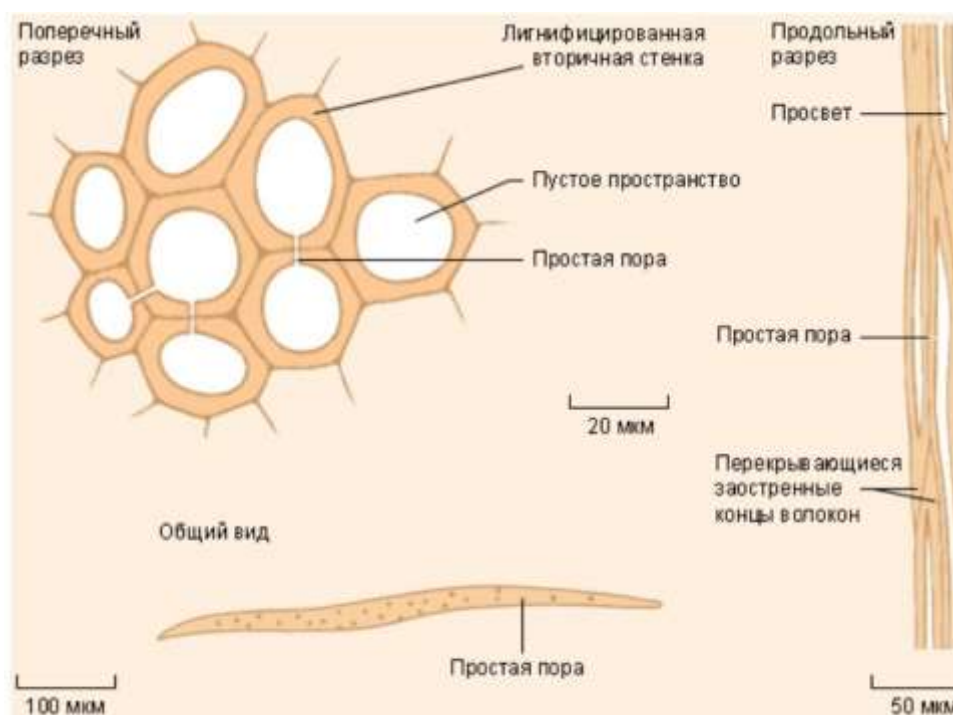


Рисунок 34 – Схема строения склеренхимы



Оболочки склеренхимных клеток по прочности близки к стали. Содержание лигнина в этих клетках повышает прочность склеренхимы. Склеренхима есть почти во всех вегетативных органах высших наземных растений. У водных ее либо совсем нет, либо она слабо представлена в погруженных органах водных растений.

Различают первичную и вторичную склеренхиму. Первичная склеренхима происходит из клеток основной меристемы – прокамбия или перицикла, вторичная – из клеток камбия. Различают два типа склеренхимы: склеренхимные волокна, состоящие из мертвых толстостенных клеток с заостренными концами, с одревесневшей оболочкой и немногочисленными порами, как у лубяных и древесинных волокон, или волокон либриформа (рис. 34), и склереиды (рис. 35) – структурные элементы механической ткани, располагающиеся в одиночку или группами между живыми клетками разных частей растения: кожуры семян, плодов, листьев, стеблей.

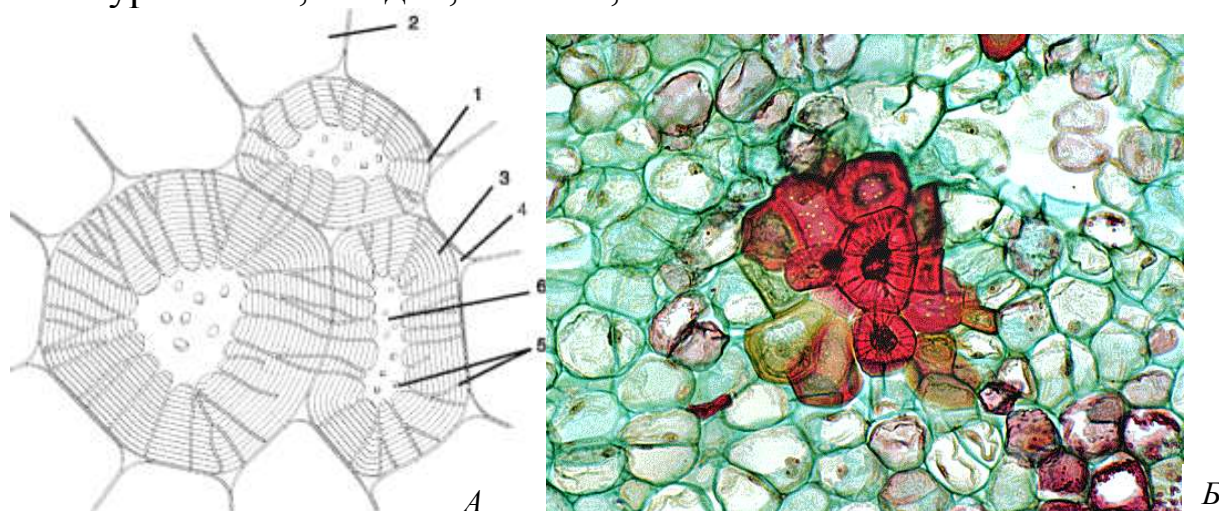


Рисунок 35 – Каменистые клетки из околоплодника груши: схема (А); фото (Б)  
 1 – первичная оболочка; 2 – тонкостенные клетки; 3 – слои вторичной оболочка; 4 – межклетники; 5 – поровые каналы в плане и в разрезе;  
 6 – полость клетки

Основная функция склереид – противостоять сдавливанию. Форма и размеры склереид разнообразны. Склереиды более или менее изодиаметричной формы (с одинаковым диаметром клетки) называются *брахисклереидами*, или *каменистыми клетками* (в плодах груши). Склереиды в форме берцовой кости с расширением на обоих концах клетки – *остеосклереиды* – встречаются в листьях чая. Склереиды, форма которых напоминает звезду, называются *астросклереидами* (например, в листьях камелии). Удлиненные *палочковидные* клетки склереид – *макросклереиды* – находятся в семенах бобовых.

### 3.5. Проводящие ткани

Проводящие ткани транспортируют питательные вещества в двух направлениях. *Восходящий (транспирационный) ток* жидкости (водные растворы и соли) идет по *сосудам* и *трахеидам* ксилемы (рис. 36, А) от корней вверх по стеблю к листьям и другим органам растения. *Нисходящий ток (ассимиляционный)* органических веществ осуществляется от листьев по стеблю к подземным органам растения по специальным *ситовидным трубкам* флоэмы (рис. 36, Б). Проводящая ткань растения чем-то напоминает кровеносную систему человека, так как имеет осевую и радиальную сильно разветвленную сеть; питательные вещества попадают в каждую клеточку живого растения. В каждом органе растения ксилема и флоэма располагаются рядом и представлены в виде тяжей – проводящих пучков.

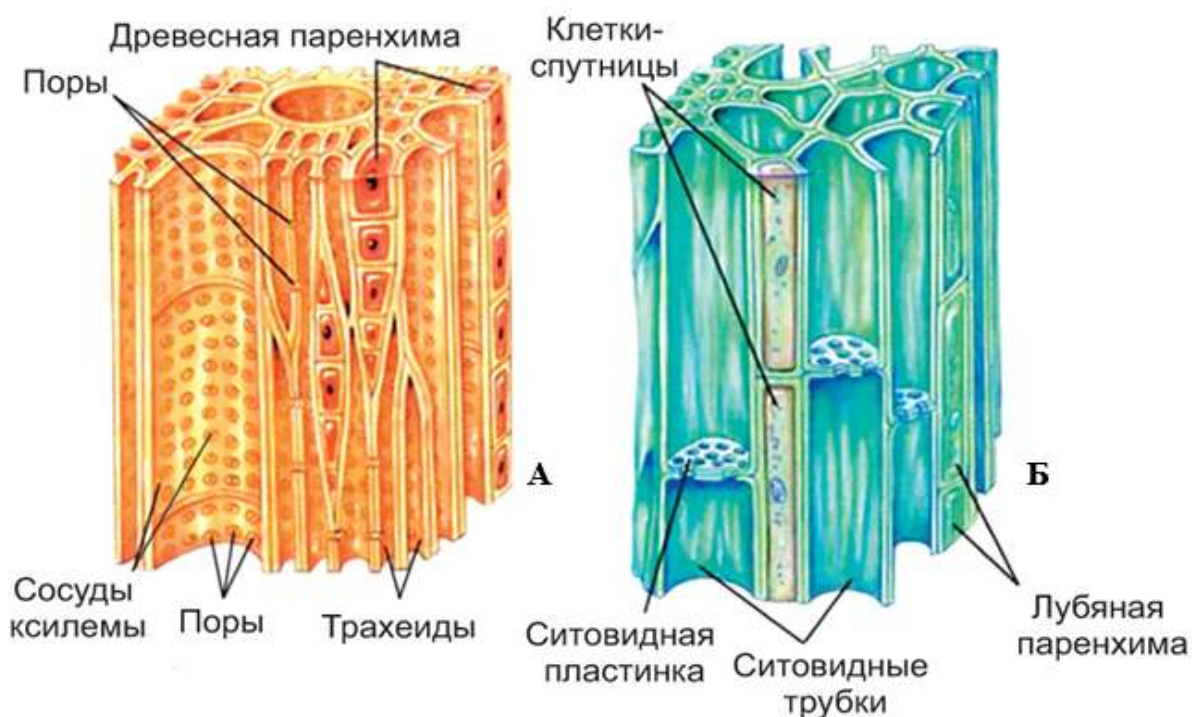


Рисунок 36 – Проводящие ткани растений: ксилема (А); флоэма (Б)

Существуют первичные и вторичные проводящие ткани. Первичные дифференцируются из прокамбия и закладываются в молодых органах растения, вторичные проводящие ткани более мощные, формируются из камбия.

**Ксилема (древесина)** представлена *трахеидами* и *трахеями*, или *сосудами*.

**Трахеиды** – вытянутые замкнутые клетки с косо срезанными зазубренными концами, в зрелом состоянии представлены мертвыми

прозенхимными клетками. Длина клеток в среднем 1–4 мм. Сообщение с соседними трахеидами происходит через простые или окаймленные поры. Стенки неравномерно утолщены, по характеру утолщения стенок различают трахеиды кольчатые, спиральные, лестничные, сетчатые и пористые. У пористых трахеид всегда окаймленные поры (рис. 37, А). Спорофиты всех высших растений имеют трахеиды, а у большинства хвощевидных, плауновидных, папоротниковидных и голосеменных они служат единственными проводящими элементами ксилемы. Трахеиды выполняют две основные функции: проведение воды и механическое укрепление органа.

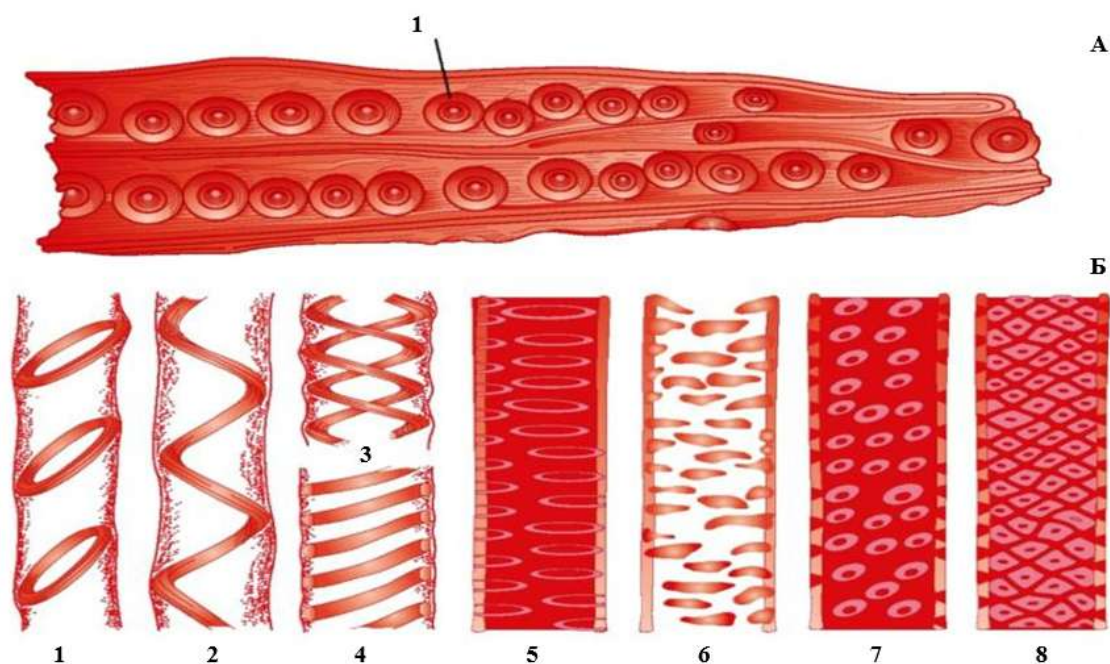


Рисунок 37 – Типы утолщения и поровости боковых стенок у трахеальных элементов:

А – трахеиды древесины сосны: 1 – окаймленная пора; Б – типы утолщения и поровости боковых стенок у сосудов: 1 – кольчатое; 2, 3, 4 – спиральные; 5 – лестничное; 6 – супротивное; 7, 8 – сетчатое

**Трахеи**, или **сосуды**, – главнейшие водопроводящие элементы ксилемы покрытосеменных растений. Трахеи представляют собой полые трубки, состоящие из отдельных члеников; в перегородках между члениками находятся отверстия – перфорации, благодаря которым осуществляется ток жидкости. Трахеи, как и трахеиды, – это замкнутая система: концы каждой трахеи имеют скошенные поперечные стенки с окаймленными порами. Членики трахей крупнее, чем трахеиды: в поперечнике составляют у разных видов растений от

0,1–0,15 до 0,3–0,7 мм. Длина трахей от нескольких метров до нескольких десятков метров (у лиан). Трахеи состоят из мертвых клеток, хотя на начальных стадиях формирования они живые. Считают, что трахеи в процессе эволюции возникли из трахеид.

Сосуды и трахеиды помимо первичной оболочки в большинстве имеют вторичные утолщения в виде колец, спиралей, лестниц и т. д. Вторичные утолщения образуются на внутренней стенке сосудов (рис. 37, Б). Так, в кольчатом сосуде внутренние утолщения стенок в виде колец, находящихся на расстоянии друг от друга. Кольца расположены поперек сосуда и чуть наклонно. В спиральном сосуде вторичная оболочка наслаивается изнутри клетки в виде спирали; в сетчатом сосуде неутолщенные места оболочки выглядят в виде щелей, напоминающих ячейки сетки; в лестничном сосуде утолщенные места чередуются с неутолщенными, образуя подобие лестницы.

Трахеиды и сосуды – трахеальные элементы – распределяются в ксилеме различным образом: на поперечном срезе сплошными кольцами, образуя кольцесосудистую древесину, или рассеянно более или менее равномерно по всей ксилеме, образуя рассеянно-сосудистую древесину. Вторичная оболочка, как правило, пропитывается лигнином, придавая растению дополнительную прочность, но в то же время ограничивая его рост в длину.

Помимо сосудов и трахеид ксилема включает лучевые элементы, состоящие из клеток, образующих сердцевинные лучи. Серцевинные лучи состоят из тонкостенных живых паренхимных клеток, по которым питательные вещества оттекают в горизонтальном направлении. В ксилеме присутствуют также живые клетки древесинной паренхимы, которые функционируют в качестве ближнего транспорта и служат местом хранения запасных веществ. Все элементы ксилемы происходят из камбия.

**Флоэма** – проводящая ткань, по которой транспортируется глюкоза и другие органические вещества – продукты фотосинтеза от листьев к местам их использования и отложения (к конусам нарастания, клубням, луковицам, корневищам, корням, плодам, семенам и др.). Флоэма также бывает первичная и вторичная.

Первичная флоэма формируется из прокамбия, вторичная (луб) – из камбия. В первичной флоэме отсутствуют сердцевинные лучи и менее мощная система ситовидных элементов, нежели у трахеид. В процессе формирования ситовидной трубки в протопласте клеток – члеников ситовидной трубки – появляются слизевые тельца, прини-

мающие участие в образовании слизевого тяжа около ситовидных пластинок. На этом формирование членика ситовидной трубки заканчивается. Функционируют ситовидные трубки у большинства травянистых растений один вегетационный период и до 3–4 лет у древесно-кустарниковых растений. Ситовидные трубки состоят из ряда удлиненных клеток, сообщающихся друг с другом посредством продырявленных перегородок-ситечек. Оболочки функционирующих ситовидных трубок не одревесневают и остаются живыми. Старые клетки закупориваются так называемым мозолистым телом, а потом отмирают и под давлением на них более молодых функционирующих клеток сплющиваются.

К флоэме относится лубяная паренхима, состоящая из тонкостенных клеток, в которых откладываются запасные питательные вещества. По сердцевинным лучам вторичной флоэмы осуществляется также ближняя транспортировка органических питательных веществ — продуктов фотосинтеза.

**Проводящие пучки** — тяжи, образуемые, как правило, ксилемой и флоэмой. Если к проводящим пучкам примыкают тяжи механической ткани (чаще склеренхимы), то такие пучки называют сосудисто-волокнистыми. В проводящие пучки могут быть включены и другие ткани — живая паренхима, млечники и др. Проводящие пучки могут быть полными, когда присутствуют и ксилема, и флоэма, и неполными, состоящими только из ксилемы (ксилемный, или древесинный, проводящий пучок) или флоэмы (флоэмный, или лубяной, проводящий пучок).

Проводящие пучки первоначально образовались из прокамбия. Выделяют несколько типов проводящих пучков. Часть прокамбия может сохраниться и затем превратиться в камбий, тогда пучок способен к вторичному утолщению. Это открытые пучки. Такие проводящие пучки преобладают у большинства двудольных и голосеменных растений. Растения, имеющие открытые пучки, способны разрастаться в толщину за счет деятельности камбия, причем древесинные участки примерно в три раза крупнее лубяных участков. Если при дифференцировке проводящего пучка из прокамбиального тяжа вся образовательная ткань полностью расходуется на формирование постоянных тканей, то пучок называется закрытым.

Закрытые проводящие пучки встречаются в стеблях однодольных растений. Древесина и луб в пучках могут иметь различное взаимное расположение. В связи с этим выделяют несколько типов про-

водящих пучков (рис. 38): коллатеральные, биколлатеральные, концентрические и радиальные.

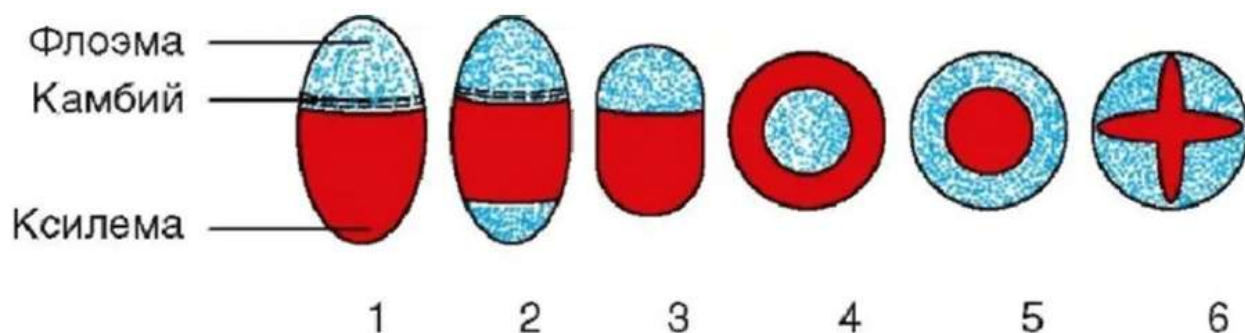


Рисунок 38 – Типы проводящих пучков:

- 1 – коллатеральный открытый; 2 – биколлатеральный открытый;  
3 – коллатеральный закрытый; 4, 5 – концентрические закрытые;  
6 – радиальный закрытый

*Коллатеральные*, или *бокобочные*, – пучки, в которых ксилема и флоэма примыкают друг к другу. *Биколлатеральные*, или *двубокобочные*, – пучки, в которых к ксилеме примыкают бок о бок два тяжа флоэмы. В *концентрических* пучках ткань ксилемы полностью окружает ткань флоэмы или наоборот. В первом случае такой пучок называют *центрофлоэмным*. *Центрофлоэмные* пучки имеются у стеблей и корневищ некоторых двудольных и однодольных растений (бегония, щавель, ирис, многие осоковые и лилейные). Ими обладают папоротники. Существуют и промежуточные проводящие пучки между закрытыми коллатеральными и центрофлоэмными. В корнях встречаются *радиальные* пучки, в которых центральную часть и лучи по радиусам оставляет древесина, причем каждый луч древесины состоит из центральных более крупных сосудов, постепенно уменьшаясь по радиусам. Число лучей у разных растений неодинаково. Между древесинными лучами располагаются лубяные участки.

Проводящие пучки тянутся вдоль всего растения в виде тяжей, которые начинаются в корнях и проходят вдоль всего растения по стеблю к листьям и другим органам. В листьях они называются *жилками*. Главная их функция – проведение нисходящего и восходящего токов воды и питательных веществ.

### 3.6. Выделительные ткани

**Выделительными** называют ткани, которые выделяют вещества, исключаящиеся из дальнейшего обмена веществ, проходящего в растительном организме. Обычно это конечные или побочные продукты метаболизма, подлежащие либо выделению во внешнюю среду, либо изоляции внутри тела растения. Выделительные ткани сильно различаются по строению и местоположению в растениях. Химическая природа выделяемых ими веществ тоже очень разнообразна. Клетки этих тканей, как правило, имеют тонкие стенки, могут быть *паренхимными* или *прозенхимными*. Набор их органелл определяется спецификой выделяемых веществ. Например, в клетках, где идет синтез смол, каучука, эфирных масел, хорошо развит ЭР, а где синтезируются слизи – много диктиосом.

Выделяемые растениями вещества представлены эфирными маслами, смолами, бальзамами и даже каучуком. Назначение эфирных масел заключается в привлечении насекомых-опылителей, отпугивании травоядных животных, уменьшении прозрачности и теплопроводности воздуха с целью защиты растений от перегрева и излишней транспирации. Смолы и бальзамы могут предотвращать загнивание тканей растения. Роль каучука в жизни растений до настоящего времени неясна.

Растения могут выделять воду, соли, сахара (например, в составе нектара). Образующиеся в процессе метаболизма ядовитые вещества (например оксалат кальция, алкалоиды, гликозиды) изолируются во внутренних структурах. Процесс отделения выделяемых веществ от протопласта называют *секрецией*, а сами эти вещества – *секретами*. Термин «*секреция*» здесь применяется в широком его значении, включая *экскрецию* – выделение веществ за пределы организма.

Выделительные ткани делят (достаточно условно) на две группы в зависимости от того, выделяют ли они секретируемые вещества во внешнюю среду или оставляют их в своем теле.

#### Наружные выделительные структуры

Эти структуры представлены железистыми волосками, железками, нектарниками, осмофорами, гидатодами и переваривающими железками. Все они эволюционно связаны с покровными тканями.

**Железистые волоски** и **железки** представляют собой многоклеточные трихомы (волоски) эпидермы. Они состоят из живых клеток,

образующих их длинную одно- или многоклеточную ножку и такую же по строению округлую головку (рис. 39). Клетки головки выделяют секрет под покрывающую ее кутикулу. При повреждении кутикулы вещества вытекают наружу. После образования новой кутикулы процесс повторяется. Железистые волоски обычно выделяют эфирные масла (пеларгония, душистый табак и др.). Сидячие волоски с одноклеточной головкой, образующие мучнистый налет на листьях мари и лебеды, выделяют воду и соли. Железки отличаются от волосков очень короткой ножкой, образованной несекретирующими клетками, и многоклеточной головкой (имеют вид щитка на ножке). Железки типичны для лаванды, мяты, полыни, черной смородины.

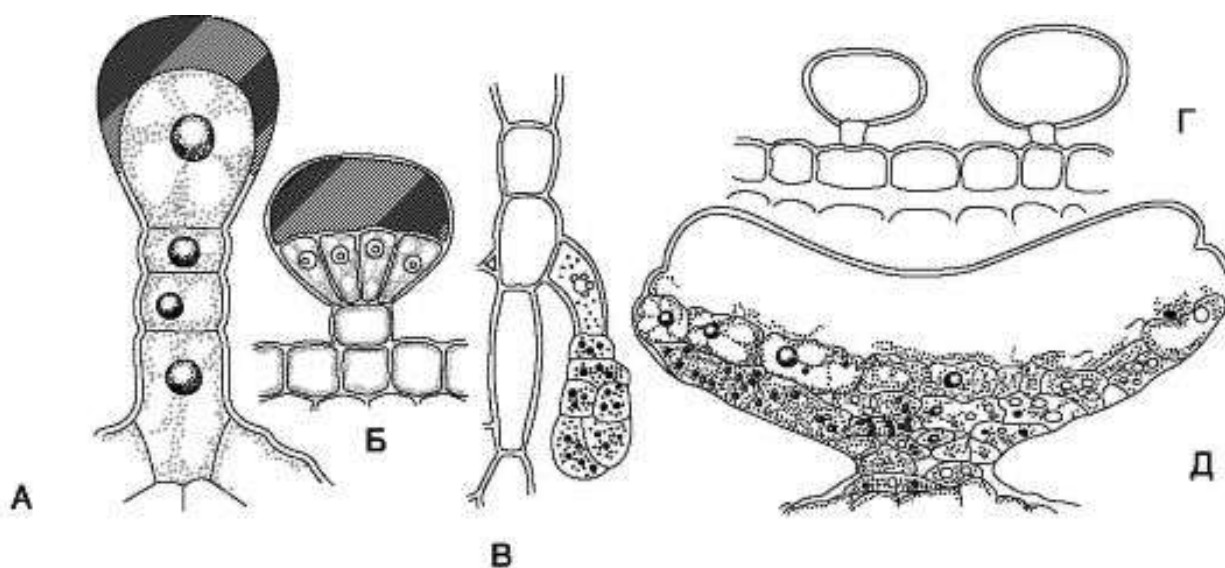


Рисунок 39 – Железистые волоски и пельтатная (щитовидная) железка:  
*А – волосок пеларгонии с секретом, выделенным под кутикулу; Б – волосок розмарина; В – волосок картофеля; Г – пузырьчатые волоски лебеды с водой и солями; Д – пельтатная железка с листа черной смородины*

Когда в формировании железок участвует не только эпидерма, но и клетки более глубоко лежащих (субэпидермальных) тканей, такие железки называют *эмергенцами* (например жгучие волоски крапивы).

**Нектарники.** Эти выделительные структуры очень разнообразны по форме (представлены дисками, чашами, головками, нитями и т. д.). Обычно они образованы клетками эпидермы, реже – клетками субэпидермальных тканей и покрыты кутикулой. Нектарники состоят из живых клеток с густой цитоплазмой и высокой интенсивностью обмена веществ. Вырабатываемый ими нектар – водный раствор саха-



ров (глюкозы, фруктозы и сахарозы), содержание которых сильно варьируется, с небольшой примесью белков, спиртов и ароматических веществ. К нектарникам могут подходить проводящие пучки.

Обычно нектарники образуются в цветках, но у ряда растений их можно обнаружить на цветоножках, осях соцветия, прилистниках и даже листьях (растения из семейства Яснотковые). У одних растений нектарники располагаются в цветке открыто и доступны для большинства насекомых (у сельдерейных), у других глубоко спрятаны (клевер). Нектароносные растения, охотно посещаемые домашними пчелами, называют *медоносами* (гречиха, донник, иван-чай, липа и др.).

**Осмофоры** представляют собой или специализированные клетки эпидермы, или особые железки, в которых синтезируются ароматические вещества. Эти вещества состоят из смеси сложных органических соединений, основу которой составляют эфирные масла, и придают цветкам растений разных видов их неповторимый индивидуальный аромат.

**Гидатоды**, или *водяные устьица*, в отличие от обычных устьиц выделяют капельно-жидкую воду с растворенными в ней солями. Если в теле растения накапливаются избытки воды, через гидатоды осуществляется *гуттация* – выделение воды из внутренних тканей растения на его поверхность (рис. 25). Вода к гидатодам поступает по трахеидам, находящимся на концах проводящих пучков. Обычно гидатоды представлены устьицами, утратившими способность регулировать ширину устьичной щели (настурция, рожь). Более сложное строение можно наблюдать, например, у гидатод, находящихся между зубцами края листа земляники и камнеломки. Здесь под гидатодой образуется многоклеточная ткань – *эпитема*, через которую проходит вода по пути из трахеиды к самому водяному устьицу. Эпитема играет очень важную роль – она предохраняет растение от проникновения в него патогенных микроорганизмов.

**Переваривающие железки** типичны для листьев насекомоядных растений (венериной мухоловки, непентеса, росянки и др.). В выделяемой ими жидкости содержатся пищеварительные ферменты и кислоты, способные расщеплять белки и другие органические вещества жертвы. Расщепление белков позволяет растениям получить необходимый для их нормальной жизнедеятельности азот.

## Внутренние выделительные структуры

Внутренние выделительные ткани или отдельные секреторные клетки, находящиеся среди клеток других тканей (идиобласты), накапливают синтезированные вещества, не выделяя их за пределы растения. Эти вещества очень разные по химической природе. Особенно часто встречается оксалат кальция в виде друз, рафид и кристаллов. В тканях хвойных накапливаются смолы и бальзамы, у растений из семейства Бобовые – слизи, камеди и смолы. Внутренние выделительные структуры очень разнообразны по строению, наиболее часто они представлены секреторными вместилищами и млечниками. Выделяют два типа секреторных вместилищ: *схизогенные* и *лизигенные* (рис. 40). *Схизогенные вместилища* возникают вследствие расхождения клеток и формирования большого межклетника, выстланного живыми эпителиальными клетками и заполненного выделяемыми ими веществами. К ним относятся смоляные ходы хвойных растений, а среди покрытосеменных растений – у представителей семейств Аралиевые, Астровые, Сельдереиные. *Лизигенные вместилища* образуются на месте группы клеток, растворившихся (автолизис) после накопления продуктов секреции. Лизигенные вместилища с эфирными маслами типичны для околоплодника плода цитрусовых – гесперидия, или померанца (апельсин, грейпфрут, лимон, мандарин). *Млечники (млечные трубки)* могут быть нечленистыми и членистыми (рис. 41). Нечленистый млечник представляет собой одну гигантскую живую клетку, которая, возникнув в зародыше, непрерывно растет, удлиняясь и ветвясь (молочайные, тутовые и др.). Членистые млечники формируются из многих клеток, у которых растворяются смежные стенки, а протопласты и вакуоли сливаются (астровые, колокольчиковые, маковые). В сформированном млечнике протопласт занимает постенное положение, а полость млечника заполнена млечным соком – *латексом*.

*Латекс* – эмульсия молочно-белого или (реже) оранжевого цвета. Его основу составляет клеточный сок, в котором находятся в растворенном или взвешенном состоянии углеводы (у астровых – сахара, у молочайных – крахмальные зерна), жиры, таннины, слизи, каучук, эфирные масла. Среди каучуконосных растений (их более 12 тысяч видов) практическое значение имеет растущая в тропиках гевея – представитель семейства Молочайные. В ее латексе содержится до 50 % каучука. В млечном соке опийного мака содержится до 20 алка-

лоидов, среди них – ценные для медицины морфин, кодеин, папаверин и др. *Опиум* называют затвердевший млечный сок незрелых коробочек опийного мака.

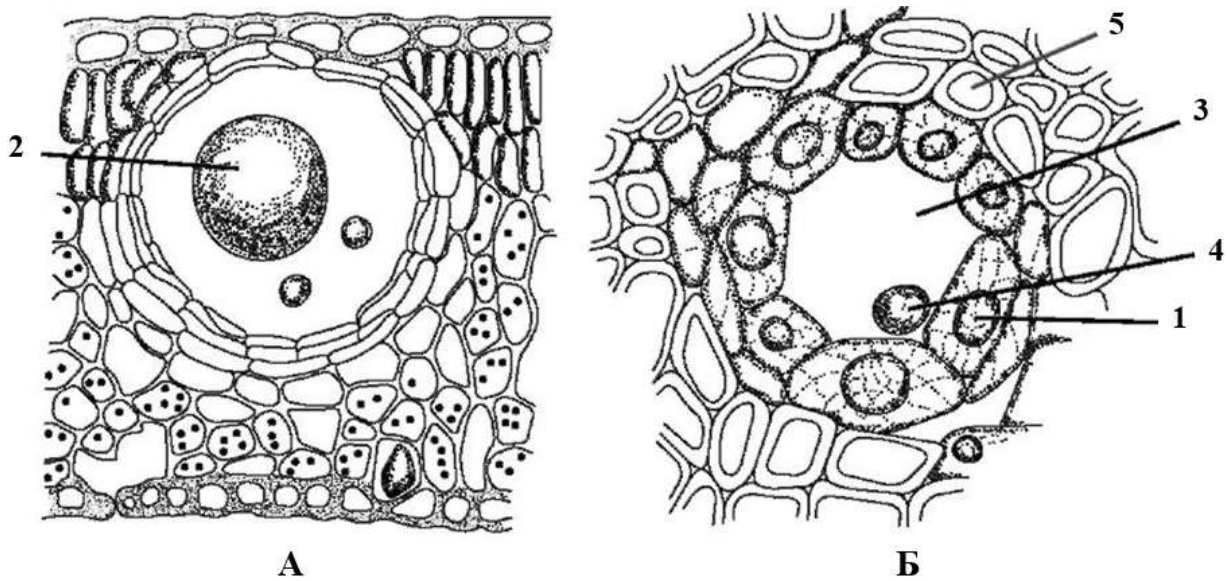


Рисунок 40 – Выделительные ткани:  
 лизигенное вместилище эфирных масел в листе лимона (А); схизогенное вместилище (смоляной ход) в древесине сосны (Б); 1 – клетки эпителия; 2 – капли эфирного масла; 3 – полость смоляного хода; 4 – капля смолы; 5 – склеренхима

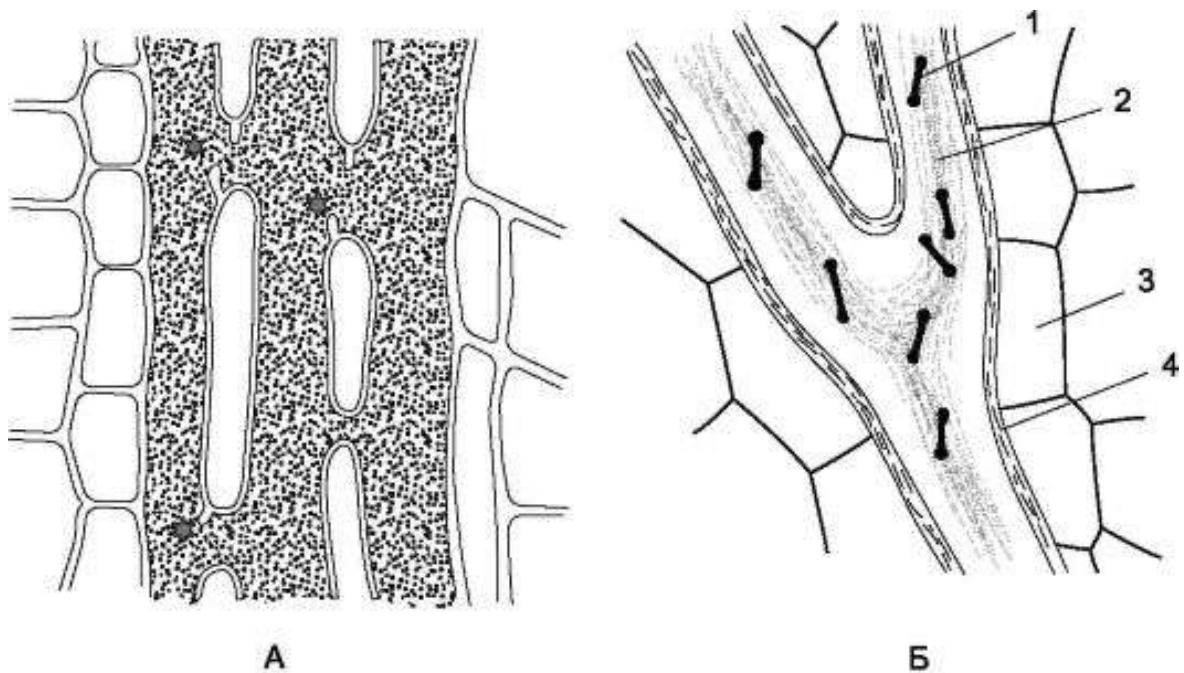


Рисунок 41 – Млечники:  
 А – членистый млечник в стебле латука ядовитого (звездочками отмечены места слияния клеток); Б – часть нечленистого млечника молочая;  
 1 – крахмальные зерна; 2 – цитоплазма; 3 – паренхима; 4 – оболочка млечника

Одноклеточные внутренние выделительные структуры представлены также *идиобластами* или небольшой их группой в эпидерме, основной паренхиме, паренхиме флоэмы. *Масляные клетки* типичны для представителей семейств Кирказоновые, Лавровые, Перечные. После накопления большого количества масла их протопласт отмирает и разрушается, а клеточная стенка нередко опробковевает. *Слизевые клетки* заполнены слизью, образующейся в процессе химической трансформации всего протопласта; они характерны для кактусовых, липовых, мальвовых и др. *Мирозиновые клетки* заполнены ферментом мирозином; они встречаются в вегетативных органах капустных, перечных, резедовых. Фермент мирозин участвует в образовании горчичного масла. *Кристаллоносные клетки* обычны для вегетативных органов многих растений. Обычно они содержат кристаллы щавелевокислого кальция (оксалата кальция). Углекислый кальций откладывается в клетках в виде гроздевидных *цистолитов*. Цистолиты разной формы встречаются у растений семейств Бурачниковые, Крапивные, Тыквенные.

### ***Вопросы для самопроверки***

#### *Образовательные ткани*

1. Что такое ткань? Какой процесс вызвал появление тканей у растений?
2. Почему до сих пор не создана единая классификация тканей?
3. По каким признакам можно классифицировать ткани? Перечислите основные системы классификации тканей и дайте их характеристику.
4. Что такое меристемы? Какова роль инициалей в составе меристем?
5. Какие стадии проходит клетка в процессе развития?
6. Как классифицируются меристемы по положению в теле растения?
7. Что такое первичные и вторичные меристемы?
8. Перечислите основные цитологические особенности образовательных тканей.
9. Что такое детерминированные меристемы?

## *Покровные ткани*

1. Что такое пограничные ткани? Каковы их характерные особенности?
2. Какие органы покрывает эпидерма?
3. Почему эпидерму называют сложной тканью?
4. Каков механизм работы устьиц? Почему у растений засушливых местообитаний число устьиц на единице площади листа больше, чем у растений из влажных мест?
5. В чем отличие трихомов от эмергенцев? Какие функции выполняют кроющие волоски?
6. Почему в онтогенезе растения на смену эпидерме приходит перидерма?
7. Какие физические свойства пробки обуславливают ее высокие защитные качества?
8. Как образуется корка?
9. Чем объяснить появление в процессе эволюции всасывающих тканей?
10. Где находится эндодерма?
11. Каковы особенности экзодермы как пограничной ткани?

## *Основные ткани*

1. Что такое паренхима? Каковы цитологические особенности паренхимных тканей?
2. Где находится хлоренхима и какие функции выполняет?
3. Чем можно объяснить различия в строении столбчатого и губчатого мезофилла?
4. Что такое внутренняя поверхность листа? За счет чего она может увеличиваться?
5. Что такое запасные вещества, в каких органах растения они могут накапливаться?
6. В каких структурах клетки запасаются такие вещества, как крахмал, белки, сахара, липиды?
7. Как называются растения, запасующие воду в надземных органах?
8. Как устроена аэренхима? Каковы ее функции?

## *Механические ткани*

1. Почему у наземных растений появились механические ткани?
2. Что такое колленхима? Какой признак лежит в основе выделения трех основных типов колленхимы?
3. Почему колленхима выполняет роль арматуры преимущественно в растущих органах?
4. Каковы особенности строения склеренхимы? Какое значение для человека имеют склеренхимные волокна?
5. Что такое склереиды, каково их происхождение в онтогенезе? Как классифицируются склереиды?
6. Какие типы механических нагрузок испытывает растение? В чем состоит разница между травянистыми и древесными растениями по распределению в их теле механических тканей?

## *Проводящие ткани*

1. Какие обстоятельства жизни на суше обусловили необходимость появления проводящих тканей?
2. Что такое восходящий и нисходящий транспорт веществ в растениях?
3. Перечислите общие черты ксилемы и флоэмы.
4. Какие основные типы клеток входят в состав ксилемы?
5. Что такое трахеальные элементы? В чем состоят черты отличия трахеид от сосудов?
6. Какие основные эволюционные изменения произошли в ряду превращений: трахеида – примитивный сосуд – совершенный сосуд?
7. Нарисовать основные типы утолщения стенок трахеальных элементов. Какие их типы присущи: а) протоксилеме? б) метаксилеме? в) вторичной ксилеме?
8. Из какой меристемы образуется метаксилема?
9. Что такое перфорация (перфорационная пластинка)? Где образуются перфорации и чем они отличаются от пор?
10. Почему транспорт веществ по ксилеме называется пассивным? За счет действия каких сил он осуществляется?
11. Какие вещества и в каком направлении проводятся по флоэме?
12. Можно ли сказать, что в состав флоэмы входят только живые клетки? Перечислите основные элементы флоэмы.

13. Нарисуйте ситовидную трубку и перечислите основные особенности строения члеников ситовидных трубок.
14. Каковы особенности строения и функции клеток-спутниц?
15. Какую роль выполняют в составе проводящих тканей механические элементы? Паренхима?
16. Что такое тилы?
17. Верно ли утверждение, что транспорт веществ по флоэме активный? Почему?
18. Что такое проводящие пучки?
19. Нарисуйте следующие типы проводящих пучков: а) коллатеральный; б) биколлатеральный; в) радиальный пентархный.
20. Какие типы проводящих пучков характерны: а) для стеблей однодольных растений? б) корней? в) стеблей травянистых двудольных растений?
21. Чем отличается открытый проводящий пучок от закрытого? Для каких групп растений они характерны?

### *Выделительные ткани*

1. Чем отличаются секреторные ткани от других постоянных тканей?
2. Какие вещества могут выделяться растениями?
3. Каковы цитологические особенности секреторных структур?
4. Чем отличаются наружные выделительные ткани от внутренних?
5. Что такое гидатоды? В чем состоит биологический смысл явления гуттации?
6. Где располагаются флоральные нектарники? Какова функция нектарников?
7. Что такое идиобласты? Какие типы идиобластов встречаются наиболее часто?
8. Чем отличаются схизогенные вместилища выделений от лизигенных? Приведите примеры растений с разными типами вместилищ.
9. Каково строение млечников и в чем состоят их функции?

## 4. ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ

В результате выхода растений на сушу в процессе эволюции их однородный таллом дифференцировался на органы, а органы – на ткани. Изменение условий жизни вследствие глубоких изменений климата явилось основной движущей силой адаптивной специализации растений.

**Орган** – это часть организма, имеющая определенное строение и выполняющая определенные функции. К вегетативным органам растений относятся *корень, стебель и лист*, составляющие тело высших растений. Тело низших растений (водоросли, лишайники) – *слоевище*, или *таллом*, не расчленено на вегетативные органы. Тело высших растений имеет сложное морфологическое или анатомическое строение. Оно последовательно усложняется от мохообразных до цветковых растений благодаря все большей расчлененности тела путем образования системы разветвленных осей, что приводит к увеличению общей площади соприкосновения с окружающей средой. У низших растений это *система талломов*, или *слоевищ*, у высших растений – *системы побегов и корней*.

### Общие закономерности строения вегетативных органов

Выделяются общие закономерности строения морфологических структур. *Полярность* – это различия между противоположными точками (полюсами) растительного организма или органа. Каждый орган имеет два полюса: *верхний* (терминальный, апикальный) и *нижний* (основной, базальный).

*Симметрия* – это такое расположение частей органа в пространстве, при котором плоскость симметрии рассекает предмет на зеркально подобные половины. Симметрией определяется закономерность расположения частей органа по отношению к оси, в частности расположение листьев на стебле. Различают органы несимметричные, моносимметричные, полисимметричные. *Несимметричные*, или *асимметричные* – это такие органы, через которые нельзя провести ни одной продольной плоскости симметрии (например, лист вяза, цветок канны). *Моносимметричные*, или *билатеральные* (двусторонне симметричные) – это органы, через которые можно привести одну плоскость симметрии (лист сирени, тополя, цветок гороха, шалфея). *Полисимметричные*, или *радиальные* – это органы, через которые



можно провести две и более плоскости симметрии (стебли с супротивным листорасположением, корнеплоды, цветок тюльпана). Вертикально расположенные органы называются *ортотропными*. Это прямостоячие стебли, отвесно расположенные стержневые корни. Органы, расположенные в горизонтальной плоскости, параллельно поверхности почвы, называют *плагиотропными*.

## 4.1. Корень и корневая система

### Морфология корня

**Функции корня.** *Корень* – основной орган высшего растения. Функции корней следующие:

всасывают из почвы воду и растворенные в ней минеральные соли, транспортируют их вверх по стеблю, листьям и репродуктивным органам. Функцию всасывания выполняют корневые волоски (или микоризы), расположенные в зоне всасывания;

благодаря большой прочности закрепляют растение в почве;

при взаимодействии воды, ионов минеральных солей и продуктов фотосинтеза синтезируют продукты первичного и вторичного метаболизма;

под действием корневого давления и транспирации ионы водных растворов минеральных веществ и органические вещества по сосудам ксилемы корня передвигаются по восходящему току в стебель и листья;

в корнях откладываются в запас питательные вещества (крахмал, инулин и др.);

в корнях осуществляется биосинтез вторичных метаболитов (алкалоиды, гормоны и другие БАВ);

синтезированные в меристематических зонах корней ростовые вещества (гиббереллины и др.) необходимы для роста и развития надземных частей растения;

за счет корней осуществляется симбиоз с почвенными микроорганизмами – бактериями и грибами;

с помощью корней происходит вегетативное размножение многих растений;

некоторые корни выполняют функцию дыхательного органа (монстера, филодендрон и др.);

корни ряда растений выполняют функцию «ходульных» корней (фикус баньян, панданус и др.);

корень способен к метаморфозам (утолщения главного корня образуют корнеплоды у моркови, петрушки и др.; утолщения боковых или придаточных корней образуют корневые клубни у георгин, земляных орешков, чистяка и др., укорачивание корней у луковичных растений).

*Корень* – осевой орган, обычно цилиндрической формы, с радиальной симметрией, обладающий геотропизмом. Растет до тех пор, пока сохраняется верхушечная меристема, покрытая корневым чехликом. На корне в отличие от побега никогда не образуются листья, зато, как и побег, корень ветвится, образуя *корневую систему*.

Корневая система – это совокупность корней одного растения. Характер корневой системы зависит от соотношения роста главного, боковых и придаточных корней.

**Типы корней и корневых систем.** В зародыше семени все органы растения находятся в зачаточном состоянии. Главный, или первый, корень развивается из *зародышевого корешка*. Главный корень расположен в центре всей корневой системы, стебель служит продолжением корня, и вместе они составляют ось первого порядка. Участок на границе между главным корнем и стеблем называется *корневой шейкой*. Этот переход от стебля к корню заметен по разной толщине стебля и корня: стебель более толстый, чем корень. Участок стебля от корневой шейки до первых зародышевых листьев – семядолей – называют *подсемядольным коленом*, или *гипокотилем* (рис. 42).

От главного корня в стороны отходят боковые корни очередных порядков. Такая корневая система называется стержневой (рис. 41), у многих двудольных растений она способна к ветвлению. Ветвистая корневая система – разновидность стержневой корневой системы. Боковое ветвление корня характеризуется тем, что новые корни закладываются на некотором расстоянии от верхушки и образуются эндогенно – во внутренних тканях материнского корня предшествующего порядка за счет активности перцикла. Чем больше отходит боковых корней от главного корня, тем больше площадь питания растения, поэтому существуют специальные агротехнические приемы, усиливающие способность главного корня образовывать боковые, например прищипывание или пикирование главного корня на 1/3 его длины. После пикирования некоторое время главный корень перестает расти в длину, в то время как боковые корни интенсивно растут.

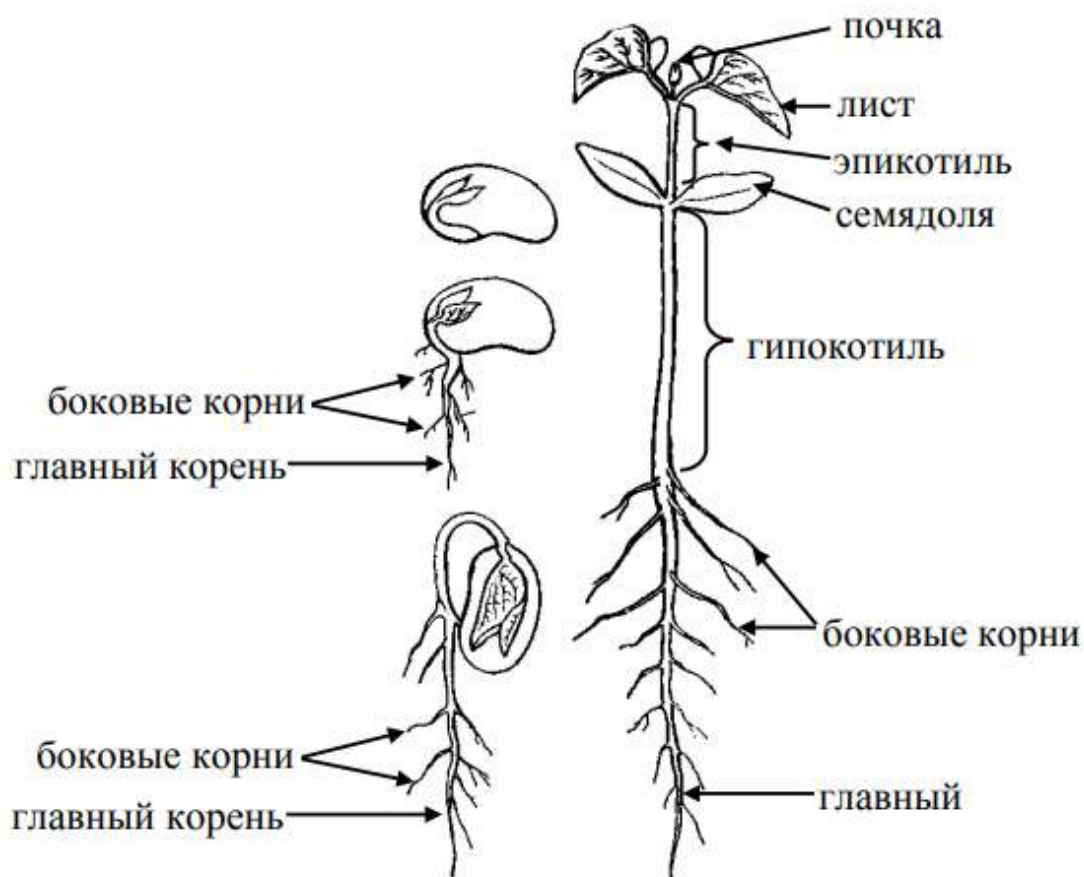


Рисунок 42 – Проросток семени фасоли

У двудольных растений главный корень, как правило, сохраняется всю жизнь, у однодольных зародышевый корешок быстро отмирает, главный корень не развивается, а от основания побега образуются *придаточные* корни, которые также имеют ответвления первого, второго и т. д. порядков. Такая корневая система называется *мочковатой* (рис. 43). Придаточные корни, как и боковые, закладываются эндогенно. Они могут образовываться на стеблях и листьях.

Способность растений развивать придаточные корни широко используется в растениеводстве при вегетативном размножении растений (размножение стеблевыми и листовыми черенками). Надземными стеблевыми черенками размножают иву, тополь, клен, смородину черную и др.; листовыми черенками – фиалку узамбарскую, или сенполию, некоторые виды бегоний. Подземными черенками видоизмененных побегов (корневищ) размножают многие лекарственные растения, например, ландыш майский, купену лекарственную и др. Некоторые растения образуют много придаточных корней при окучи-

вании нижней части стебля (картофель, капуста, кукуруза и др.), создавая тем самым дополнительное питание.

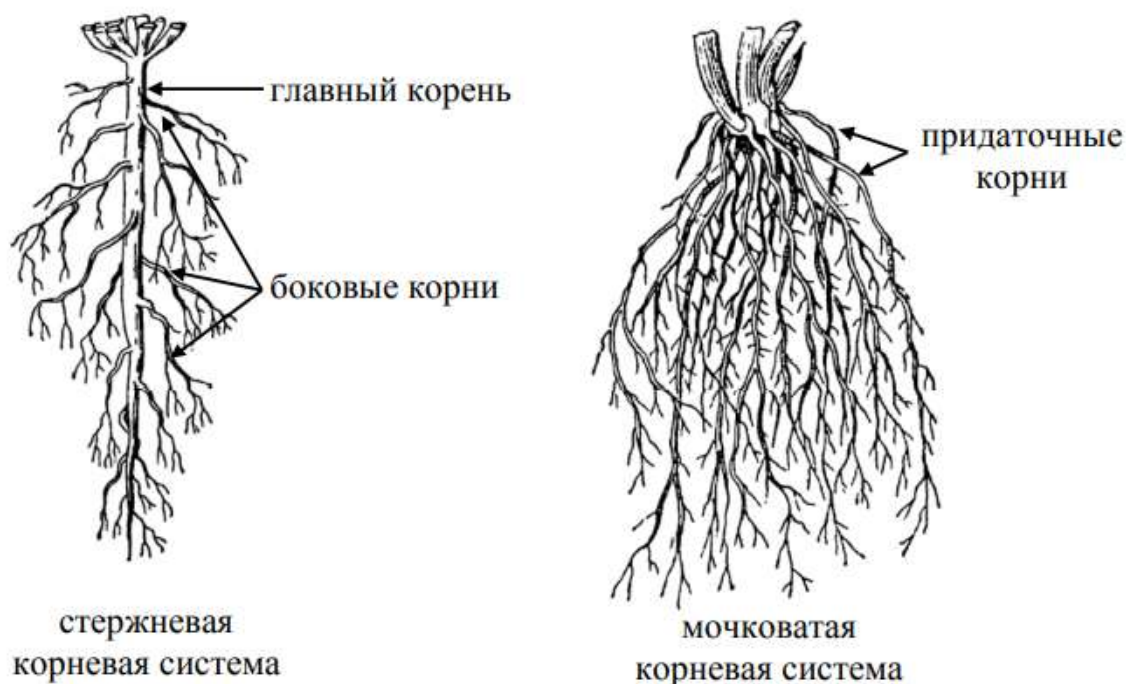


Рисунок 43 – Типы корневых систем

У высших споровых растений (плауны, хвощи, папоротники) главный корень вообще не возникает, у них формируются только придаточные корни, отходящие от корневища. У многих двудольных травянистых корневищных растений главный корень часто отмирает и преобладает система придаточных корней, отходящих от корневищ (сныть, крапива, лютик ползучий и др.).

По глубине проникновения в почву первое место принадлежит стержневой корневой системе: рекордная глубина проникновения корней, по некоторым сведениям, достигает 120 м. Однако мочковатая корневая система, обладая в основном поверхностным расположением корней, способствует созданию дернового покрова и предупреждает эрозию почвы.

Общая длина корней в корневой системе различна, некоторые корни достигают нескольких десятков и даже сотен километров. Например, у пшеницы длина всех корневых волосков достигает 20 км, а у озимой ржи общая длина корней первого, второго и третьего порядков свыше 180 км, а с присоединением корней четвертого порядка – 623 км. Несмотря на то, что корень растет всю жизнь, рост его ограничен влиянием корней других растений.

Степень развития корневых систем на разных почвах в разных природных зонах неодинакова. Так, в песчаных пустынях, где глубоко залегают грунтовые воды, корни некоторых растений уходят на глубину 40 м и более (злак селин, просопис сережкоцветный из семейства Бобовые и др.). Растения-эфемеры полупустынь имеют *поверхностную* корневую систему, которая приспособлена к быстрому впитыванию ранневесенней влаги, вполне достаточной для быстрого прохождения всех фаз вегетации растений. На глинистых, плохо аэрируемых подзолах таежной лесной зоны корневая система растений на 90 % сосредоточена в поверхностном слое почвы (10–15 см), растения имеют «питающие корни» (ель европейская). Например, у саксаула корни в разное время года используют влагу разных горизонтов.

Очень важный фактор в распределении корневой системы – влажность. Направление корней идет в сторону большей влажности, однако в воде и в переувлажненной почве корни ветвятся намного слабее.

Степень развития корневых систем, глубина проникновения корней и другие пластические характеристики корня зависят от внешних условий и в то же время наследственно закреплены за каждым видом растений.

**Зоны молодого корня.** В молодом корне различают: 1) зону деления, прикрытую корневым чехликом; 2) зону растяжения клеток, или зону роста; 3) зону всасывания, или зону корневых волосков; 4) проводящую зону (рис. 44). Зона деления представляет собой кончик корня, снаружи покрытый корневым чехликом, защищающим верхушечную, или апикальную, меристему. На ощупь молодой кончик корня скользкий из-за выделяемой клетками слизи. При росте корня в длину слизь снижает трение кончика корня о почву. По выражению академика В.Л. Комарова, корневым чехликом «роет землю», он защищает делящиеся клетки меристемы от механических повреждений, а также контролирует положительный геотропизм самого корня, т. е. способствует росту корня и проникновению его в глубь почвы. Корневым чехликом состоит из живых паренхимных клеток, в которых присутствуют крахмальные зерна. Под чехликом находится зона деления, или конус нарастания корня, представленный первичной образовательной тканью (меристемой). В результате активного деления верхушечной меристемы корня формируются все прочие зоны и ткани

корня. Зона деления молодого корня составляет в длину всего лишь 1 мм. От других зон внешне она отличается желтым цветом.

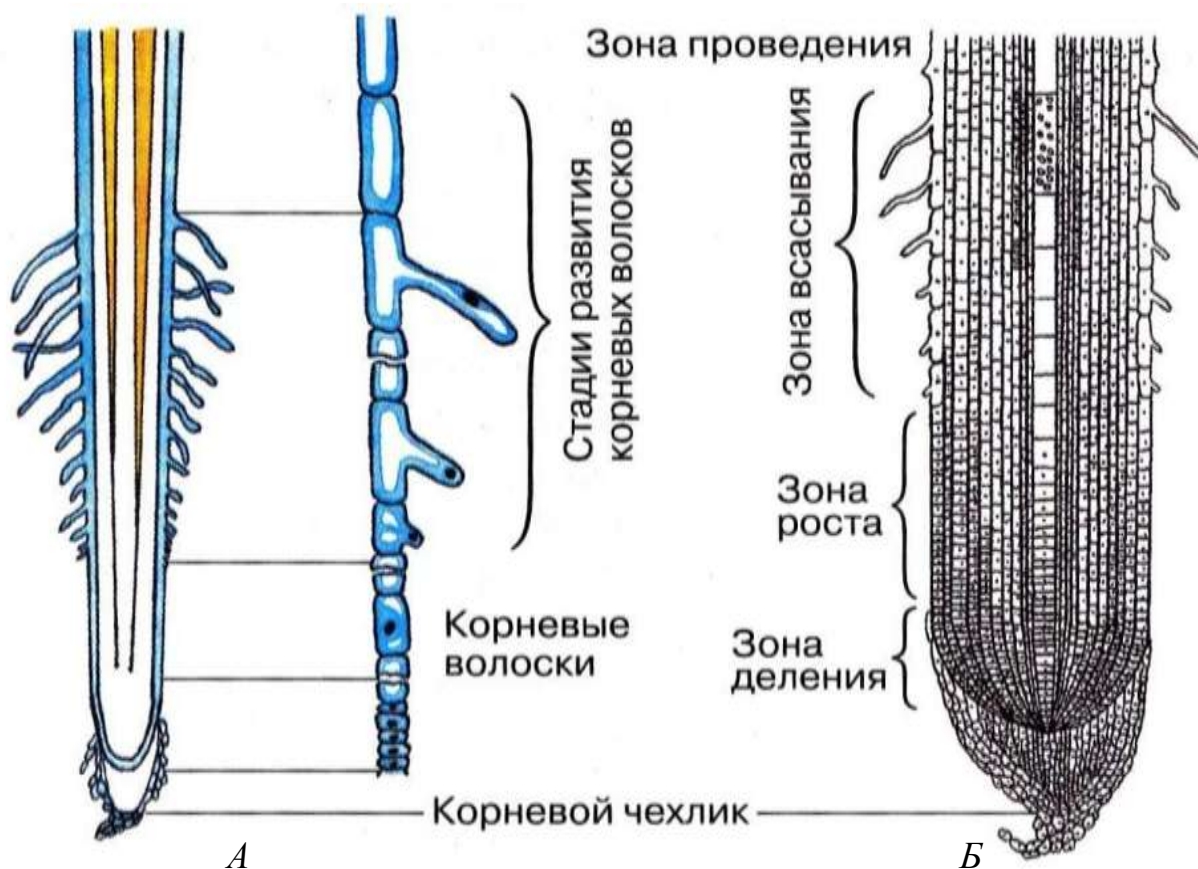


Рисунок 44 – Зоны корня:  
периферические клетки отдельных зон (А); схема строения корня (Б)

Зона растяжения, или зона роста, протяженностью в несколько миллиметров внешне прозрачна, состоит из практически неделящихся, но растягивающихся в продольном направлении клеток. Клетки увеличиваются в размерах, в них появляются вакуоли. Клетки характеризуются высоким тургором. В зоне растяжения происходит дифференциация первичных проводящих тканей и начинают образовываться постоянные ткани корня.

Выше зоны растяжения расположена зона всасывания. Ее протяженность 5–20 мм. Зона всасывания представлена корневыми волосками – выростами клеток эпидермы. С помощью корневых волосков происходит всасывание из почвы воды и растворов солей. Чем многочисленнее корневые волоски, тем больше всасывающая поверхность корня. На 1 мм у поверхности корня может быть расположено около 400 корневых волосков. Корневые волоски недолговечны, живут

10–20 дней, после чего отмирают. Длина корневых волосков у разных растений от 0,5–1,0 см. Молодые корневые волоски образуются над зоной растяжения, а отмирают над зоной всасывания, поэтому зона корневых волосков постоянно перемещается по мере роста корня и растение получает возможность поглощать воду и растворенные в ней питательные вещества из разных почвенных горизонтов.

Выше зоны всасывания начинается *зона проведения*, или *зона боковых корней*. Поглощенная корнем вода и растворы солей транспортируются по сосудам древесины вверх к надземным частям растения.

Между зонами корня нет резких границ, а наблюдается постепенный переход.

#### 4.1.1. Анатомическое строение корня

##### Первичное строение корня

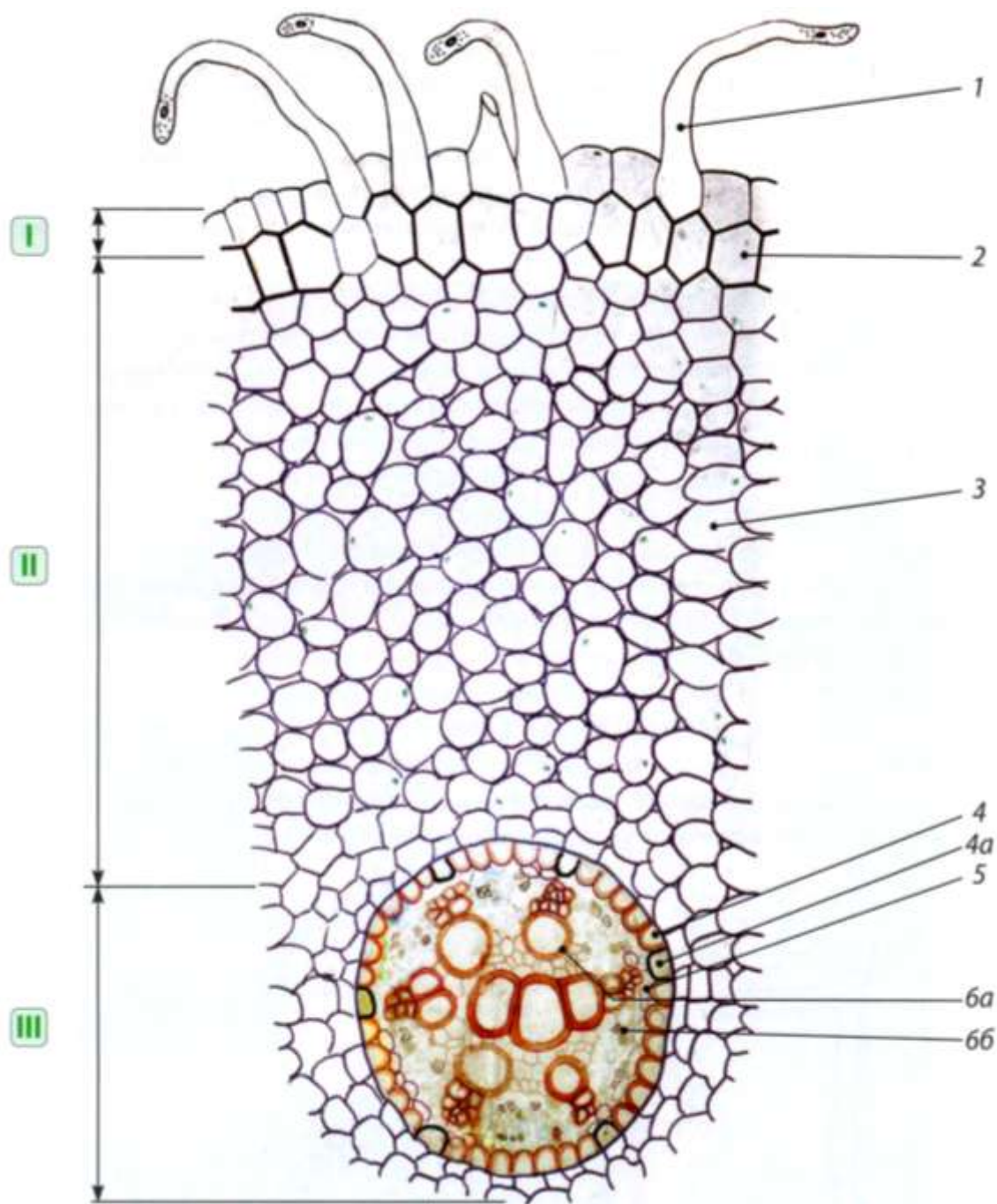
Первичное строение корня рассматривают в зоне всасывания, так как все ткани в этой зоне произошли из первичной меристемы. Первичное строение корня наблюдается в молодых корнях всех растений. У однодольных (рис. 45) оно сохраняется на всю жизнь, у двудольных же первичное строение корня сменяется на вторичное в результате деятельности вторичной образовательной ткани – камбия. На поперечном срезе корня различают три основные части:

- 1) ризодерму с корневыми волосками, или эпиблему;
- 2) первичную кору;
- 3) центральный осевой цилиндр.

*Эпиблема (всасывающая ткань)* представлена по периферии корня одним слоем живых вытянутых клеток, из которых образуются выросты – волоски. Под эпиблемой располагается *первичная кора*. Снаружи первичная кора состоит из крупных, плотно сомкнутых клеток, которые могут опробковеть и одревеснеть. Этот слой клеток образует *экзодерму*.

Некоторые клетки экзодермы не опробковывают, остаются тонкостенными и пропускают воду с различными питательными веществами в кору корня. По мере сдувания эпиблемы в зоне проведения экзодерма может опробковывать и выполнять функцию эпиблемы. Экзодерма не у всех растений хорошо выражена. Внутри от экзодермы расположена *первичная кора – мезодерма*, основную массу которой составляет паренхима. Клетки ее крупные, округлой формы, тонкостенные, с межклетниками. На плотных и переувлажненных поч-

вах, где растению не хватает воздуха, межклетники наиболее крупные, что способствует развитию воздухоносной ткани корня – *аэренхимы*. Через первичную кору проходит вода и растворенные соли от эпиблемы к центральному цилиндру. В паренхиме первичной коры откладываются запасные питательные вещества.



*Рисунок 45 – Первичное строение корня однодольного (купены):  
 I – покровная ткань: 1 – ризодерма; II – первичная кора: 2 – экзодерма,  
 3 – мезодерма, 4 – подковообразная эндодерма, 4а – пропускные клетки;  
 III – центральный осевой цилиндр: 5 – перицикл; радиальный сосудисто-  
 волокнистый пучок: 6а – первичная ксилема, 6б – первичная флоэма*



Внутренний слой первичной коры – *эндодерма*. В молодом возрасте эндодерма состоит из тонкостенных живых клеток, которые впоследствии на радиальных стенках утолщаются в виде *поясков Каспари* (рис. 46).

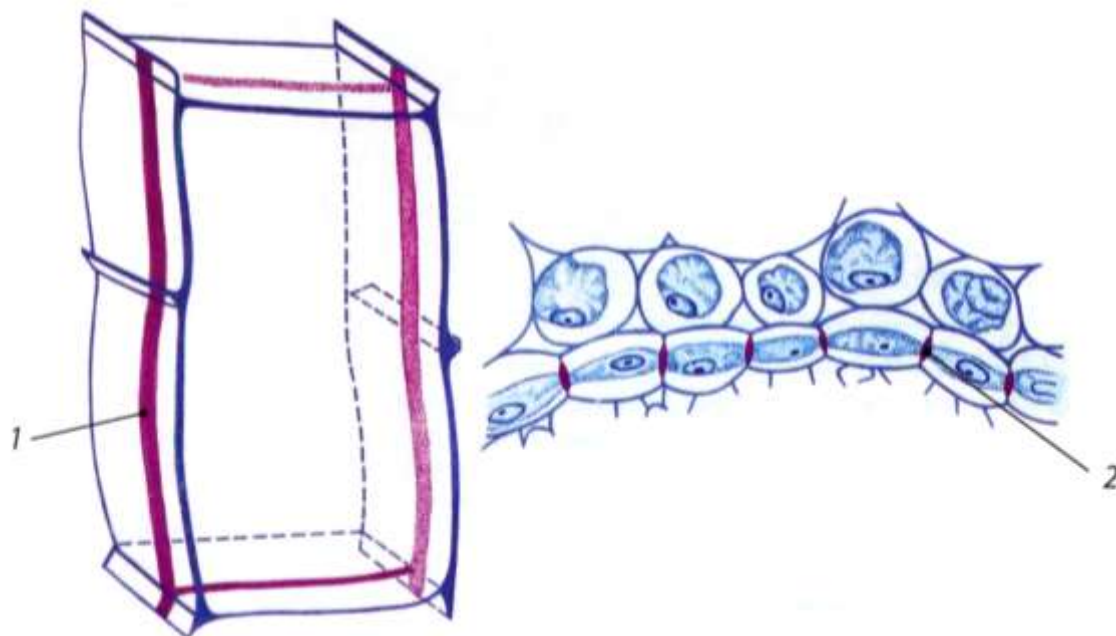


Рисунок 46 – Схема строения клетки эндодермы: общий вид (А); поперечный разрез клетки (Б); 1 – пояска Каспари; 2 – пятка Каспари

Стенки клеток эндодермы утолщены неравномерно. У двудольных растений утолщения стенки распространяются на радиальные стенки клетки, у однодольных – на три внутренние стенки клетки, формируя подковообразную эндодерму. У большинства однодольных растений пояски Каспари видны только на ранних этапах формирования эндодермы. Некоторые клетки поясков Каспари остаются живыми, с тонкими целлюлозными стенками, через которые осуществляется физиологическая связь между корой и центральным (осевым) цилиндром. Это так называемые *пропускные клетки*. Расположены они против участков древесины. Клетки Каспари контролируют передвижение веществ из коры в центральный цилиндр. Эндодерма плотным кольцом окружает центральный осевой цилиндр. У голосеменных и двудольных растений дифференциация эндодермы заканчивается, у однодольных идут дальнейшие изменения: на внутренней поверхности первичных стенок откладывается *суберин*; образуется толстая вторичная целлюлозная стенка, которая впоследствии одревесневает. Наружные слои стенки практически не утолщаются.

Формирование *центрального (осевого) цилиндра* начинается с образования его наружного слоя – *перицикла*. Перицикл состоит из одного слоя живых меристематических клеток, имеющих паренхимную форму. В перицикле закладываются боковые корни, у некоторых растений формируются зачатки придаточных почек, т. е. это своего рода корнеродный слой. У двудольных растений перицикл участвует во вторичном утолщении корня, частично формируя камбий и феллоген. Под перициклом в центральной части осевого цилиндра расположен один радиальный закрытый сосудисто-волокнистый пучок. Здесь формируются клетки боковой меристемы – прокамбия, дающие начало *первичной флоэме*, а позднее – *первичной ксилеме*, чередующихся между собой. Первичная флоэма и первичная ксилема закладываются по кругу, центростремительно, причем клетки ксилемы растут быстрее флоэмы и занимают центральное положение в корне. Образованная структура проводящей ткани получила название *радиального проводящего пучка*. Древесина от центра расходится в виде многолучевой звезды у однодольных растений и в виде 2-, 3-, 4- или 5-лучевой у большинства двудольных (рис. 47). У некоторых однодольных количество лучей может достигать 20 и более. Находящаяся в центре корня древесина выполняет не только функцию проведения воды и питательных веществ, но и механическую функцию, так как является наиболее прочной частью корня. У однодольных и папоротников первичная структура корня сохраняется всю жизнь.

На корнях многих двудольных растений эндогенно из перицикла образуются так называемые *придаточные почки*. В дальнейшем из них развиваются надземные облиственные побеги: корневые отпрыски, или корневая поросль. К корнеотпрысковым растениям относятся: осина, тополь, серая ольха, ивы, сирень, барбарис, белая акация, облепиха, малина, ежевика, вишня, слива, молочай, вьюнок, иван-чай, одуванчик, хрен, осот розовый, бодяк разнолистный, щавель домашний, щавель малый и многие другие. При отмирании материнского растения корневая поросль может существовать самостоятельно. Корневая поросль способствует вегетативному размножению. Придаточные почки образуются и на участках корня, например, у некоторых сорных растений (осот розовый, бодяк разнолистный), что затрудняет борьбу с этими сорняками.

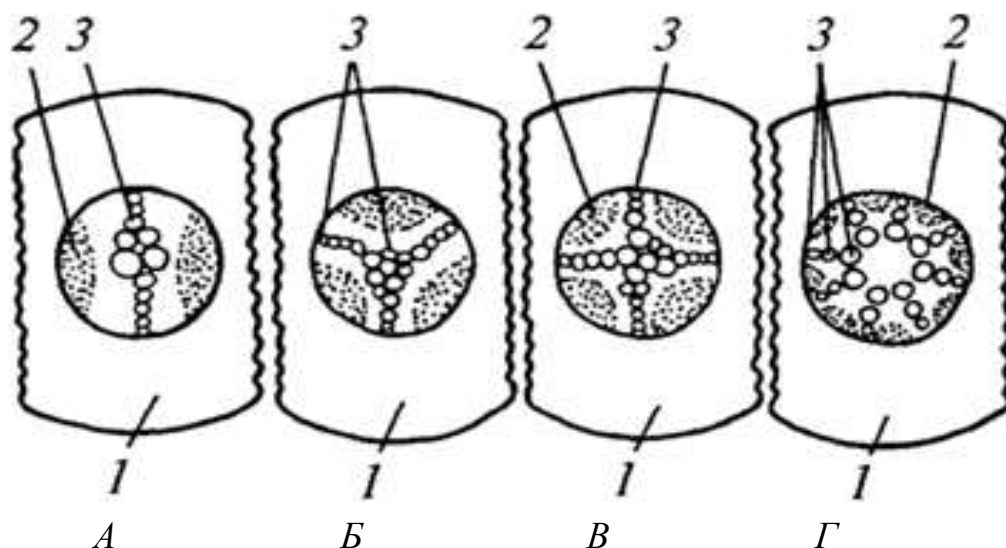


Рисунок 47 – Различные типы первичного строения центрального осевого цилиндра корня: диархный (А), триархный (Б), тетраархный (В), полиархный (Г)  
1 – первичная кора; 2 – первичная флоэма; 3 – первичная ксилема

### Вторичное строение корня

У современных голосеменных и большинства двудольных растений корни способны ко вторичному утолщению за счет камбия, который возникает из прокамбия (камбиальных дуг) за счет тангентального деления тонкостенных клеток, расположенных с внутренней стороны от флоэмных тяжей. На поперечном срезе клетки камбия представлены вогнутыми внутрь дугами (рис. 48). Клетки камбия образуют к центру *вторичную ксилему (древесину)*, а к периферии – *вторичную флоэму (луб)*. Вторичной ксилемы всегда бывает больше, чем вторичной флоэмы, и она оттесняет камбий наружу.

При этом дуги камбия сначала выпрямляются, а затем принимают выпуклую форму.

Когда дуги камбия достигают перицикла, его клетки тоже начинают делиться и образуют *камбий межпучковый*, а тот, в свою очередь, – *сердцевинные лучи*, представленные паренхимными клетками, отходящими от лучей первичной ксилемы. Сердцевинные лучи, образованные межпучковым камбием, – это изначально «первичные лучи».

Таким образом, в результате деятельности камбия в корне между лучами первичной ксилемы формируются открытые коллатеральные сосудисто-волокнистые пучки, число которых равно числу лучей первичной ксилемы. Первичная флоэма при этом оттесняется вторичными тканями к периферии и сплющивается (рис. 49).

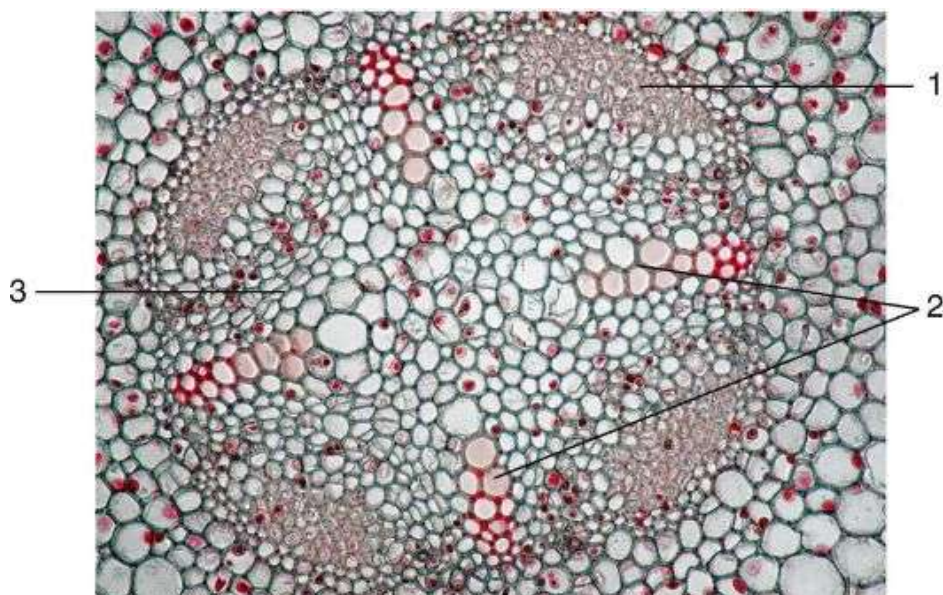


Рисунок 48 – Переход от первичного ко вторичному строению корня:  
 1 – участки флоэмы; 2 – четыре луча ксилемы; 3 – дуги камбия

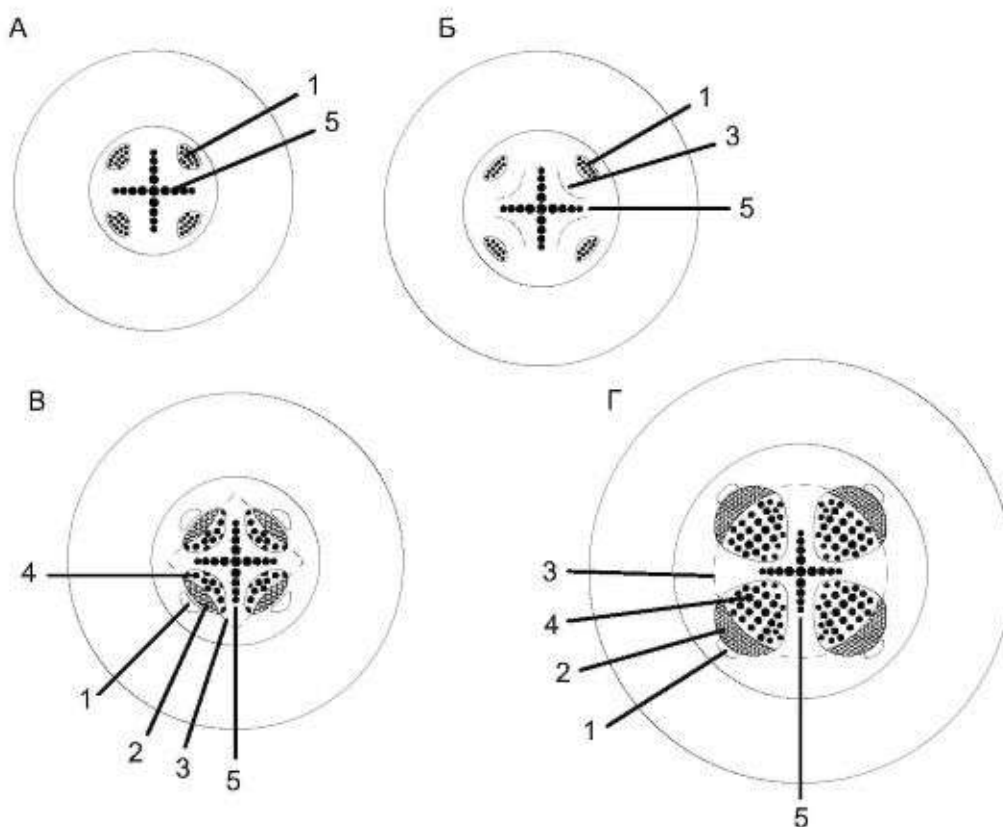


Рисунок 49 – Схема развития вторичного строения в корне:  
 А – первичное строение; Б – заложение камбия; В – начало образования вторичных коллатеральных пучков; Г – вторичное строение корня:  
 1 – первичная флоэма; 2 – вторичная флоэма; 3 – камбий;  
 4 – вторичная ксилема; 5 – первичная ксилема

В перицикле, кроме межпучкового камбия, может закладываться *феллоген*, дающий начало *перидерме* – вторичной покровной ткани. При тангентальном делении клеток феллогена наружу отделяются клетки пробки, а внутрь – клетки феллодермы. Непроницаемость клеток пробки, пропитанных суберином, является причиной изоляции первичной коры от центрального осевого цилиндра. Первичная кора при этом постепенно отмирает и сбрасывается. Все ткани, располагающиеся от периферии до камбия, входят в понятие «*вторичная кора*». В самом центре осевого цилиндра сохраняются лучи первичной ксилемы (от 1 до 5), между которыми располагаются открытые коллатеральные пучки в количестве, соответствующем лучам первичной ксилемы (рис. 50).

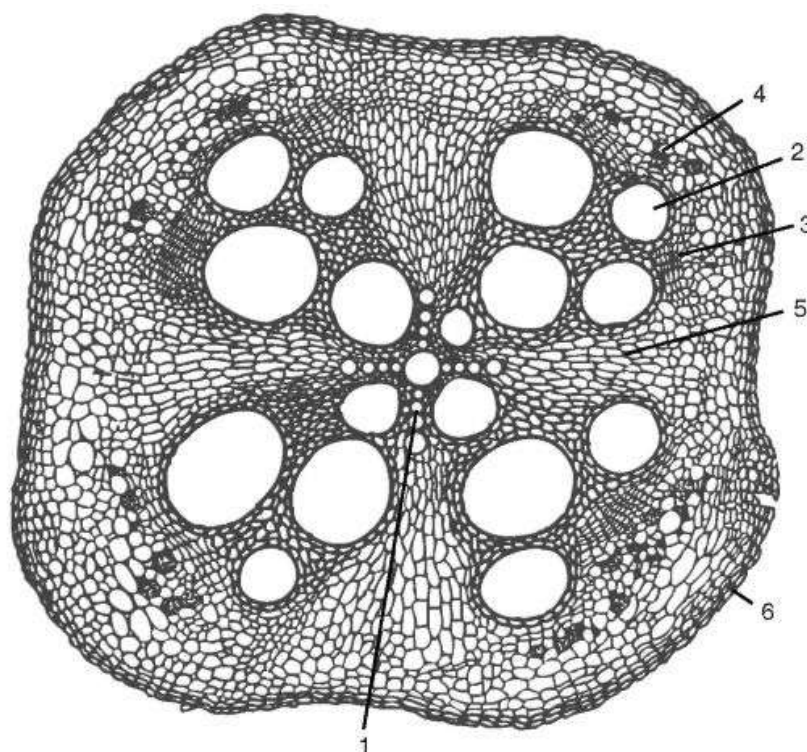


Рисунок 50 – Вторичное строение корня тыквы:

1 – остаток первичной ксилемы (четыре луча); 2 – сосуды вторичной ксилемы;  
3 – камбий; 4 – вторичная флоэма; 5 – сердцевинный луч; 6 – пробка

#### 4.1.2. Специализация и метаморфозы корней

У многолетних растений запасные вещества, используемые при возобновлении роста, могут откладываться в различных тканях и органах. Вместителями этих веществ нередко служат и корни. Видоизменяться могут все типы корней – главный, боковые и придаточные. Обычно *запасающие корни* сильно утолщены и паренхиматизированы

по сравнению с обычными корнями, причем запасаящая паренхима может быть сильно развита в различных тканях – в первичной или вторичной коре, в древесине или в сердцевине. По происхождению и внешней структуре различают два типа запасяющих корней: *корнеплоды* и *корнеклубни*.

**Корнеплоды** – формируются в первый год жизни двулетнего растения. Морфологически представляют собой совокупность главного корня, гипокотилия и укороченного стебля с розеткой листьев.

В образовании корнеплода могут участвовать различные части растения: *разросшаяся базальная часть главного корня, утолщенный гипокотиль* и др. (рис. 51).

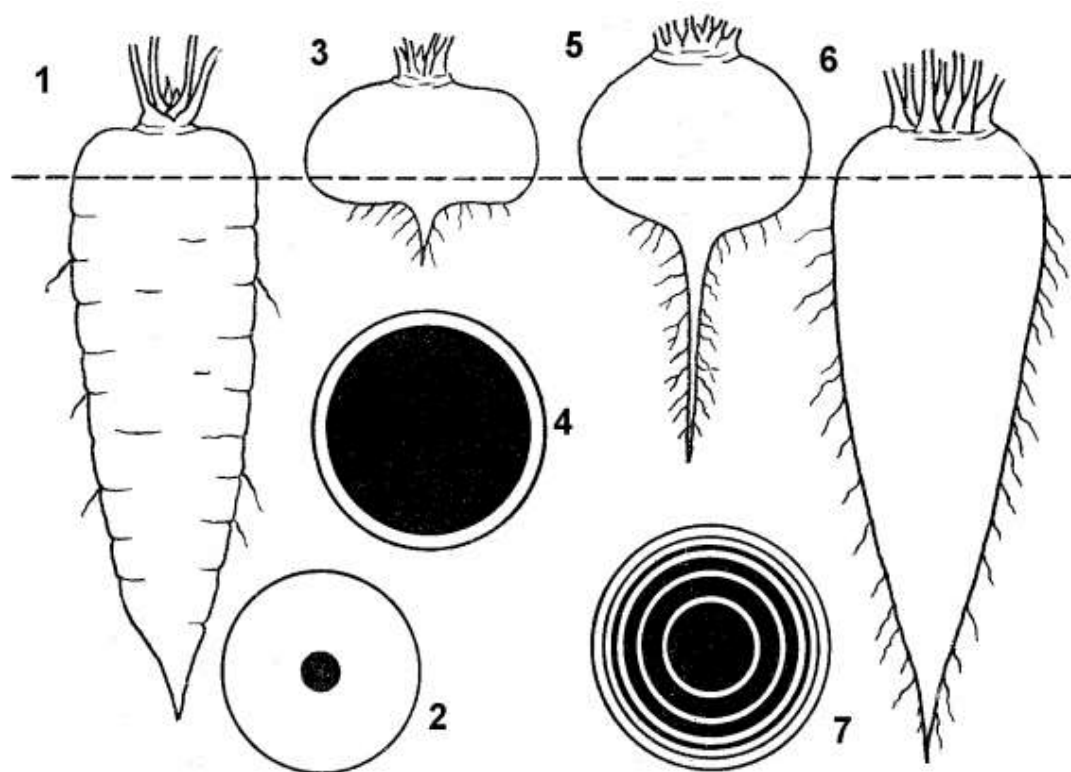
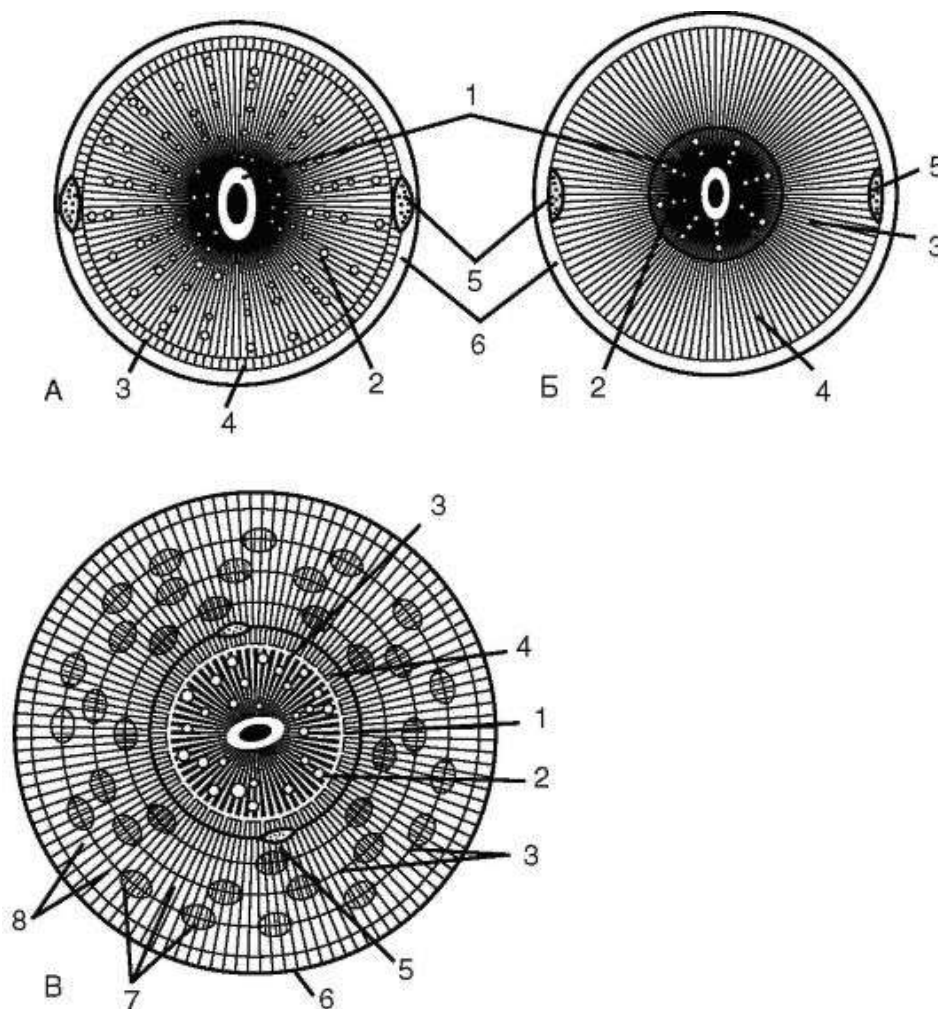


Рисунок 51 – Корнеплоды: моркови (1, 2); репы (3, 4); свеклы (5, 6, 7)  
(на поперечных срезах ксилема показана черным; пунктирной линией  
обозначена граница стебля и корня)

Короткокорнеплодные сорта представителей семейства Капустные (редис, репа) имеют плоский или округлый клубень, большая часть которого представлена *разросшимся гипокотилем*. Такие корнеплоды имеют вторичное анатомическое строение при диархной (двулучевой) первичной ксилеме и хорошо развитой вторичной, выполняющей запасящую функцию. Клубень длиннокорнеплодных сортов представителей семейства Сельдерейные (морковь, пастернак,

петрушка) состоит из утолщенной *базальной части главного корня*. Эти корнеклубни также имеют диархную первичную ксилему, но *запасную функцию выполняет разросшаяся вторичная флоэма*. Корнеплод свеклы имеет поликамбиальное строение, которое достигается многократным заложением камбиальных колец и поэтому имеет *многочетчатое расположение проводящих тканей* (рис. 52).



*Рисунок 52 – Схема строения корнеплодов:*

*A – тип редьки; Б – тип моркови; В – тип свеклы; 1 – первичная ксилема; 2 – вторичная ксилема; 3 – камбий; 4 – вторичная флоэма; 5 – первичная флоэма; 6 – перидерма; 7 – проводящие пучки; 8 – запасная паренхима*

**Корнеклубни (корневые шишки)** – видоизменения боковых и придаточных корней (георгин, чистяк, ятрышник, батат) (рис. 53). Они образуют придаточные почки и служат не только для перезимовки, но и для вегетативного размножения. У ямса, тропического однодольного растения, корнеклубни весят до 40–50 кг (чаще 5–6 кг).

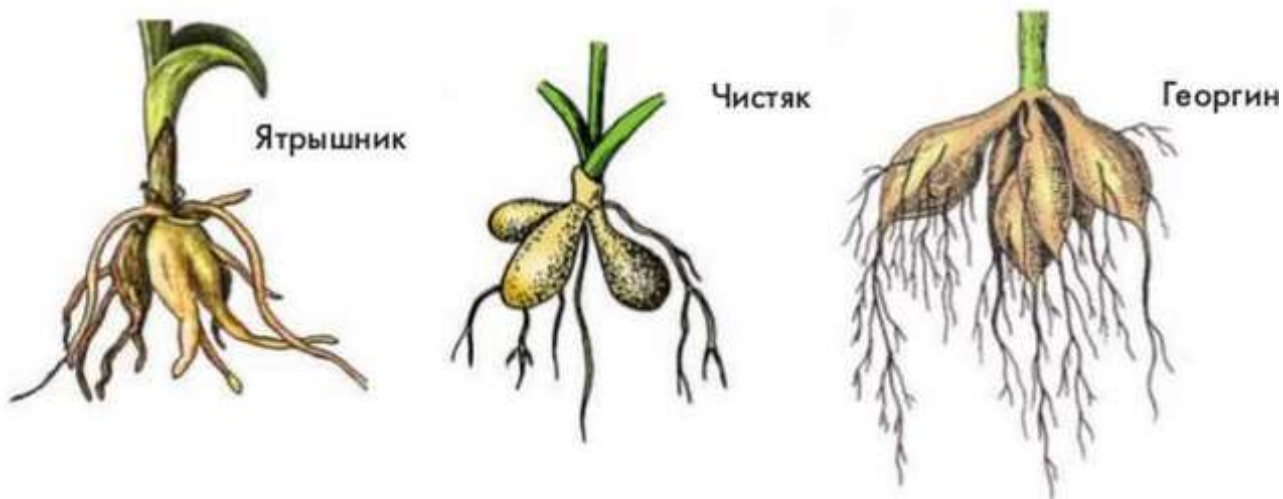


Рисунок 53 – Корнеклубни

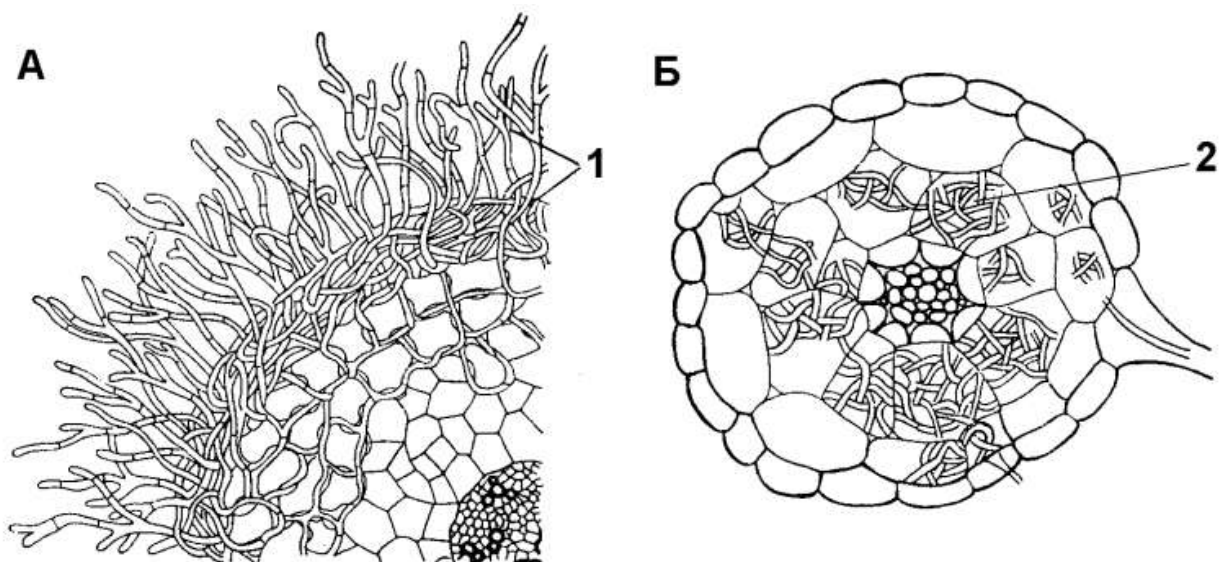
**Контрактильные корни** по строению близки к запасным. Они характерны для луковичных однодольных (лук) и некоторых корневищных двудольных (пион) растений. Это длинные и крепкие мясистые корни, растущие вертикально вниз. В коровой паренхиме у них содержится много глюкозы, которая очень быстро расходуется. При этом корень укорачивается и становится поперечно-морщинистым, а растение втягивается в глубь почвы.

**Микориза.** Корни большинства растений могут вступать в симбиоз с почвенными грибами, называемый *микоризой*. Гифы гриба либо снаружи оплетают корень (такую микоризу называют *эктотрофной*, или *эктомикоризой*), либо они проникают в глубь корня и живут в его клетках, где сильно ветвятся, образуя клубок (такую микоризу называют *эндотрофной*, или *эндомикоризой*) (рис. 54). В некоторых случаях сочетаются оба типа микоризы.

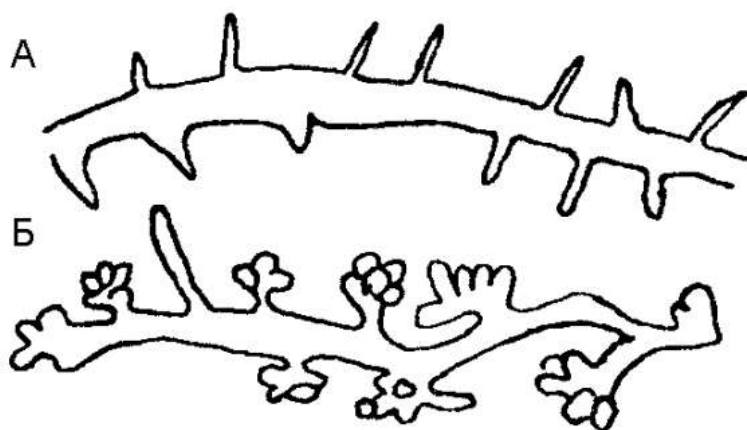
Микоризные корни, как правило, не имеют корневых волосков. Их апикальный рост рано прекращается, а необычное ветвление приводит к образованию своеобразных утолщений (рис. 55).

Питание растений, осуществляемое с помощью гриба, называют *микотрофным*. Гриб разлагает некоторые находящиеся в почве минеральные соединения, способствуя, таким образом, их усвоению растениями. Из этих веществ особенно важное значение имеют соединения фосфора и азота. Увеличивая концентрацию клеточного сока, минеральные вещества повышают сосущую силу клеток, усиливая поступление в корень воды.





*Рисунок 54 – Микоризы на поперечном срезе:  
 А – эктомикориза сосны; Б – эндомикориза пшеницы; 1 – гифы гриба;  
 2 – клетки коровой паренхимы с гифами гриба*



*Рисунок 55 – Обычный (А) и микоризный (Б) корни ели*

Благодаря ферментативной деятельности гриб гидролизует находящиеся в клетках корня углеводы. Часть их идет на питание самого гриба, а неиспользованные углеводы поступают в клеточные вакуоли, способствуя, как и минеральные вещества, увеличению сосущей силы клеток.

Гриб способен также поглощать воду даже из относительно сухой почвы. Таким образом, микориза осуществляет не только минеральное питание, но и водоснабжение растений. Увеличение всасывающей поверхности корней за счет микоризы намного выгоднее, поскольку на построение 1 см корня требуется в тысячи раз больше энергии, чем на 1 см гифов гриба.

Микоризы защищают корни от заражения их патогенными организмами. Используя углеводы, поступающие в корень по нисходящему току, микоризные грибы не дают им возможности нормально развиваться в клетках растения-хозяина, а, вырабатывая вещества типа антибиотиков, способствуют их уничтожению.

Не случайно поэтому микориза широко распространена в природе. Она отмечена более чем у 70 % голосеменных и покрытосеменных, а также у 60 % высших споровых растений. Некоторые цветковые растения, например, орхидные, вообще не могут развиваться без микоризы. Не образуют ее представители семейств крестоцветных, маковых, крапивных, осоковых, произрастающие на богатых нитратами почвах. Она не обнаружена у мхов, а также у насекомоядных и паразитических цветковых растений.

Затраты энергии на микоризу у растений могут достигать 1/3 и даже 1/2 всех продуктов фотосинтеза, который они осуществляют. Поэтому при улучшении условий почвенного питания (например, при удобрении луга) многие растения «отказываются» от микоризы.

**Клубеньки.** У растений, главным образом у бобовых, встречается и другой тип симбиоза – с азотофиксирующими бактериями из рода *Rhizobium*. Растение реагирует на их внедрение активными делениями клеток молодого корня, приводящими к образованию опухоли, имеющей вид клубенька (рис. 56). Живущие в нем бактерии фиксируют молекулярный азот, переводя его в соединения, легко усваиваемые растениями, которые, в свою очередь, обеспечивают бактерии органическими питательными веществами. По сравнению со свободно живущими азотофиксирующими бактериями, затрачивающими 50–100 и более граммов углеводов на фиксацию 1 грамма азота, бактерии-симбионты очень экономны и используют всего 3–4 грамма углеводов на 1 грамм азота. Фиксированный клубеньковыми бактериями азот остается в растениях, поэтому они успешно растут на почвах, бедных азотом.

Имеется много рас клубеньковых бактерий, и не все они характеризуются высокой азотфиксирующей способностью. Образование многочисленных мелких клубеньков на боковых корнях вызывают обычно малоэффективные расы этих бактерий. Наиболее энергичный процесс усвоения азота происходит внутри крупных клубеньков, развивающихся на главном корне. Не все бобовые способны к симбиотическим связям с клубеньковыми бактериями. Из 13 000 видов этого семейства клубеньки на корнях обнаружены примерно у 10 % видов.

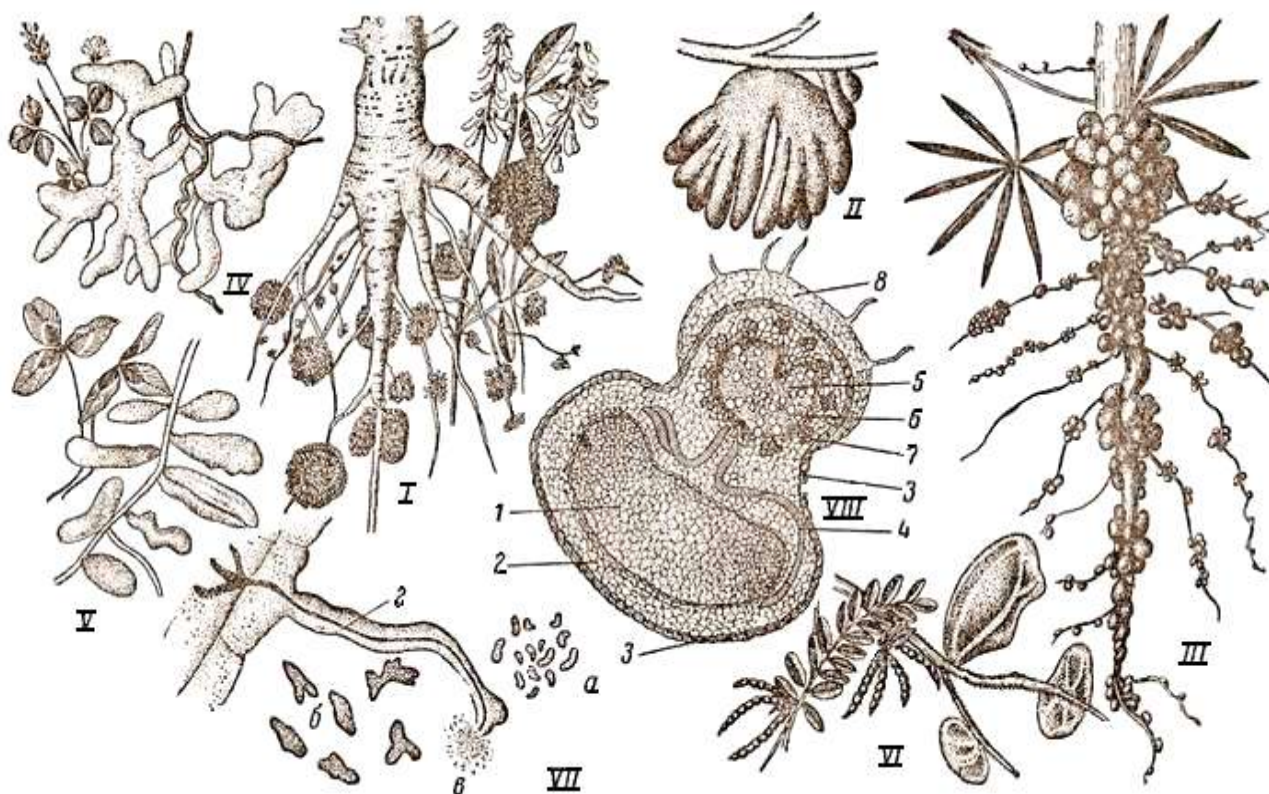


Рисунок 56 – Азотфиксирующие бактерии на корнях бобовых растений:  
 I – корень донника; II – клубенек на корне донника; III – корень люпина;  
 IV – клубеньки люцерны; V – клубеньки клевера; VI – клубеньки сераделлы;  
 VII – клубеньковые бактерии (а – бактерии; б – бактероиды; в – проникновение  
 бактерий в корневую волосок; г – бактероидный тяж); VIII – клубенек люпина  
 в разрезе (1 – бактероидная ткань, 2 – кора клубенька, 3 – пробковая ткань,  
 4 – водоносные трахеиды, 5 – древесина корня, 6 – камбий корня, 7 – лубяные  
 волокна, 8 – первичная кора)

Симбиоз с азотфиксаторами требует от растения значительных затрат энергии, в среднем 10 % продуктов фотосинтеза (иногда до 30 %). Этим объясняется более низкий (примерно в два раза) урожай зернобобовых культур по сравнению с зерновыми злаками.

**Корни-присоски.** Для питания растений-паразитов служат *корни-присоски*. У повилики с рано отмирающим первичным корнем стебель, обвивающийся вокруг растения-хозяина, образует выросты – *гаустории*, проникающие в древесину и обеспечивающие повилику питанием.

Многие видоизменения корней связаны с *опорной функцией*.

**Досковидные корни** – отходят от ствола на высоте 1–3 м и напоминают доски. Окружая сравнительно тонкий ствол, они повышают его устойчивость (некоторые фикусы, стеркулия).

**Ходульные корни** характерны для растений мангровых зарослей (авиценния, ризофора), подверженных действию приливов и отливов. Это стеблевые придаточные корни, верхняя часть которых оголяется во время отлива. Благодаря сильно разветвленным ходульным корням деревья могут сохранять устойчивость на зыбком илистом грунте, распределяя массу на большую площадь опоры (лыжный эффект). Небольшие ходульные корни есть у кукурузы. Прочность корней достигается мощным развитием склеренхимы.

**Корни-подпорки** развиваются у бенгальского фикуса, или баньяна (рис. 57). При этом на крупных горизонтальных ветвях взрослого растения образуются придаточные корни, свешивающиеся вниз. Достигнув земли, они укореняются, утолщаются и становятся похожими на стволы. Каждое такое дерево похоже на рощу, занимающую площадь до 2 га.

У других видов фикуса корни ведут себя иначе. Семена этих растений прорастают в кроне какого-либо дерева, куда их заносят птицы или животные. Корень проростка растет вниз и закрепляется в почве. Его разветвления оплетают ствол растения-хозяина. Срастаясь между собой, корни образуют «чехол», сдавливающий ствол, который постепенно отмирает. А фикус выносит свою крону в первый ярус древостоя, к свету. Такие растения называют *душителями*.

**Корни-прицепки.** Опорную роль играют и корни-прицепки, свойственные некоторым лианам, например, плющу и ванили. С их помощью растения поднимаются вверх по стволам деревьев или другим опорам.

**Воздушные корни,** не соприкасающиеся с субстратом, образуются у многих тропических эпифитов из семейств орхидных, ароидных и бромелиевых. *Эпифиты* – это растения, поселяющиеся на других растениях, но не паразитирующие на них. Ризодермы с корневыми волосками такие воздушные корни не имеют. Вместо этого у них развивается многослойная ткань – *веламен*, имеющая вид серебристо-серого покрова. Клетки веламена бывают разной формы. Они всегда плотно сомкнуты и лишены живого содержимого. Оболочки клеток неравномерно утолщены. Клетки веламена всасывают влагу из воздуха капиллярным путем через поры.

**Пневматофоры** – дыхательные корни, обладающие отрицательным геотропизмом и растущие вертикально вверх, свойственны некоторым субтропическим и тропическим растениям, растущим на бедных кислородом почвах. Например, у болотного кипариса они

располагаются вокруг ствола дерева, выступая над поверхностью почвы в виде пеньков высотой до нескольких десятков сантиметров. У мангрового дерева авиценнии (рис. 58) дыхательные корни поднимаются вертикально из почвы; на концах этих корней имеется система отверстий, через которые воздух поступает в корни. В пневматофорах хорошо развита губчатая ткань с межклетниками, по которым воздух попадает к подземным корням, погруженным в болотистую почву.



*Рисунок 57 – Корни-подпорки баньяна*



*Рисунок 58 – Пневматофоры Avicennia marina*

### 4.1.3. Корень как орган поглощения воды и минеральных элементов

*Поглощение корнем и передвижение воды и минеральных веществ.* Поглощение из почвы и передвижение к наземным органам воды и минеральных веществ – одна из важнейших функций корня. Эта функция возникла у растений в связи с выходом на сушу. Строение корня приспособлено для поглощения воды и элементов питания из почвы. Вода попадает в тело растения через ризодерму, поверхность которой сильно увеличена благодаря наличию корневых волосков. В этой зоне в стеле корня формируется проводящая система корня – ксилема, необходимая для обеспечения восходящего тока воды и минеральных веществ.

Поглощение воды и минеральных веществ растением происходит независимо друг от друга, так как эти процессы основаны на различных механизмах действия. Вода проходит в клетки корня пассивно, а минеральные вещества поступают в клетки корня в основном в результате активного транспорта, идущего с затратами энергии.

Вода поступает в растение в основном по закону осмоса. Корневые волоски имеют огромную вакуоль, обладающую большим осмотическим потенциалом, который обеспечивает поступление воды из почвенного раствора в корневой волосок.

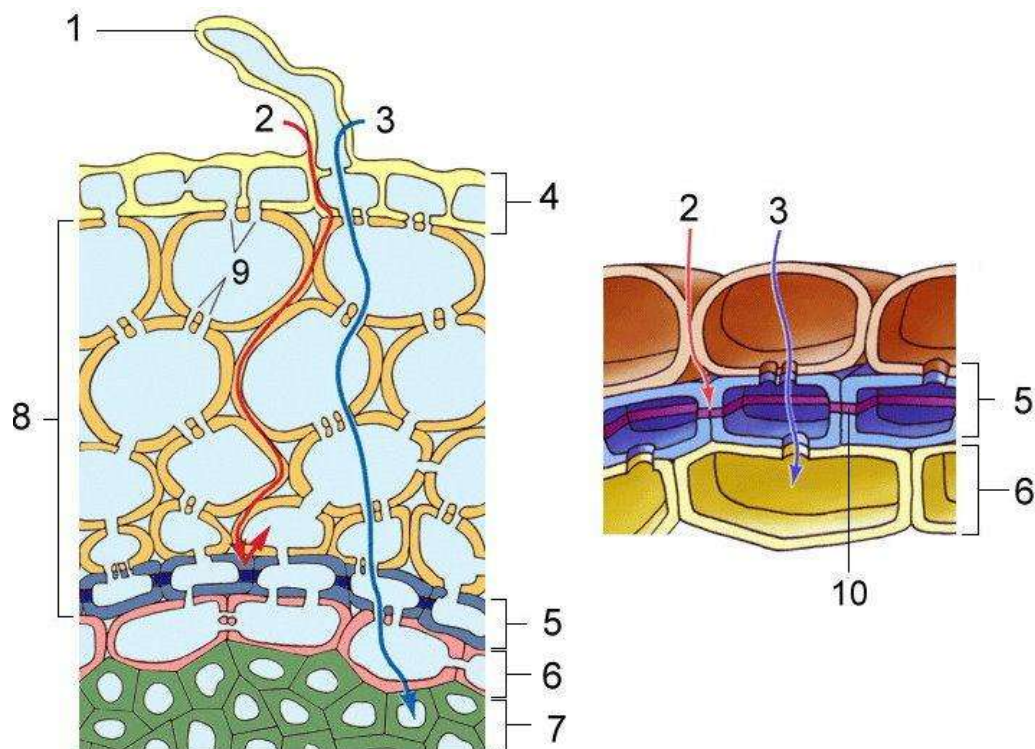
#### *Горизонтальный транспорт веществ*

В корне горизонтальное движение воды и минеральных веществ осуществляется в следующем порядке: корневой волосок, клетки первичной коры (экзодерма, мезодерма, эндодерма), клетки стелы – перицикл, паренхима осевого цилиндра, сосуды корня. Горизонтальный транспорт воды и минеральных веществ происходит по трем путям (рис. 59): через *апопластный*, *симпластный* и *вакуолярный* путь.

*Апопластный путь* включает в себя все межклеточные пространства и клеточные стенки. Данный путь является основным для транспорта воды и ионов неорганических веществ.

Путь через *симпласт* – систему протопластов клеток, соединенных посредством *плазмодесм*. Служит для транспортировки минеральных и органических веществ. *Вакуолярный путь* – вода переходит из вакуоли в вакуоль через другие компоненты смежных клеток (плазматические мембраны, цитоплазма и тонопласт вакуолей). Этот

путь используется исключительно для транспорта воды. Передвижение по вакуолярному пути в корне ничтожно мало.



*Рисунок 59 – Горизонтальный транспорт воды:*

*1 – корневой волосок; 2 – апопластный путь; 3 – симпластный путь; 4 – эпиблема (ризодерма); 5 – эндодерма; 6 – перицикл; 7 – сосуды ксилемы; 8 – первичная кора; 9 – плазмодесмы; 10 – пояски Каспари*

В корне вода передвигается по апопласту до эндодермы. Здесь ее дальнейшему продвижению мешают водонепроницаемые клеточные стенки, пропитанные суберином (пояски Каспари). Поэтому вода попадает в стелу по симпласту через пропускные клетки (вода проходит через плазматическую мембрану под контролем цитоплазмы пропускных клеток эндодермы). Благодаря этому происходит регуляция движения воды и минеральных веществ из почвы в ксилему. В стеле вода уже не встречает сопротивления и поступает в проводящие элементы ксилемы.

### ***Вертикальный транспорт веществ***

Корни не только поглощают воду и минеральные вещества из почвы, но и подают их к надземным органам. Вертикальное перемещение воды происходит по мертвым клеткам, которые не способны толкать воду к листьям. Вертикальный транспорт воды и растворен-

ных веществ обеспечивается деятельностью самого корня и листьев. Корень представляет собой нижний концевой двигатель, подающий воду в сосуды стебля под давлением, называемым *корневым*. Под корневым давлением понимают силу, с которой корень нагнетает воду в стебель.

*Корневое давление* возникает главным образом в результате повышения осмотического давления в сосудах корня над осмотическим давлением почвенного раствора. Оно является следствием активного выделения клетками корня минеральных и органических веществ в сосуды. Величина корневого давления обычно – 1–3 атм. Доказательством наличия корневого давления служит гуттация и выделение пасоки.

Верхний концевой двигатель, обеспечивающий вертикальный транспорт воды – присасывающая сила листьев. Она возникает в результате *транспирации* – испарения воды с поверхности листьев. При непрерывном испарении воды создается возможность для нового притока воды к листьям. Сосущая сила листьев у деревьев может достигать 15–20 атм. В сосудах ксилемы вода движется в виде непрерывных водяных нитей. При движении вверх молекулы воды сцепляются друг с другом (*когезия*), что заставляет их двигаться друг за другом. Кроме того, молекулы воды способны прилипать к стенкам сосудов (*адгезия*). Таким образом, поднятие воды по растению осуществляется благодаря верхнему и нижнему двигателям водного тока и силам сцепления молекул воды в сосудах. Основной движущей силой является *транспирация*.

### **Роль элементов минерального питания**

Основные минеральные элементы, необходимые для жизнедеятельности растений, содержание которых в биомассе составляет от десятых долей процентов до единиц процентов, называются *макроэлементами*. К ним относятся: азот, сера, фосфор, калий, магний, кальций, кремний.

В наибольшем количестве растениям нужен *азот*. Он поглощается корнями из почвы в форме аниона  $\text{NO}_3^-$  и катиона  $\text{NH}_4^+$ . Азот входит в состав важнейших для жизни растений химических соединений – белков, нуклеиновых кислот, хлорофилла. Недостаток азота в первую очередь тормозит рост побегов и листовой поверхности. Поскольку этот химический элемент может использоваться растением



повторно, т. е. относится к реутилизируемым, его дефицит приводит к хлорозу листьев нижнего яруса (рис. 60).

Большая часть другого макроэлемента – *калия* – сосредоточена в вакуоли, он присутствует там в виде катионов. Около трети калия адсорбировано на поверхности молекул белков. Изменяя их конформацию, этот ион активирует ряд важнейших ферментов и, таким образом, играет регуляторную роль. Калий является основным осмолитом. Калий легко транспортируется из стареющих листьев в молодые, он способен к многократной реутилизации.

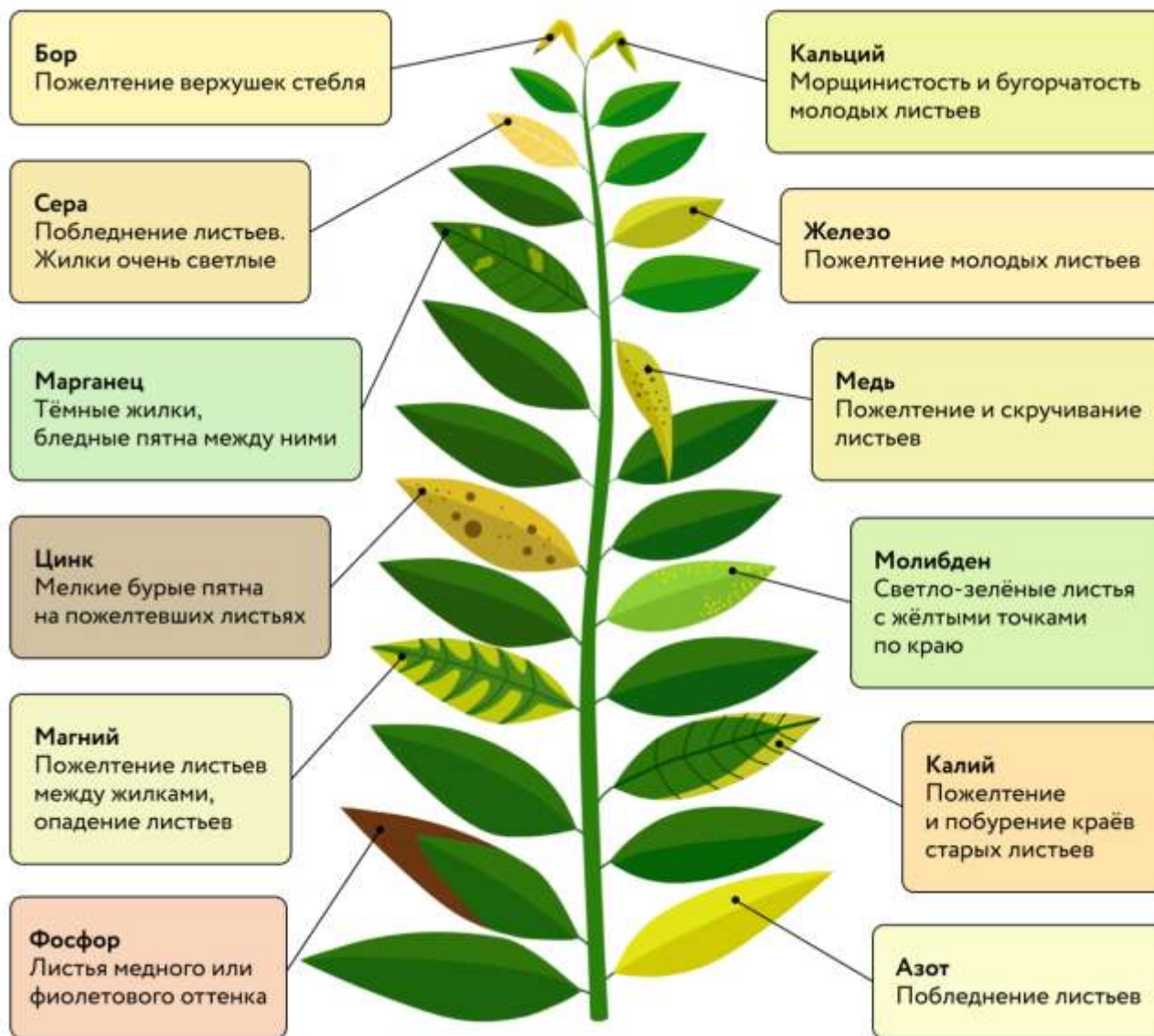
Самая важная роль *кальция* состоит в стабилизации структуры клеточных мембран за счет соединения белковых глобул с фосфо- и гликолипидами. Он участвует в передаче геному сигналов, полученных клеточными рецепторами. В клетках растений Са-модулируемые белки представлены белком кальмодулином. При недостатке кальция в растении существенно страдает корневая система: корневые волоски не образуются, клеточные стенки ослизняются. По мере старения клеток кальций переходит в вакуоль, где он присутствует в виде кристаллов оксалата кальция.

*Магний* входит в состав молекул хлорофилла, выполняет регуляторную роль, активируя или инактивируя ряд ферментов, принимающих участие в фотосинтезе, дыхании, синтезе нуклеиновых кислот. При дефиците магния в растениях наблюдается хлороз листьев, процесс их пожелтения начинается с нижних ярусов и постепенно распространяется на верхние молодые листья.

*Сера* поглощается корнями в виде аниона серной кислоты. Последний восстанавливается в растениях до сульфгидрильной группы -SH, которая включается в аминокислоту цистеин. Сера может включаться в белки и входить в состав других соединений, например, ацетил-КоА:  $\text{CH}_3\text{CO}\sim\text{S}\text{-CoA}$ . В молодых органах сера присутствует в органических веществах в восстановленной форме, а в старых органах – в виде анионов сульфата. Поскольку сера относится к нереутилизируемым элементам, ее недостаток сказывается на молодых листьях.

*Фосфор* поглощается корневой системой в виде анионов ортофосфорной кислоты. В составе всех органических соединений этот элемент находится только в окисленной форме. Все превращения фосфора в клетках сводятся лишь к присоединению или переносу остатка фосфорной кислоты. Благодаря реакциям фосфорилирования появляется возможность использования клеткой энергии, освобождающейся при дыхании или улавливаемой при фотосинтезе. Внеш-

ним симптомом фосфорного голодания растений является синевато-зеленая окраска листьев с пурпурным оттенком. Основной формой, в которой растения запасают фосфор, является фитиновая кислота. Существенные количества фитина –  $\text{Ca}^{2+}$ - $\text{Mg}^{2+}$ -соли фитиновой кислоты аккумулируются в семенах.



*Рисунок 60 – Диагностические признаки недостатка элементов минерального питания*

Большая часть ионов *железа* в клетке присутствует в простетических группах ферментов. Этот элемент в виде гема входит в состав цитохромов, каталазы, пероксидазы. Ряд ферментов содержит железо в негеминовой форме. Недостаток этого элемента в растениях вызывает типичный хлороз листьев. Поскольку железо относится к нере-

утилизируемым элементам, то процесс пожелтения листьев начинается с верхних ярусов.

К необходимым для жизнедеятельности растений *микроэлементам*, содержание которых в биомассе составляет от сотых долей процентов и менее, относятся марганец, бор, цинк, молибден, медь, кобальт, хлор, натрий.

Микроэлементы необходимы растению для его нормального развития, они биологически активны. В результате отсутствия того или иного микроэлемента возникают разнообразные нарушения в росте и развитии, снижается их устойчивость к неблагоприятным воздействиям среды, заболеваниям и вредителям.

*Марганец* – незаменимый для функционирования растений минеральный микроэлемент. Известно более трех десятков ферментов, большинство из которых относятся к оксидоредуктазам и гидролазам, для активации которых необходим этот элемент. Симптомы дефицита марганца проявляются у двудольных растений в форме межжилкового хлороза, а у злаков – в виде зеленовато-серых пятен на листовых пластинках.

*Медь* связана в клетках с ферментами и участвует в окислительно-восстановительных химических реакциях. Около половины меди, находящейся в хлоропластах, включено в состав белка пластоцианина. Первым симптомом дефицита меди является темно-зеленая окраска и некротические пятна на молодых листьях.

*Молибден* называют элементом азотного обмена, поскольку он входит в состав активного центра таких ферментов, как нитратредуктаза и нитрогеназа. При дефиците молибдена в тканях растений накапливается большое количество нитратов, тормозится рост растений, происходит деформация листовых пластинок. Известно более двух десятков ферментов, содержащих молибден. Внешне признаки дефицита молибдена напоминают азотное голодание растений. Одной из наиболее чувствительных к недостатку молибдена в почве культур является капуста.

*Кобальт* нужен растениям для фиксации молекулярного азота бактероидами и находится в основном в клубеньках. В клетках кобальт встречается в ионной форме, а также в качестве цианкобаламина (витамина В<sub>12</sub>). Симптомы проявления недостатка кобальта внешне похожи на картину азотного голодания.

*Бор* в растениях может находиться в свободной форме или в виде комплексов с органическими соединениями. Большая часть этого

элемента связана с полисахаридами клеточной стенки. Дефицит бора в растениях в первую очередь сказывается на процессах формирования репродуктивных органов, созревания семян и плодоношения. Поскольку бор относится к нереутилизируемым элементам, его недостаток сказывается в молодых тканях: отмирают конусы нарастания, подавляется рост корней.

*Хлор* – микроэлемент, выполняющий в растениях функцию, связанную с участием в фотоллизе воды и выделением кислорода при фотосинтезе. Хлор наряду с калием принимает участие в регулировании осмотического потенциала в вакуоли, где он содержится в значительном количестве.

*Цинк* поступает из почвы в виде двухвалентного катиона. Он входит в состав многих ферментов гликолиза, а также карбоангидразы, фосфолипазы, супероксиддисмутазы и др. Этот микроэлемент необходим для синтеза триптофана, являющегося предшественником индолилуксусной кислоты. Подкормка цинком, активируя образование этого фитогормона, стимулирует рост растений.

Количество зольных элементов в разных органах растения неодинаково. Максимальное их количество характерно для семян (до 30 %), в листьях содержание зольных веществ составляет 10–15 %, в стеблях и корнях – 5 %.

Все минеральные элементы подразделяют на *реутилизируемые*, т. е. способные ко вторичному использованию их растениями и *нереутилизируемые*, которые не могут повторно использоваться. К первым, например, относятся азот, калий, магний, ко вторым – сера, железо. При дефиците какого-либо реутилизируемого элемента происходит его отток из стареющих листьев в меристемы и молодые, растущие органы. В этом случае недостаток поступления элемента в растение вызовет изменение окраски, выражающееся в пожелтении, побурении нижних листьев. Если минеральный элемент не способен к реутилизации, то при его дефиците первыми пожелтеют и начнут отмирать листья верхних ярусов.

*Элементы минерального питания* растений можно определить при помощи химического анализа. Для этого растение высушивают, освобождают от воды, а затем сжигают. Органические вещества при сжигании сгорают, часть их переходит в газообразные продукты: азот, кислород, углерод, водород – и улетучивается. Оставшаяся зола составляет примерно 5 % от сухой массы растения. В золе содержатся калий, фосфор, кальций, сера, магний и др.

У растений разных видов и произрастающих на разных типах почвы содержание тех или иных элементов неодинаково. По преобладанию того или иного элемента в сухой массе растения можно косвенно определить тип почвы. Некоторые растения являются индикаторами почвы. Например, дубы, липы – кальциелюбы. Так, в золе коры дуба содержится до 90 % кальция. Концентрация тех или иных элементов в растении может меняться с возрастом.

Потребность растения в питательных веществах можно установить, выращивая его на питательных растворах известного состава. Этот метод получил название *метода водных культур*, или *гидропоники*. По методу водных культур растение содержат в заранее известном водном растворе минеральных солей. Изменяя состав солей, можно узнать, какую роль выполняет в жизни растений тот или иной элемент. Например, при отсутствии азота и фосфора у растения приостанавливается рост, так как без этих элементов прекращается биосинтез белков, а белки представлены главным образом в таких важных частях клетки, как ядро, цитоплазма и пластиды. Второй способ – выращивание растений по *методу песчаных культур*. В этом случае их содержат в промытом кварцевом песке, а в качестве питания используют водные растворы минеральных солей. Третий способ – *почвенная культура*, когда сосуды заполняют почвой.

**Почва** – основная питательная среда для растений. Она обеспечивает растениям физическую опору, снабжает их необходимыми *минеральными веществами и водой*, а также создает подходящую газовую среду для корневых систем.

Почва – рыхлый поверхностный слой земной коры, обладающий плодородием, это особое природное тело и среда жизни для многих организмов, т. е. это важный и сложный компонент биосферы, тесно связанный с другими ее частями. Почвы возникают в результате выветривания и почвообразования. Выветривание – процесс разрушения поверхностных горных пород. Различают физическое, химическое и биологическое выветривание. В почвообразовании преобладает биологический фактор – взаимодействие растений, животных, грибов и бактерий. В результате их жизнедеятельности образуется *гумус*, или *перегной*, – основа почвенного плодородия. Гумус почвы содержит важнейшие для растений питательные вещества и их элементы: азот, фосфор, серу, калий и др. Химический состав гумуса сложен, он состоит из фенолов и органических кислот, которые окрашивают его в темный цвет. На количество гумуса влияют климатические условия.

Больше всего его в черноземах – 9–12 % (иногда до 30 %). Сложный комплекс органических веществ гумуса находится в тесном взаимодействии друг с другом и минеральными соединениями почвы.

В зависимости от происхождения, абсолютного и относительного возраста, климатических и других условий формируются разные типы почв. Почвы обладают целым рядом свойств. Например, механический состав материнской породы определяет физические свойства почвы (плотность, объемная масса, пористость, удельная поверхность), а химический состав – ее химические свойства. Почве свойственны структурность, т. е. способность распадаться на составляющие ее агрегаты; физико-механические свойства (пластичность, липкость, усадка, набухание, связность, спелость); водные свойства (влагоемкость, водопроницаемость, водоподъемная способность, испаряющая способность). Почва аккумулирует тепло.

Почвы разнятся по морфологическим признакам: общему строению почвенного профиля, мощности профиля, окраске, механическому составу, структурности, сложению, наличию новообразований и включений. Плодородие и окультуренность почвы – важные ее характеристики. Почва – самая богатая жизнью среда. Только в верхнем десятисантиметровом слое почвы на 1 га луга содержится 200 ц и более корней, а урожай трав составляет всего 20–30 ц/га, т. е. травы в 10 раз меньше, чем массы корней в почвенных горизонтах. Обитающие в почве животные также способствуют повышению ее плодородия. Например, дождевые черви перерабатывают почву, пропуская ее через свой кишечник. В почве число червей достигает до 5 млн на 1 га. Дождевые черви дренируют почву, улучшая водо- и газообмен, способствуя проникновению вглубь почвенных бактерий и грибов. В почве содержится достаточное количество воды с растворенными в ней солями. Только одно растение, например кукуруза, за вегетационный сезон испаряет до 200 кг воды. Корневая система растений постоянно всасывает из почвы воду с растворенными в ней минеральными веществами. Эти минеральные вещества входят в состав растения.

При выращивании культурных растений почва со временем истощается. Чтобы этого не происходило, необходимо вносить удобрения. Наиболее интенсивно растения выводят из почвы азот, фосфор и калий. Для восстановления плодородия в почву вносят минеральные и органические удобрения, в состав которых входят эти элементы.

Из натуральных органических удобрений используют навоз, который, кроме азота, фосфора и калия, содержит большое количество

органических веществ и микроорганизмов. Это удобрение улучшает также структуру почвы, повышает ее плодородие. Однако в навозе много семян сорняков, поэтому для небольших участков применяют концентрированный, очищенный от сорняков навоз. В настоящее время существует огромное многообразие удобрений. Их используют как в жидком, так и твердом виде.

В сельском хозяйстве применяют различные минеральные удобрения. Азотные удобрения подразделяются на четыре группы: 1) нитратные; 2) аммонийные и аммиачные; 3) аммонийно-нитратные; 4) амидные. К фосфорным удобрениям относится суперфосфат, фосфоритная мука, преципитат, томасшлак. Калийные удобрения разделяют на хлоридные и сульфатные. К комбинированным удобрениям относятся нитрофосы, нитроаммофосы, нитрофоски, нитроаммофоски, азофоски. Микроудобрения содержат сернокислые соли цинка, меди, марганца. Железо в качестве удобрений вносят в виде хелатных соединений.

#### 4.2. Побег и система побегов

*Побег* – основной орган высшего растения. Вегетативный неоизмененный побег состоит из стебля с расположенными на нем листьями и почками. Основная функция побега – воздушное питание. Видоизмененный побег в виде спороносного побега (в том числе и цветок) превращается в репродуктивные органы и выполняет функцию размножения.

*Стебель* и *листья* – основные органы побега. *Стебель* – осевая часть побега. Главное отличие побега от корня – наличие листьев. Место прикрепления листа к стеблю называется *узлом*, участок стебля между узлами – *междоузлием* (рис. 61).

Междоузлие и узел с листом и почкой называются *метамером*. Как правило, метамеров вдоль оси побега бывает много, т. е. побег состоит из серии метамеров. В зависимости от длины междоузлий побеги бывают *удлиненные* и *укороченные* (рис. 62).

У яблони на укороченных побегах развиваются плоды, отчего эти побеги у плодовых называют *плодушками*. Укороченные побеги есть у тополя, осины и других древесных растений. Укороченные побеги у травянистых растений (одуванчик, подорожник, земляника, камнеломка и др.) представлены в виде прикорневой розетки листьев. На первом году жизни укороченные побеги развиваются у двулетних травянистых растений (морковь, свекла, репа, пастушья сумка, чисто-

тел и др.). Удлиненные побеги встречаются у большинства древесных растений.

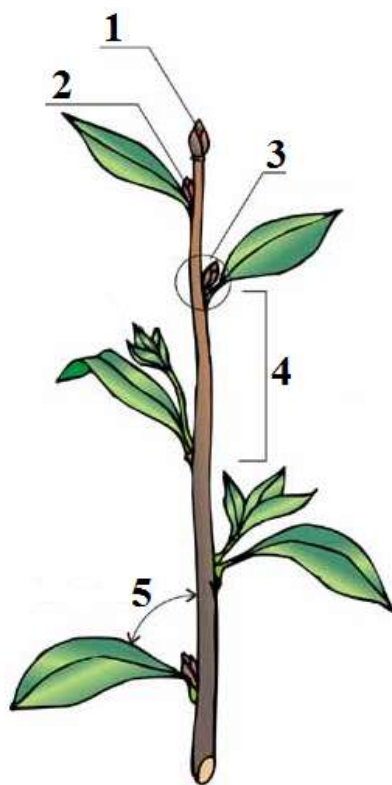


Рисунок 61 – Строение побега:

1 – верхушечная почка; 2 – боковая почка; 3 – узел; 4 – междоузлие;  
5 – пазуха листа

**Однолетний  
удлинённый**



**Многолетний  
укороченный**



Рисунок 62 – Удлиненный и укороченный побеги

Главным побегом, или побегом первого порядка, называют первый побег растения. Он образуется из зародышевого побега. Побеги второго порядка формируются из боковых почек первого побега, из



почек побега второго порядка – побеги третьего порядка и т. д. при повторных ветвлениях.

У плодовых и ягодных культурных растений нижняя часть побега, от корневой шейки до первого бокового разветвления, называется *штамбом*. Ствол выше нижней боковой ветви вверх – лидер, или центральный проводник, из которого формируются побеги *первого порядка*, или *скелетные побеги*. От скелетных побегов отходят *полускелетные побеги*, от полускелетных – *обрастающие побеги*. У каждой культуры плодовые образования имеют свои характеристики и названия.

### 4.2.1. Почка

**Почка** – зачаточный укороченный побег. Рост стебля в высоту у большинства цветковых растений осуществляется за счет *верхушечной* почки, или конуса нарастания; у некоторых растений (злаки, хмель и др.) – за счет вставочного роста побегов. *Боковые*, или *пазушные*, почки дают боковые побеги следующего порядка, они закладываются в пазухах листьев и имеют такое же строение, что и верхушечные. Конус нарастания представлен первичной образовательной тканью, клетки которой непрерывно делятся. Конус защищен зачаточными листочками, в пазухах которых заложены зачаточные боковые почки.

Многие пазушные почки находятся в состоянии покоя, поэтому их называют *спящими*, или *глазками*. Спящие почки все время нарастают своей осью внутри ствола на толщину ежегодного годичного прироста древесины. В результате разных видов обрезки, обмерзания, обкусывания животными и других повреждениях, а также при ослаблении роста кроны эти спящие почки могут давать побеги, например *волчки* на стволах старых плодовых деревьев. В первые год-два листья на волчках более крупные, а почки очень маленькие. В плодородии волчки называют также водяными побегами и их, как правило, уничтожают, так как они забирают много питательных веществ и за счет них уменьшается количество цветочных почек. В декоративном садоводстве при обрезке (удалении верхушечной почки) из спящих почек развиваются молодые побеги, с помощью которых формируют кроны многих декоративных деревьев и кустарников. В овощеводстве также стимулируется рост боковых побегов путем прищипывания верхушечного побега (огурцы, томаты и др.).

В почках могут быть заложены и зачаточные цветки. Почки, в зачатках которых присутствуют зачаточный стебель и зачаточные листочки и цветки, называют *смешанными*, или *вегетативно-генеративными*, а почки, в которых заложено только зачаточный стебель с листьями, – *вегетативными* (рис. 63). Почки, из которых развиваются лишь цветки, именуют *цветочными*.



Рисунок 63 – Строение вегетативной (А) и генеративной (Б) почек

Почки, впадающие на зиму в состояние покоя, называют *зимующими*. Снаружи почки зимующих побегов покрыты специализированными кроющими кожистыми почечными чешуйками, которые представляют собой наружные листья или части этих листьев. Кроющие чешуйки защищают внутренние части почки от неблагоприятных зимних условий (испарение, резкие колебания температуры и др.), и такие почки называют *закрытыми*. Часто кроющие чешуйки покрыты волосками или смолистыми, клейкими выделениями и т. п., что еще больше увеличивает их защитные функции. Каждый вид растения имеет только ему свойственные цвет, форму, количество почечных чешуй, волоски (или их отсутствие) и другие дополнительные защитные приспособления кроющих чешуек от неблагоприятных воздействий среды. Например, у дуба до 20 кроющих чешуй, у мужских растений облепихи среднеазиатского происхождения их до 32, а у женских растений облепихи их всего 3–4, у ивы – 2. Лишь немногие

зимующие почки некоторых растений не имеют типичных защитных почечных чешуй, например, сирень, барбарис, крушина ломкая, калина гордовина и др. Такие почки называют *открытыми*. Они есть и у водных цветковых растений.

Под зимующими почками на безлистных ветвях всегда можно увидеть *листовой рубец* – место прикрепления опавшего листа, а на нем лиственный след – концы оборванных проводящих пучков, почечные кольца. По форме, цвету, опушенности и другим признакам почек можно определить вид древесного растения в безлистном состоянии.

У древесных растений тропических широт, где существует засушливый период года, а также на корневищах и других видоизмененных побегах многолетних трав имеются *почки возобновления*, из которых весной следующего года развиваются надземные побеги. У травянистых растений эти почки не бурые, а зеленые, а внутренние части почки могут защищать, например, основания черешков отмерших листьев, остающиеся влагалища листьев и т. п.

По месторасположению различают *почки придаточные*. Они могут формироваться у многих растений за счет деятельности камбия, перицикла и других образовательных тканей в разных вегетативных органах (корне, стебле, листе). Появляются эти почки на пнях многих деревьев, образуя пневую поросль (дуб, береза, липа, лещина и др.), а также у большинства многолетних травянистых растений (тысячелистник, купырь, осот и др.). Почки, лишенные периода покоя, называются почками *обогащения*, из которых вырастают побеги обогащения. Побеги обогащения характерны для большинства однолетников (фасоль, мокрица, иван-да-марья, виды погрешков и др.). Большое количество побегов одного растения существенно увеличивает его фотосинтезирующую поверхность.

Почки на побегах могут располагаться одиночно и группами. При одиночном расположении почек на побеге выделяют *верхушечное* и *пазушное супротивное* расположение почек (каштан конский, клен, сирень, спирея и др.), *верхушечное* и *пазушное очередное* (ива, ильм, тополь, лещина и др.); при групповом расположении почек – *серийное* (аристолохия и др.); *коллатеральное* (волчье лыко) и *мутовчатое* (слива домашняя, олеандр, элодея, можжевельник обыкновенный, вороний глаз, пиперомия клаузеолистная и др.) (рис. 64).

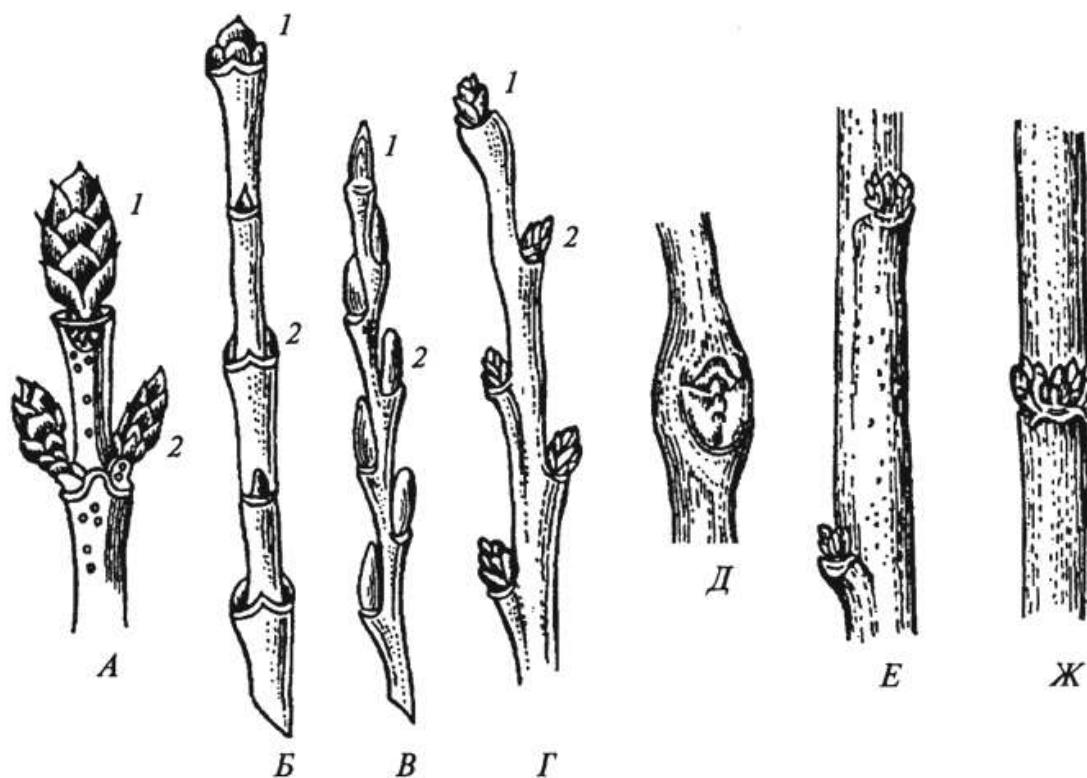


Рисунок 64 – Типы расположения одиночных (А-Г) и групповых (Д-Ж) почек:  
 А-Б – верхушечное и пазушное супротивное; В-Г – верхушечное и пазушное  
 очередное; Д – сериальное; Е – коллатеральное; Ж – мутовчатое;  
 1 – верхушечная почка; 2 – пазушная почка

#### 4.2.2. Особенности роста побегов, разновидности надземных побегов

В условиях умеренных широт рост и развитие побегов носит периодический характер: побеги из почек вырастают весной или летом, после чего закладываются пазушные зимующие почки будущего года, а в конце лета – осенью рост побегов заканчивается. Период от начала роста побегов до его окончания называется *вегетационным*, а побеги, вырастающие за один вегетационный период, называют *годовыми*. У растений тропических широт за год побеги нарастают несколько раз и периоды покоя слабо выражены. Рост побега в длину осуществляется за счет деятельности верхушечной и вставочной меристем. Пока существует верхушечная почка, возможно его нарастание в длину. Такое нарастание называют *моноподиальным* (ель, бук, клен, дуб, клевер ползучий и др., рис. 65). У многих растений верхушечная почка со временем прекращает свой рост и начинает разворачиваться боковая почка, в результате чего образуется многолетняя

ось, сложенная побегами разных, следующих друг за другом порядков. Такое нарастание побегов называется *симподиальным* (липа, ива, береза, пырей ползучий и др., рис. 65). Наиболее примитивное ветвление – *дихотомическое*, формирующееся в результате раздвоения верхушечной почки (плауны, некоторые виды папоротников, гингко двухлопастное и др., рис. 65).

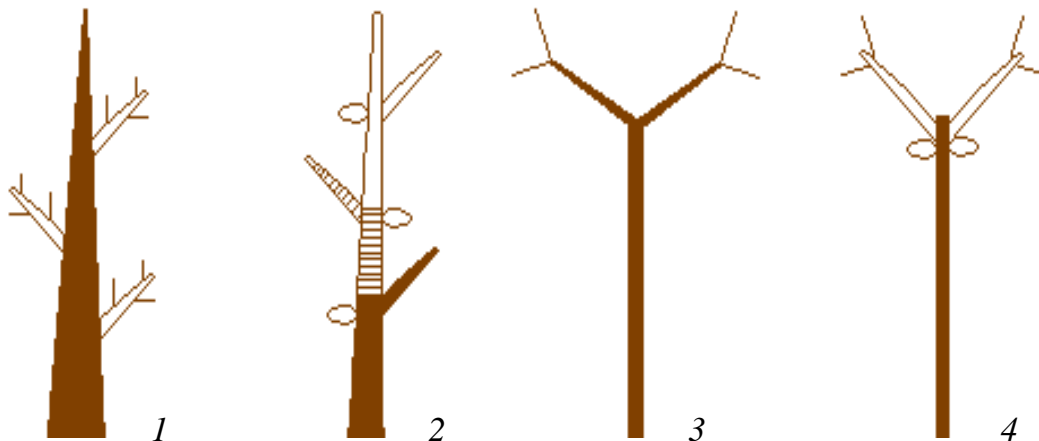


Рисунок 65 – Типы ветвления побегов:  
 1 – моноподиальное; 2 – симподиальное; 3 – дихотомическое;  
 4 – ложнодихотомическое

Положение надземных побегов в пространстве бывает самое разнообразное. Наиболее распространены *прямостоячие побеги*, у которых главный побег имеет *ортотропный* (вертикальный) рост (береза, дуб, поповник, колокольчик и др.). Побеги, которые в течение всей жизни растут *плагиотропно*, называют *стелющимися* (горец птичий, крымский молочай и др.), а если *плагиотропные* побеги образуют придаточные корни, их называют *ползучими* (лапчатка гусиная, земляника, барвинок, луговой чай, костяника, зеленчук и др.). Когда главный побег сначала растет *плагиотропно*, а потом *ортотропно*, такие побеги называют *приподнимающимися*, или *восходящими* (живучка ползучая и др.). Безлиственный побег, несущий цветок или соцветие, называют *стрелкой* (луки, примула, амариллис, гипеаструм, панкрациум, гиацинт и др.). Ортотропный и плагиотропный рост в достаточной степени связан с развитием механической ткани. Растениям, не имеющим хорошо выраженной механической ткани, приходится расти вверх с помощью *лазающих* побегов, превращенных на концах в *усики* (виноград и др.), *цепляющихся* с помощью присосок, крючков, шипиков (плющ обыкновенный, монстера, фило-

дендрон, сингониум и другие лианы). *Вьющиеся* побеги имеют многие травянистые и деревянистые лианы, обвивающие растение-хозяина по часовой или против часовой стрелки (вправо, например, вьется хмель, влево – вьюнки, фасоль).

### 4.2.3. Специализация и метаморфоз побегов

Облик и характер роста побега зависят от его функций. Помимо основной, ассимиляционной функции побег может нести опорную, запасующую и другие функции. В борьбе за существование возникли специализация и метаморфоз побегов. Удлиненные и укороченные побеги, например, связаны с разным характером роста. *Удлиненные побеги*, как правило, выполняют вегетативную, ассимилирующую функцию, укороченные – в основном генеративную. Кроме того, укороченные *розеточные* побеги имеют многие травянистые растения высокогорий, заполярных районов и многие сорные придорожные растения (камнеломка, узамбарская фиалка, подорожник, одуванчик и др.). У таких побегов очень маленькие междоузлия и небольшое число тесно скученных листьев. Ежегодно эти побеги удлиняются всего на несколько миллиметров и практически не ветвятся, образуя своеобразную розетку. Почки возобновления у таких растений располагаются на уровне поверхности почвы, что обеспечивает им защиту от сильных ветров, придорожного утаптывания, от небольшого снежного покрова и т. д. (по способу перезимовки верхушечной почки их относят к гемикриптофитам). У древесных растений укороченные побеги легко узнать по небольшой длине и многочисленным рубцам, остающимся после сбрасывания предыдущих листьев (осина, тополь, береза, бук, яблоня, груша и многие другие).

Как известно, метаморфозу больше всего подвергаются листья и стебель, изредка – почки. Так, колючки у кактусов, усы у гороха, колючки барбариса – метаморфозы листьев, а колючки боярышника, гледичии – метаморфозы стебля; отсутствие кроющих чешуй наблюдается у подводных побегов прибрежно-водных растений.

Другой случай специализации побегов в связи с изменением их функций представляет облепиха. Годичные побеги облепихи в первый год сильно облиственные и выполняют ассимиляционную функцию, на 2–3-м году жизни побега на них формируются цветочные почки, и побеги больше функционируют как генеративные, на 4–5-м году и далее эти старые побеги осуществляют в основном опорную функцию *сучьев* (в данном случае – *скелетных*). Иногда на старею-

щих или ослабленных древовидных кустах облепихи из спящих почек на стволе или на его скелетных сучьях развиваются волчковые побеги или непосредственно цветочные почки. Чтобы омолодить куст облепихи и притормозить рост, лидирующий побег и скелетные ветви обрезают (облепиха хорошо переносит омолаживающую обрезку и формирование кроны).

Распространенные метаморфозы побегов – корневище, клубень, луковица и др. (рис. 66).

*Корневищем* называют более или менее долговечный подземный (иногда надземный) побег, чаще всего с видоизмененными, бесхлорофилльными чешуевидными или пленчатыми листочками. Надземные недолговечные стелющиеся или ползучие побеги называют *надземными столонами*, или *усами*, функция которых заключается в вегетативном размножении растений и занятии территории (земляника лесная, земляника садовая, костяника и др.). Надземные столоны некоторых растений частично сохраняют ассимиляционную функцию.



Рисунок 66 – Видоизмененные побеги: корневище (А); клубень (Б); луковица (В)

Подземные корневища бывают длинными, тонкими, как у осок, пырея ползучего; короткими и утолщенными, как у щавеля, ириса, иногда полыми с перегородками внутри, как у веха ядовитого. По направлению роста подземные побеги бывают горизонтальными, косыми и др. От узлов с недоразвитыми чешуевидными листьями вглубь отходят придаточные корни. По мере роста и развития старые концы корневищ отмирают. При горизонтальном росте корневищ создается впечатление, что растение «странствует». Такое явление характерно для многих многолетних сорняков и некоторых лесных растений с длительным размножением (будра плющевидная, лютик ползучий, пырей ползучий, вероника длиннолистная, вороний глаз, мать-и-мачеха, хвощ полевой, осот розовый, щавель домашний, сныть обыкновенная, полевика белая, мятлик луговой и многие другие. Борьба с такими сорняками очень сложно. В луговодстве злаки с длинными корневищами называют *длиннокорневищными*, или *отпрысковыми*. Эту особенность длинно-корневищных злаков используют при закреплении песков (виды колосняка – *Elymus*). Злаки с короткими трудно-различимыми корневищами называют *кустовыми*, или *короткокорневищными* (овсяница луговая, душистый колосок, ежа сборная, тимфеевка луговая и др.). Почки возобновления корневищных растений закладываются с предшествующей осени и, как правило, зимуют в почве на разной глубине, а рано весной у этих растений появляются надземные побеги.

Ветвление корневищ может быть как моноподиальным (кислица обыкновенная, вороний глаз и др.), так и симподиальным (купена лекарственная, аир болотный и др.).

*Клубни* – утолщенные вздутые мясистые части побега, состоящие из одного или нескольких междоузлий. Клубни бывают надземными и подземными. Клубни картофеля, например, формируются из разросшихся длинных утолщенных мясистых подземных побегов – *столонов*. У земляной груши, или топинамбура, столоны намного короче. Листья на подземных клубнях практически редуцируются, в пазухах их находятся почки – *глазки*. У картофеля глазки образуются в углублениях, у топинамбура – на возвышениях клубня. Клубни есть также у таких дикорастущих растений, как чистец болотный (*Stachys palustris*), зопник клубненосный (*Phlomis tuberosa*), подбел лекарственный (*Petasites officinalis*), хвощ полевой (*Equisetum arvensis*) и др.

Надземные клубни капусты кольраби представляют собой утолщения нижней части главного стебля, а у некоторых эпифитных



орхидей – утолщения боковых побегов. Подземные клубни у цикламенов, редиса и других – не что иное, как утолщения подсемядольного колена.

*Луковица* – видоизмененный укороченный утолщенный, чаще подземный побег, служащий для перенесения неблагоприятных условий. Луковица состоит из *донца*, представляющего собой укороченный стебель, и многочисленных тесно сближенных, иногда мясистых недоразвитых листьев. На вершине донца расположена верхушечная почка. У лука, тюльпана, гиацинта из этой почки разовьется надземный воздушный стебель, а из боковой пазушной почки – новая луковица. И так из года в год. Такие луковицы называются «определенными» с симподиальным ветвлением. У других растений, как у подснежника белого (*Galanthus nivalis*), нарцисса – наоборот: из пазушной почки развивается воздушный побег, а из верхушечной почки луковицы на следующий год образуется новая луковица. Такие луковицы называют «неопределенными» с моноподиальным ветвлением. Форма луковиц самая разнообразная. Наружные чешуи луковицы у многих луковичных несут защитную функцию и представлены пленчатymi образованиями (рябчик, гиацинт, лук). У чешуйчатых луковичных (лилии) наружные чешуи мельче и не покрывают всю луковицу. Зубки, или детки, образуются в пазухах чеснока. Кроме того, у чеснока развиваются и надземные луковицы – в соцветиях. Существуют и другие типы луковиц.

*Клубнелуковица* представляет собой клубневидно разросшееся основание стебля, покрытое остатками сухих листьев. Она типична для гладиолуса, шафрана, крокуса. Луковичные растения широко представлены у однодольных (семейства Лилейные, Касатиковые, Амариллисовые, Диоскорейные). Распространены они в основном в засушливых аридных областях, цветут рано весной или осенью, основную часть жизни проводят в состоянии луковиц, следовательно, по способу перезимовки почек – типичные геофиты. Иначе их называют *эфемероидами*.

*Суккуленты* – это растения, накапливающие влагу с растворенными в ней питательными веществами в паренхимных тканях стеблей или листьев. Различают стеблевые суккуленты (растения семейств Кактусовые, Молочайные), у которых сочный стебель зеленого цвета играет ассимиляционную роль, в то время как листья превращаются в иголки; листовые суккуленты характерны для растений семейств

Толстянковые, Лилейные, Агавовые. Это виды родов седум (*Seduni*), каланхоэ (*Calanchoe*), алоэ (*Aloe*), агавы (*Agava*).

Метаморфизированной гигантской почкой, окруженной многочисленными мясистыми почти белыми листьями, является *кочан*.

Уплощенные пазушные побеги, рано прекращающие рост, – *филлокладии*, внешне аналогичные листу, отмечаются у видов иглицы (*Ruscus*). Уплощенный побег выполняет ассимиляционную функцию, а филлокладий представлен очень мелким чешуевидным листом и цветком. *Кладодии* – уплощенные стебли, обладающие длительным ростом.

#### 4.2.4. Стебель

##### Функции стебля и жизненные формы побегов

*Стебель* – основная структурная часть побега. Он состоит из узлов и междоузлий и несет целый ряд важных физиологических функций:

1) *проводящую* – в стебле передвигаются восходящие и нисходящие токи веществ между корнями и листьями;

2) *механическую, или опорную*, – стебель обеспечивает положение тела в пространстве и выносит листья к свету, выдерживая значительные механические нагрузки (тяжесть собственных ветвей, листьев, цветков, плодов, действие ветра, механические повреждения и т. п.);

3) *запасную* – в некоторых запасующих тканях стебля откладываются про запас органические вещества;

4) *ассимиляционную* – эта функция свойственна молодым зеленым стеблям растений, многолетним стеблям многих суккулентов (кактусы, молочаи), а также стеблям некоторых видов растений аридных областей (виды иглицы и др.).

Стебель как часть побега нарастает в длину и толщину, на нем образуются новые листья.

Длительность жизни стебля связана с *жизненной формой растения*. По К. Раункиеру, все высшие растения по способу перезимовки почек возобновления делят на несколько экологических групп.

*Фанерофиты* – растения, у которых почки возобновления находятся высоко от поверхности почвы (все деревья и кустарники).

*Хамефиты* – растения, почки возобновления которых расположены невысоко над поверхностью почвы (многолетние кустарнички болот, высокогорий, растительность тундры и других экстремальных мест обитания).

*Гемикриптофиты* – группа растений, у которых почки возобновления находятся на одном уровне с поверхностью почвы (растения с розеточной формой листьев с сильно укороченными побегами).

*Геофиты* – растения, у которых почки возобновления сосредоточены в земле на разной глубине (луковичные, корневищные, клубнекорневые растения).

*Терофиты* – однолетние растения, почки возобновления которых зимуют в семенах.

Существуют и другие классификации жизненных форм, например, по примерному возрасту отдельных скелетных осей и их систем. Так, у многолетних древесно-кустарниковых растений стебли одревесневшие и существуют много лет, у большинства травянистых растений умеренных широт надземные стебли на зиму ежегодно отмирают.

Среди травянистых растений различают однолетние, двулетние и многолетние. Продолжительность жизни у *однолетних* растений различна; например, крупка весенняя живет всего несколько недель, а лебеда, пикульник, тагетис и др. – 3–6 месяцев, с весны до поздней осени. *Двулетние* растения в конце первого года жизни образуют розетку листьев на укороченном побеге, а на втором году формируется, как правило, прямостоячий стебель, растение цветет, плодоносит и отмирает. *Многолетние* растения живут три и более лет. Наиболее долговечны древесные растения (мексиканский кипарис живет около 10 000 лет, драцена и баобаб – 6 000, секвойя – 5 000, каштан и можжевельник – до 2 000, дуб и ель – до 1 200, липа – до 1 000, яблоня – до 200 и т. д.). У многолетних травянистых растений к зиме надземные побеги отмирают (за исключением зимнезеленых растений – копытня европейского, медуницы неясной, ожики волосистой и др.), а видоизмененные подземные побеги с запасом питательных веществ на зиму остаются под землей. Весной эти растения вновь образуют надземные побеги, а перезимовавшие листья надземных стеблей отмирают. Такие растения называют *зимнезелеными*.

*Полукустарники* (шалфей, лаванда и др.) имеют одревесневшую нижнюю часть, которая сохраняется в течение многих лет. Верхняя часть у полукустарников травянистая, она ежегодно осенью отмирает, а весной возобновляется. *Кустарники* в отличие от деревьев не имеют какого-либо одного выраженного стебля (шиповник, дерен, орешник, сирень и др.). У *древесных* растений стебель в конце лета первого года жизни утолщается, одревесневает – покрывается пробкой. У них хорошо выражен главный стебель (ствол) – ось первого

порядка, от которого отходят боковые ветви – оси второго и т. д. порядков.

Кроме деревьев, кустарников, полукустарников и травянистых жизненных форм, есть еще множество других. Так, в горных районах, тундре, аридных условиях степей и пустынь широко распространены такие жизненные формы, как кустарнички и полукустарнички.

Форма стебля на поперечном сечении у большинства *округлая*, или *цилиндрическая* (тополь, липа, ива, береза и др.); у некоторых *трехгранная* (осока), *четырёхгранная* (растения семейства Губоцветные), *многогранная* (многие кактусы и др.), бывает *сплюснутая*, или *плоская* (кактусы-опунции, рдесты, некоторые мятлики, иглицы и др.), *бочонковидная вздутая* (баобабы и др.), *укороченная* (одуванчик, камнеломка, луки и др.), *ребристая* (валериана и др.), *шарообразная* (некоторые кактусы) и др. (рис. 67). Стебли некоторых растений внутри полые (злаки, зонтичные и др.). Стебель злаков называется соломиной.

Стебли сильно отличаются по размерам. Стебель всего в несколько миллиметров имеют некоторые австралийские орхидеи, а стебли эвкалиптов, секвойи, или мамонтова дерева, достигают в высоту более 100 м. Окружность этих деревьев 30–36 м. Тропическая лиана – ротанговая пальма – достигает в длину 300 м, а стебель самого маленького цветкового растения – ряски малой – практически отсутствует.

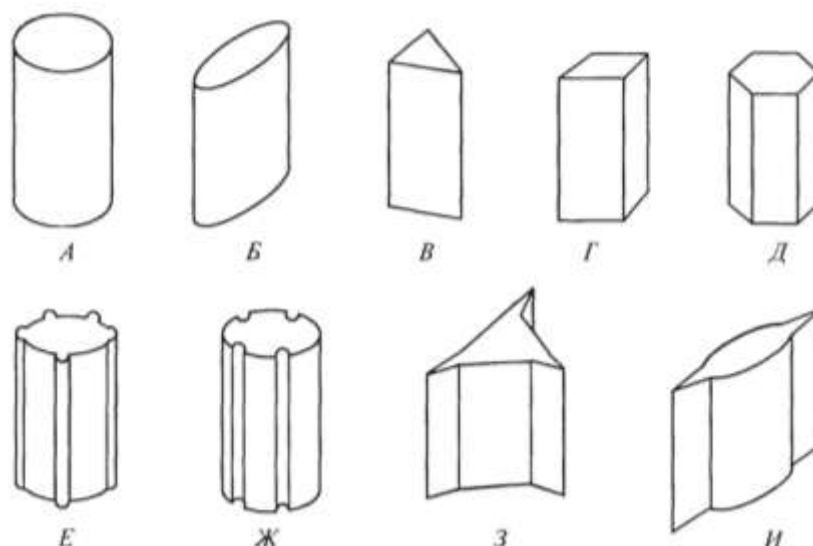


Рисунок 67 – Формы поперечного сечения стебля:

*А – округлый; Б – сплюснутый; В – трехгранный; Г – четырехгранный; Д – многогранный; Е – ребристый; Ж – бороздчатый; З, И – крылатые*

## Анатомическое строение стебля

Анатомическое строение стебля связано с выполняемыми функциями. Стебель соединяет вегетативные органы – корни и листья – в единое целое; обеспечивает передвижение воды и минеральных веществ от корней к листьям и органических веществ от листьев к корням. Проводящие ткани стебля способствуют продвижению восходящих и нисходящих токов жидкостей в растении, механические ткани – укреплению стебля и соответствующему положению его в пространстве. Покровные ткани защищают растение от неблагоприятных условий окружающей среды. В паренхиме стебля могут откладываться питательные вещества. Образовательная, или меристематическая, ткань способствует росту побега в длину и толщину. Рост в длину осуществляется за счет верхушечной и вставочной меристем; рост в толщину – за счет боковых вторичных меристем: камбия и феллогена (у двудольных), меристемы первичного утолщения (у древесных однодольных).

Различное строение стебля имеют травянистые и древесные растения. До конца жизни однодольные растения имеют первичное строение стебля, у двудольных растений с возрастом первичное строение стебля сменяется вторичным.

### Первичное строение стебля

Первичная структура стебля как у однодольных растений, так и у двудольных формируется по мере дифференциации клеток верхушечной меристемы побега. Так, из наружных слоев образовательной ткани формируется первичная покровная ткань – *эпидерма*; из клеток верхушечной меристемы, расположенных к периферии и в центре, на уровне первых зачатков листьев, – *первичная кора* и *сердцевина*, между первичной корой и сердцевинной – *прокамбий*.

**Анатомическое строение стеблей однодольных травянистых растений.** В стеблях однодольных растений хорошо выражено пучковое строение. Первичное строение стебля можно рассмотреть на примере кукурузы. Сосудисто-волокнистые пучки закрытого типа (без камбия) распределяются по всей толщине стебля (рис. 68).

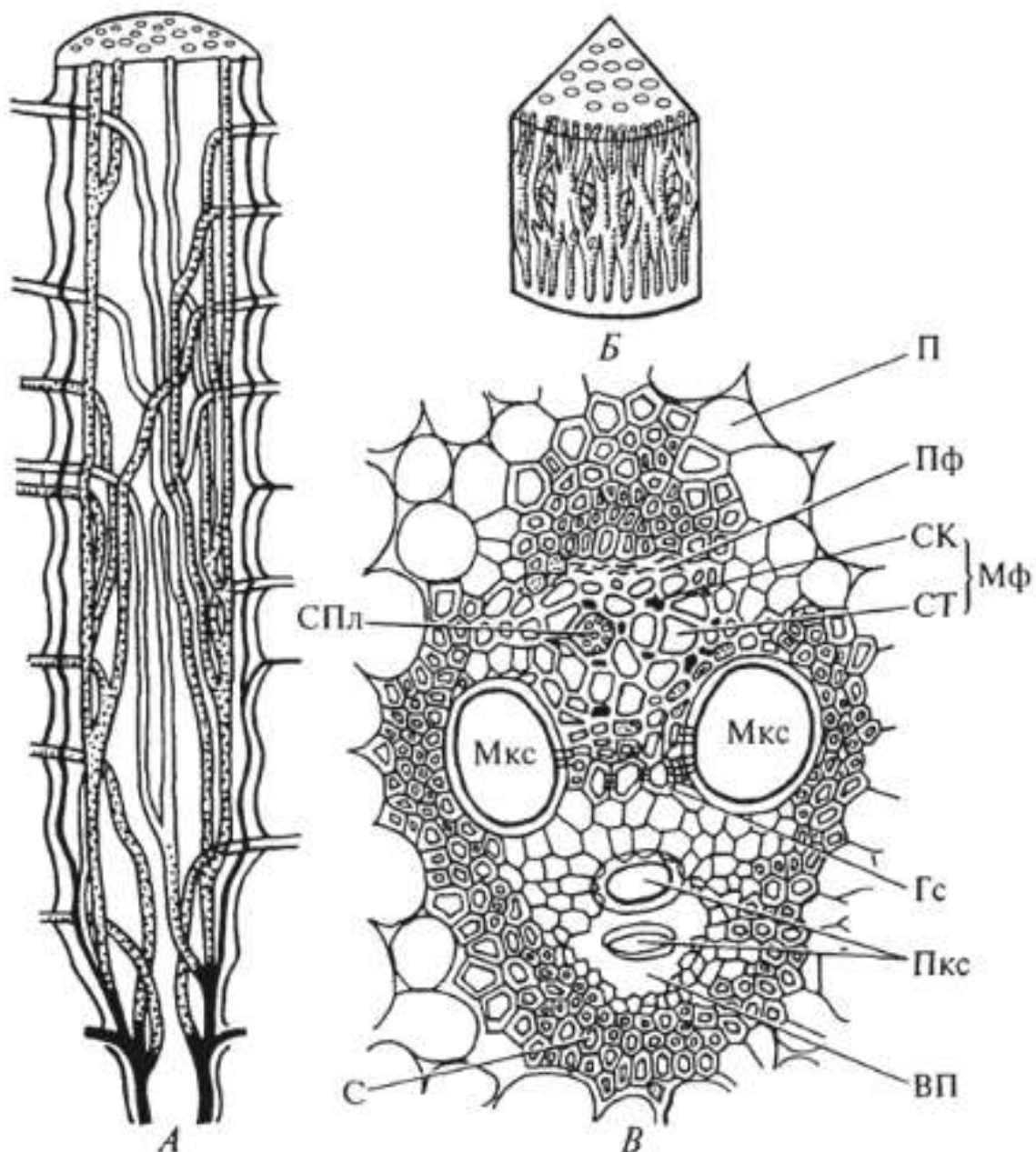


Рисунок 68 – Проводящие пучки в стебле кукурузы:

*А – схема продольного сечения стебля; Б – объемная модель части стеблевого узла с перемычками между пучками; В – поперечный разрез проводящего пучка: ВП – воздушная полость; Гс – гидростереиды; Мф – метафлоэма; Мкс – метаксилема; П – паренхима; Пкс – протоксилема; Пф – протофлоэма; С – склеренхима, СК – сопровождающая клетка; СПл – ситовидная пластинка; СТ – ситовидная трубка*

С поверхности стебель покрыт однослойной эпидермой, которая впоследствии одревесневает, образуя слой кутикулы. Расположенная непосредственно под эпидермой первичная кора состоит из тонкого слоя живых паренхимных клеток с хлорофилловыми зёрнами. Под паренхимными клетками находится центральный цилиндр, снаружи

начинающийся механической тканью склеренхимы перициклического происхождения. Склеренхима придает стеблю прочность. Основная часть центрального цилиндра состоит из крупных клеток паренхимы с межклетниками и беспорядочно расположенных сосудисто-волокнистых пучков. Форма пучков на поперечном срезе стебля овальная; все участки древесины тяготеют ближе к центру, а лубяные участки – к поверхности стебля.

Камбия в сосудисто-волокнистом пучке нет, и стебель не может утолщаться. Каждый пучок снаружи окружен механической тканью. Максимальное количество механической ткани сосредоточено вокруг пучков возле поверхности стебля.

Для стеблей однодольных травянистых растений характерны следующие особенности: 1) в течение всей жизни сохраняется первичное строение; 2) покровная ткань – эпидерма; 3) первичная кора слабо выражена и обычно состоит из хлорофиллоносной паренхимы; 4) центральный цилиндр имеет пучковое строение; 5) сосудисто-волокнистые пучки коллатеральные, расположены беспорядочно; 6) сосудисто-волокнистые пучки закрытого типа.

**Стебли водных растений, корневища и клубни.** Водная среда обитания растений (ослабленное освещение, бедность среды диоксидом углерода и кислородом, отсутствие иссушающих факторов из-за постоянного обеспечения растений водой, механическая поддержка со стороны воды и др.) четко сказывается на их анатомическом строении.

Особенности анатомического строения стеблей *водных растений* следующие: 1) кожица слабо дифференцирована; 2) часто клетки кожицы содержат хлорофилловые зерна и способны к фотосинтезу; 3) отсутствует устьичный аппарат или имеется, но слабо развит; 4) первичная кора занимает большую часть стебля; 5) первичная кора построена из рыхлой тонкостенной паренхимы с широкими воздухоносными ходами, располагающимися в один или несколько кругов и отделяющимися один от другого тонкими однослойными перегородками клеток; 6) небольшой по размеру осевой цилиндр; 7) сердцевина слабо выражена или отсутствует; 8) сосуды вскоре после образования могут разрушиться и в центре стебля остается воздухоносный ход; 9) слабо одревесневают лишь стенки сосудов; 10) крупные межклетники заполнены воздухом. Такая ткань называется *аэренхимой* (см. рис. 30).

Для анатомического строения *подземных корневищ* характерно следующее: кожица очень бедна устьицами или лишена их; защит-

ную роль несут рано образовавшаяся перидерма у двудольных растений или наружные опробковевшие слои первичной коры у однодольных растений; сравнительно мощная первичная кора, в паренхиме которой много запасных питательных веществ; в корневищах со вторичным приростом сильно развита паренхима; неотчетливо видна граница между первичной корой и центральным цилиндром, однако хорошо выражена эндодерма. У однодольных в узлах корневищ четко просматриваются концентрические проводящие пучки.

В клубнях в еще большей степени, чем в корневищах, развита тонкостенная паренхима с большим запасом питательных веществ, слабо развиты арматурная система тканей и одревеснение клеточных стенок. Преобладающая ткань – запасающая паренхима (клубни картофеля). В клубне сравнительно рано формируется перидерма. При поранении клубня в нем образуется *ранева пробка*. Иногда в клубнях некоторых сортов картофеля в первичной коре присутствуют идиобласты.

**Типы строения стебля.** От заложения прокамбия в меристематическом кольце зависит тип строения стебля. С.П. Костычев выделяет четыре типа строения стебля:

1. Закладывается замкнутое кольцо прокамбия, в котором от периферии к центру образуется флоэма, а от центра к наружной части кольца – ксилема; средняя часть кольца сохраняет меристематический характер и дифференцируется в камбий, который у двудольных и голосеменных растений начинает формировать вторичные элементы строения стебля. Часто внутрь от первичной ксилемы часть прокамбия дифференцируется в дополнительные участки внутренней флоэмы (барвинок – *Vinca*, вьюнок – *Convolvulus* и др.).

2. Прокамбий в стебле закладывается в форме отдельных тяжей, резко отграниченных от окружающей их крупноклеточной паренхимы. Прокамбиальные тяжи дифференцируются в коллатеральные проводящие пучки, между которыми из паренхимы формируются первичные сердцевинные лучи. Механические волокна перицикла располагаются или почти сплошным кольцом непосредственно под эндодермой (американский кирказон – *Aristolochia siphon*), или более или менее массивными группами над проводящими пучками (лютик – *Ranunculus*). После заложения камбия в результате интенсивного деления паренхимных клеток сердцевинного луча на уровне камбия формируется межпучковый камбий (рис. 69).



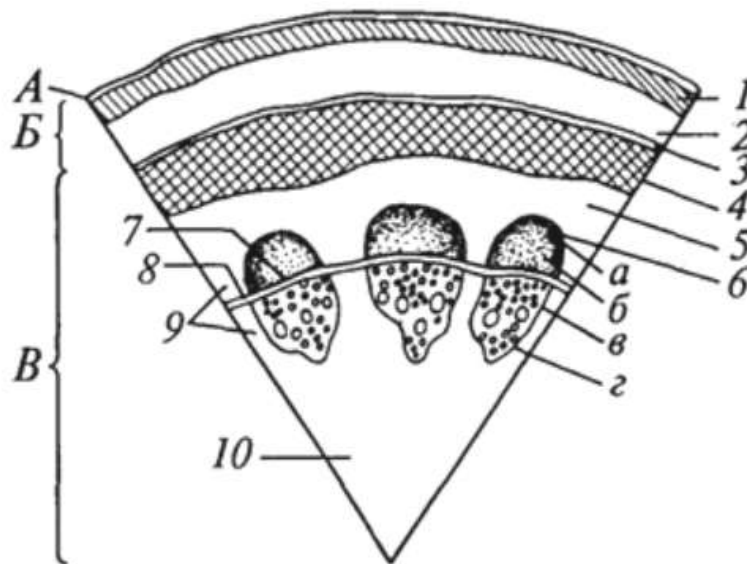


Рисунок 69 – Строение стебля кирказона (поперечный срез):

*A – эпидермис; Б – первичная кора; В – центральный цилиндр: 1 – колленхима; 2 – паренхима; 3 – крахмалонасное влагалище; 4 – склеренхима перицикла; 5 – паренхима перицикла; 6 – проводящие пучки (сложные, открытые, бокобочные, или коллатеральные); 7 – пучковый камбий; 8 – межпучковый камбий;*

*9 – паренхима сердцевинного луча; 10 – паренхима сердцевины*

*(а – первичная флоэма, б – вторичная флоэма,*

*в – вторичная ксилема, г – первичная ксилема)*

3. Прокамбий дает начало проводящим пучкам (листовым следам), спаянным в сплошное кольцо секторами из механической ткани – склеренхимы. Позднее в секторах механической ткани, снаружи от нее, образуется камбий, который смыкается с камбием проводящих пучков в сплошное камбиальное кольцо, производящее ксилему и флоэму. Этот тип особенно широко распространен среди травянистых двудольных, особенно у зонтичных и крестоцветных.

4. Дифференцировка тканей стебля начинается в осевом цилиндре путем заложения меристематического кольца, клетки которого отличаются от паренхимы перицикла и сердцевины меньшими размерами. В этом кольце некоторые группы клеток после усиленного роста и некоторого заострения концов превращаются в прокамбиальные тяжи, дифференцирующие коллатеральные проводящие пучки – листовые следы (кирказон крупнолистный, клецевина, подсолнечник, топинамбур и др.).

Таким образом, *прокамбий* является предшественником первичных проводящих тканей: первичной ксилемы и первичной флоэмы. Первичная анатомическая структура стебля у однодольных сохраня-

ется в течение всей жизни, а у двудольных и голосеменных происходят вторичные изменения, в итоге чего формируется вторичное строение стебля (рис. 70).

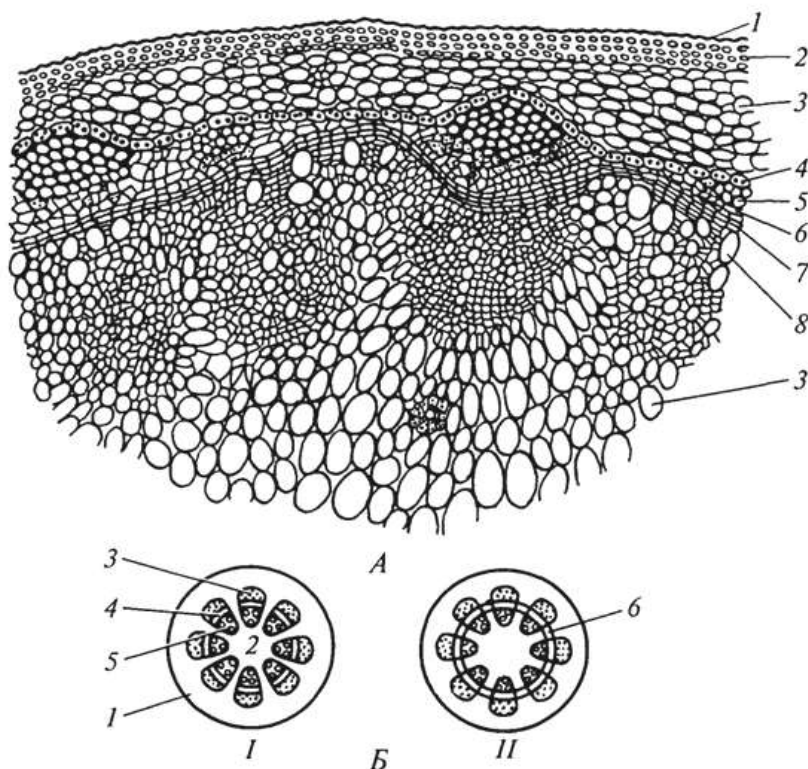


Рисунок 70 – Строение стебля подсолнечника:

*А* – часть поперечного среза: 1 – эпидермис; 2 – колленхима; 3 – основная паренхима; 4 – крахмалосный слой (эндодерма); 5 – склеренхима; 6 – флоэма; 7 – камбий; 8 – ксилема; *Б* – образование общего камбиального кольца (схема поперечного среза): *И* – первичное строение; *ИИ* – вторичное строение – образование кольца камбия: 1 – кора; 2 – сердцевина; 3 – первичная флоэма; 4 – пучковый камбий; 5 – первичная ксилема; 6 – межпучковый камбий

### Вторичное строение стебля

Вторичное строение стебля характерно в основном для многолетних двудольных и голосеменных растений. Оно может быть двух, трех и четырех типов.

**Анатомическое строение стеблей травянистых двудольных растений.** Выделяют пучковое, переходное и непучковое вторичное строение стебля.

Проводящие ткани расположены кольцом вокруг сердцевины; центральный цилиндр имеет пучковое или непучковое строение; проводящие пучки коллатеральные или биколлатеральные, открытые; пучки разделены сердцевинными лучами, состоящими из паренхимы; механические ткани расположены по периферии; склеренхима входит

в состав перицикла, колленхима – в состав первичной коры. У двудольных и голосеменных различают первичную и вторичную структуры. *Первичная* структура формируется в результате деятельности апикальной меристемы, а *вторичная* – с момента деятельности камбия. У двудольных растений первичное строение стебля очень недолговечно и с началом деятельности камбия образуется вторичная структура, которая может быть трех типов: пучковая, переходная и непучковая.

*Пучковое* строение характерно для растений, прокамбий которых закладывается пучками (клевер, тыква, кирказон и др., см. рис. 69). Из прокамбия возникает пучковый камбий, в результате деятельности которого образуются вторичные флоэма и ксилема. Клетки основной паренхимы, расположенные между проводящими пучками, формируют межпучковый камбий, который дифференцируется в паренхиму сердцевинных лучей. Таким образом, пучковый и межпучковый камбий, соединяясь, образуют сплошное камбиальное кольцо, но пучковое строение сохраняется. Проводящие пучки располагаются по кругу в один ряд. Пучковое строение большого прироста стеблю не дает, так как камбий быстро замирает. В стебле пучкового строения имеется эпидерма с небольшим числом устьиц, первичная кора, наружный слой которой – механическая ткань колленхима, а глубже – хлорофиллоносная паренхима. Внутренний слой первичной коры – эндодерма, состоящая из более крупных клеток с крахмальными зёрнами (крахмалоносное влагалище). Внутрь от первичной коры расположен центральный осевой цилиндр, наружный слой которого составлен, как правило, однослойным перициклом из механической ткани склеренхимы.

*Переходное* строение наблюдается в том случае, когда первичное строение стебля пучковое, а вторичные элементы формируются из пучкового и межпучкового камбия. В результате появляются новые проводящие пучки, занимающие промежуточное положение между первыми пучками. Постепенно пучки сливаются в одно сплошное кольцо цилиндра из флоэмы, камбия и ксилемы. Такое строение имеют многие двудольные травянистые растения (валериана, клещевина, подсолнечник и др., см. рис. 70). С поверхности стебель покрыт эпидермой, вглубь расположены первичная кора, а затем центральный осевой цилиндр. Первичная кора снаружи представлена пластинчатой колленхимой с хлоропластами, затем в глубине идет тонкостенная паренхима с несколько меньшим количеством хлоропластов.

Внутренний слой первичной коры выстилает крахмалоносное влагалыще, или эндодерма. Под первичной корой находится слой перицикла, представленный паренхимными клетками, способными к меристематическому делению. Затем в основной паренхиме осевого цилиндра по кругу размещаются проводящие пучки коллатерального типа. Вторичное утолщение стебля подсолнечника происходит за счет деятельности первичной и вторичной меристемы. Первичная меристема представлена пучковым камбием между флоэмой и ксилемой. Вторичная меристема, или межпучковой камбий, формируется из паренхимных клеток сердцевинных лучей, которые в результате деятельности пучкового камбия превращаются в делящиеся. Межпучковой камбий, кроме того, образует новые пучки вторичного происхождения. Старые и новые пучки разрастаются, ксилема и флоэма пучков сливаются, и постепенно появляется непучковое строение.

*Непучковое* строение получается из сплошного прокамбиального цилиндра, закладывающегося под конусом нарастания. Прокамбиальный цилиндр откладывает элементы протоксилемы и метаксилемы внутрь стебля, а в дальнейшем работает как камбиальное кольцо, которое внутри от себя откладывает ксилему, кнаружи – флоэму. Такое строение характерно для многих древесных и некоторых многолетних травянистых растений (см. рис. 71). Однако в стеблях травянистых растений камбий функционирует в течение одного вегетационного периода – с весны до осени. Осенью все камбиальные клетки преобразуются в клетки постоянных тканей, а у древесных растений камбий продолжает работать в течение всей жизни, благодаря чему стебли их утолщаются и приобретают характерные особенности в строении, отсутствующие у травянистых растений.

**Анатомическое строение многолетних стеблей древесных растений.** Рассмотрим его на примере стебля липы (см. рис. 71).

Годичные побеги липы покрыты эпидермой. К осени они одревесневают и эпидерма сменяется пробкой. В течение вегетационного периода под эпидермой закладывается пробковый камбий, который снаружи формирует пробку, а внутрь – клетки феллодермы. Эти три покровные ткани образуют покровный комплекс перидермы. Клетки эпидермы постепенно в течение 2–3 лет шелушиваются и отмирают. Под перидермой расположена первичная кора. Наружные слои представлены клетками пластинчатой хлорофиллоносной колленхимы, затем идет хлорофиллоносная паренхима и слабо выраженная эндодер-

ма. Перикцикл представлен участками склеренхимы, снаружи защищающей флоэму.

Большую часть стебля составляют ткани, образованные деятельностью камбия. Граница коры и древесины проходит по камбию. Все ткани, лежащие кнаружи от камбия, называют *корой*. Кора бывает первичная и вторичная. Первичная уже описана, вторичную кору составляет флоэма, или луб, и сердцевинные лучи. Флоэма трапециевидной формы, а сердцевинные лучи представлены в виде треугольников, вершины которых сходятся к центру стебля до сердцевины.

Серцевинные лучи насквозь пронизывают древесину. Это первичные сердцевинные лучи, по ним в радиальном направлении продвигаются вода и органические вещества. Серцевинные лучи представлены паренхимными клетками, внутри которых к осени откладываются запасные питательные вещества (крахмал), расходуемые весной на рост молодых побегов. Камбий образует и вторичные сердцевинные лучи, но они не доходят до сердцевины, теряясь в древесине. Во флоэме чередуются прослойки твердого луба (лубяные волокна) и мягкого (живые тонкостенные элементы). Лубяные (склеренхимные) волокна луба представлены мертвыми прозенхимными клетками с толстыми одревесневшими стенками. Мягкий луб состоит из ситовидных трубок с клетками-спутницами (проводящая ткань) и лубяной паренхимы, в которой накапливаются питательные вещества (углеводы, жирные масла и др.).

Весной эти вещества расходуются на рост побегов. По ситовидным трубкам передвигаются органические вещества, образованные в результате фотосинтеза. Весной при порезе коры сок вытекает наружу. Ближе к камбию расположены более молодые участки луба. Более молодые и широкие клетки луба накладываются на более старые периферийные узкие клетки, тем самым создавая трапециевидный вид луба. Камбий представлен одним плотным кольцом из тонкостенных прямоугольных клеток с крупным ядром и цитоплазмой. Осенью клетки камбия становятся толстостенными, и его деятельность прекращается.

К центру стебля внутрь от камбия образуется древесина, состоящая из сосудов (трахей), трахеид, древесинной паренхимы и древесинной склеренхимы (*либриформ*). Либриформ представляет собой совокупность узких толстостенных и одревесневших клеток механической ткани. Древесина откладывается в виде годичных колец (сочетание весенних и осенних элементов древесины), более широких вес-

ной и летом и более узких осенью, а также в засушливое лето. На поперечном спиле дерева по числу годичных колец можно определить относительный возраст дерева. Весной в период сокодвижения по сосудам древесины поднимается вода с растворенными минеральными солями.

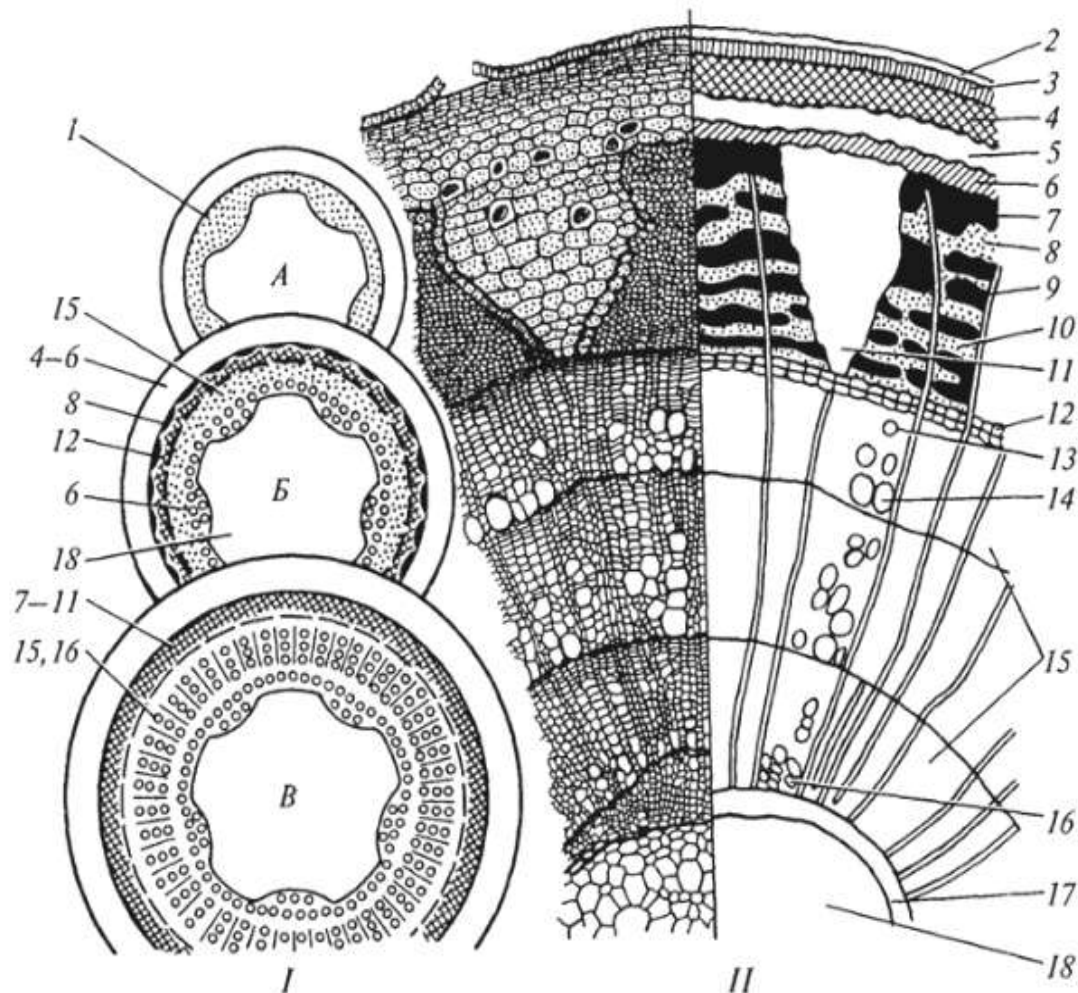


Рисунок 71 – Стебель липы (*Tilia cordata*) на поперечном разрезе (I) и схема строения стебля на разных уровнях (II):

A – срез на уровне появления прокамбия; B – на уровне появления камбия; V – на уровне сформированной структуры; 1 – прокамбий; 2 – остатки эпидермы; 3 – пробка; 4 – колленхима; 5 – паренхима коры; 6 – эндодерма (4–6 – первичная кора); 7 – перициклическая зона; 8 – первичная флоэма; 9 – твердый луб; 10 – мягкий луб (вторичная флоэма); 11 – сердцевинный луч (7–11 – вторичная кора); 12 – камбий; 13 – осенняя древесина; 14 – весенняя древесина (13, 14 – годичное кольцо древесины); 15 – вторичная древесина; 16 – первичная древесина (15, 16 – древесина); 17 – перимедулярная зона; 18 – основная паренхима (17, 18 – сердцевина; 17–18 – центральный цилиндр)

В центральной части стебля расположена сердцевина, состоящая из паренхимных клеток и окруженная мелкими сосудами первичной древесины.

### Анатомическое строение стеблей голосеменных растений.

Анатомическое строение очень сходно с анатомическим строением двудольных древесных растений, однако есть и некоторые различия. В коровой части и древесине хвойных (ель, пихта, сосна и др.) образуются смоляные ходы (рис. 72). У кипарисовых смола накапливается в крупных клетках коровой паренхимы или в сердцевинных лучах. Флоэма сосны состоит из ситовидных трубок и лубяной паренхимы; ситовидные клетки флоэмы без клеток-спутниц и лубяных волокон. Древесина сосудов не имеет и состоит из одних трахеид, расположенных ровными рядами и имеющих многочисленные окаймленные поры. Древесинная паренхима и механические волокна, как правило, отсутствуют, границы между приростами весенней и летней древесины четко выражены и хорошо видны годовичные кольца. Благодаря сообщению вертикальных и горизонтальных смоляных ходов у хвойных выработалась единая *смолоотделительная система*.

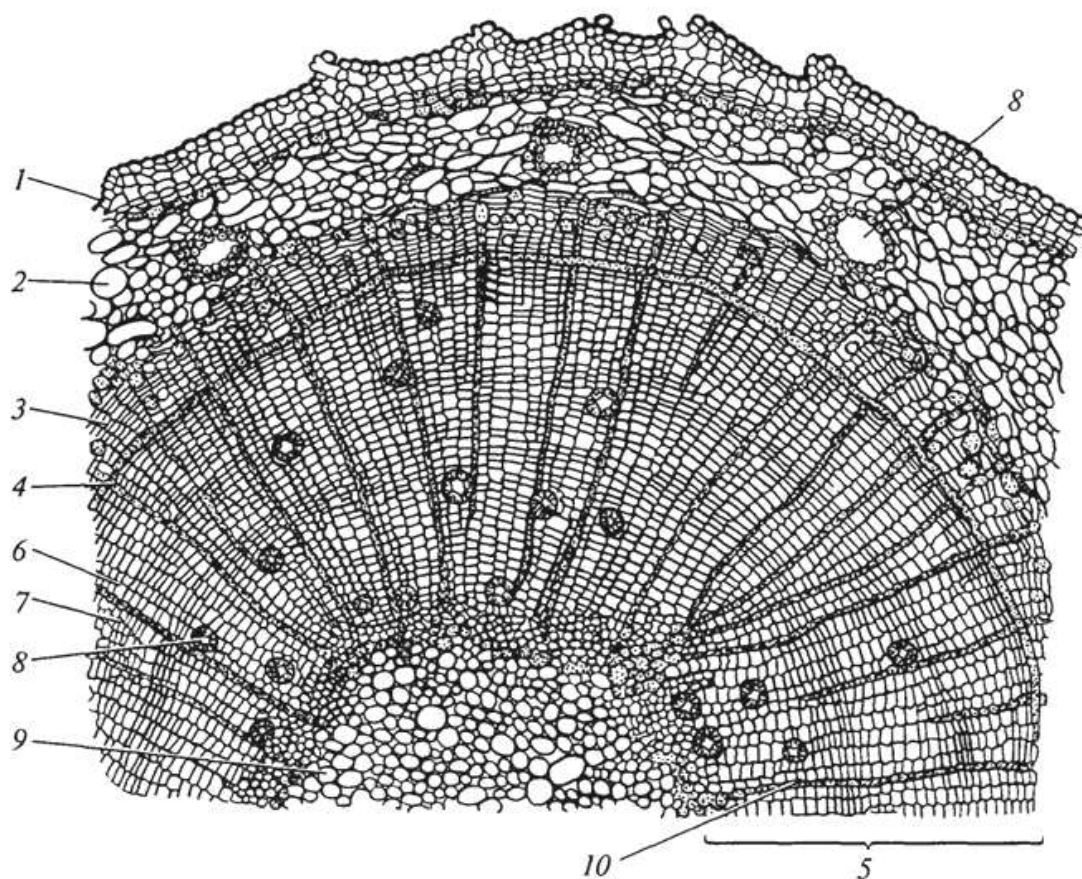


Рисунок 72 – Стебель сосны (*Pinus sylvestris*) на поперечном разрезе:  
1 – пробка; 2 – паренхима первичной коры; 3 – флоэма; 4 – камбий; 5 – ксилема;  
6 – весенние трахеиды; 7 – осенние трахеиды; 8 – смоляной ход;  
9 – сердцевина; 10 – сердцевинный луч

Смоляные ходы сосны изнутри выстланы тонкостенными паренхимными клетками, составляющими эпителий, выделяющий смолу в смоляной ход.

#### 4.2.5. Лист и его функции

##### Морфология листа

**Общая характеристика листа.** *Лист* – уплощенный боковой орган побега с билатеральной симметрией; он закладывается в виде листового бугорка, представляющего собой боковой выступ побега. Лист имеет одну плоскость симметрии и характерную плоскую форму.

Зачаток листа увеличивается в длину за счет роста верхушки, в ширину – за счет краевого роста. У семенных растений верхушечный рост быстро прекращается. После разворачивания почки происходит многократное деление всех клеток листа (у двудольных) и увеличение их размеров. После дифференциации клеток меристемы в постоянные ткани лист нарастает за счет интеркалярной меристемы основания листа. У большинства растений деятельность этой меристемы быстро заканчивается, и лишь у немногих (кливия, амариллис) продолжается достаточно долго.

У однолетних травянистых растений продолжительность жизни стебля и листа практически одинаковая – 45–120 дней, у вечнозеленых – 1–5 лет, у хвойных (пихта) – до 10 лет.

Первыми листьями семенных растений являются семядоли зародыша. Следующие (настоящие) листья формируются в виде меристематических бугорков – *примордиев*, возникающих из верхушечной меристемы побега.

*Основными функциями листа* являются фотосинтез, транспирация и газообмен.

*Основные части листа:* листовая пластинка; черешок; основание листа; прилистники – выросты из основания листа.

*Листовая пластинка* – основная, наиболее важная фотосинтезирующая часть листа.

*Черешки* ориентируют листовые пластинки по отношению к источнику света, создавая листовую мозаику, т. е. такое размещение листьев на побеге, при котором они не затеняют друг друга. Это достигается за счет различной длины и изогнутости черешка; различной величины и формы листовой пластинки; вследствие светочувствитель-



ности листьев. Если черешок отсутствует, лист называется *сидячим*; тогда он прикрепляется к стеблю основанием листовой пластинки.

*Основание* – это базальная часть листа, сочлененная со стеблем. Если основание листа разрастается, образуется листовое *влагалище* (семейства Злаковые, Лилейные, Зонтичные). Влагалище защищает пазушные почки и основания междоузлий.

*Прилистники* – парные боковые выросты основания листа. Они прикрывают боковые почки и предохраняют их от различных повреждений. В почке прилистники обязательно закладываются вместе с листьями, однако у многих растений быстро опадают или пребывают в зачаточном состоянии. Если прилистники срастаются, образуется *раструб* (например, в семействе гречишные).

Большинство листьев имеют более или менее плоскую форму и дорсовентральное строение, выражающееся в различии его верхней и нижней сторон. Различают листья:

1) *бифациальные* (двусторонние) – листья типичного строения, у которых верхняя и нижняя стороны различаются морфологически (характер жилок, опушение) и анатомически;

2) *эквифациальные* – листья, обе стороны которых имеют одинаковое морфологическое и анатомическое строение (злаки);

3) *унифациальные* (с одной поверхностью) – листья либо округлые в сечении (лук), либо уплощенные с боков (гладиолус, ирис), у которых вся поверхность пластинки соответствует лишь нижней стороне.

**Листорасположение.** Листья располагаются на стебле в определенном порядке. Он отражает симметрию в структуре побега. Различают четыре типа размещения листьев: *спиральное, двурядное, супротивное* и *мутовчатое* (рис. 73).

*Спиральное (очередное) листорасположение* – это расположение листьев по спирали; при этом от каждого узла стебля отходит один лист. *Двурядное (супротивно-очередное) листорасположение* характеризуется тем, что листья располагаются по одному в каждом узле, но обязательно на противоположной стороне оси. При *супротивном листорасположении* листья сидят на каждом узле попарно, один против другого, при *мутовчатом* – на одном узле располагаются три листа и более. Обычно листья располагаются так, чтобы обеспечить наименьшую взаимную затеняемость. Это явление получило название *листовой мозаики*.

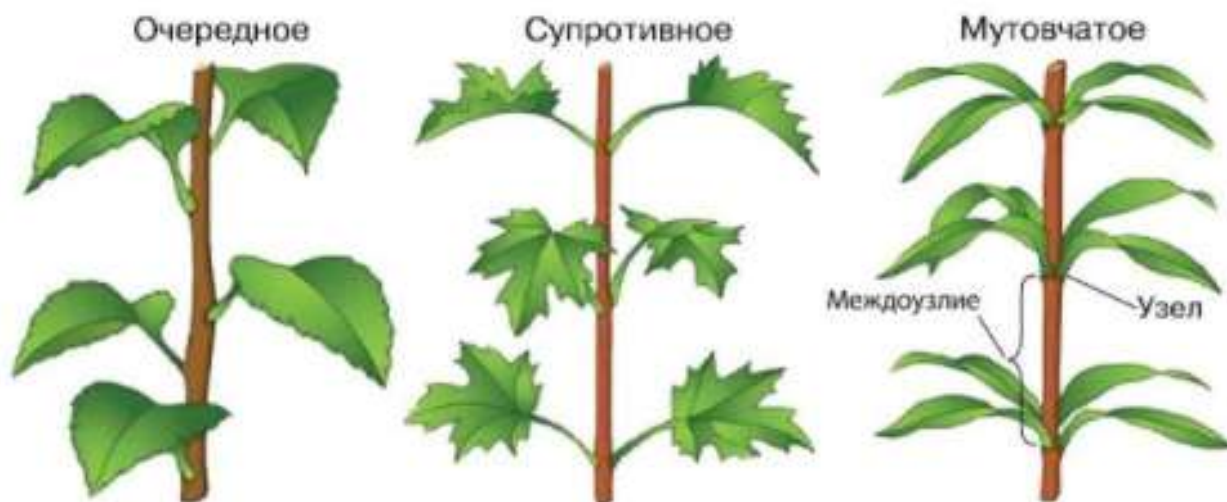


Рисунок 73 – Разные типы листорасположения

**Формации листьев, гетерофилия.** Листья в отличие от других органов растения гораздо более изменчивы по форме, величине, продолжительности жизни, окраске и т. д. Листья чутко реагируют на освещенность и ее колебания. Форма, размер листа зависят не только от экологических условий, видовой принадлежности, но и от того, к какой из трех формаций они относятся. Различают *низовую*, *срединную* и *верхушечную* формации. *Низовые листья* – недоразвитые или видоизмененные листья (семядольные листья, кроющие чешуи почек, чешуйчатые листья корневищ и надземных побегов). *Срединные листья* составляют основную массу листьев, где происходит фотосинтез. *Верховые листья* – это листовая обертка, прицветники. Они недоразвиты, лишены черешка, а иногда и окраски. Листья срединной формации у разных видов сильно варьируют по размерам, форме, расположению на стебле. В структуре срединных листьев есть различия, вызванные возрастными особенностями (эвкалипт). Большое влияние на внешний облик листа оказывают среда и возраст побега. Так, резко отличаются листья на молодых и старых побегах плюща. Особенно отличаются подводные, надводные и плавающие листья у некоторых водных растений (лютик водяной, стрелолист). Это явление разнолистности получило название *гетерофиллии* (рис. 74). *Анизофиллией* называют различия в форме и размерах ассимилирующих листьев на одном и том же узле побега (при супротивном или мутовчатом листорасположении). Чаще всего анизофиллия наблюдается у плагиотропных побегов.

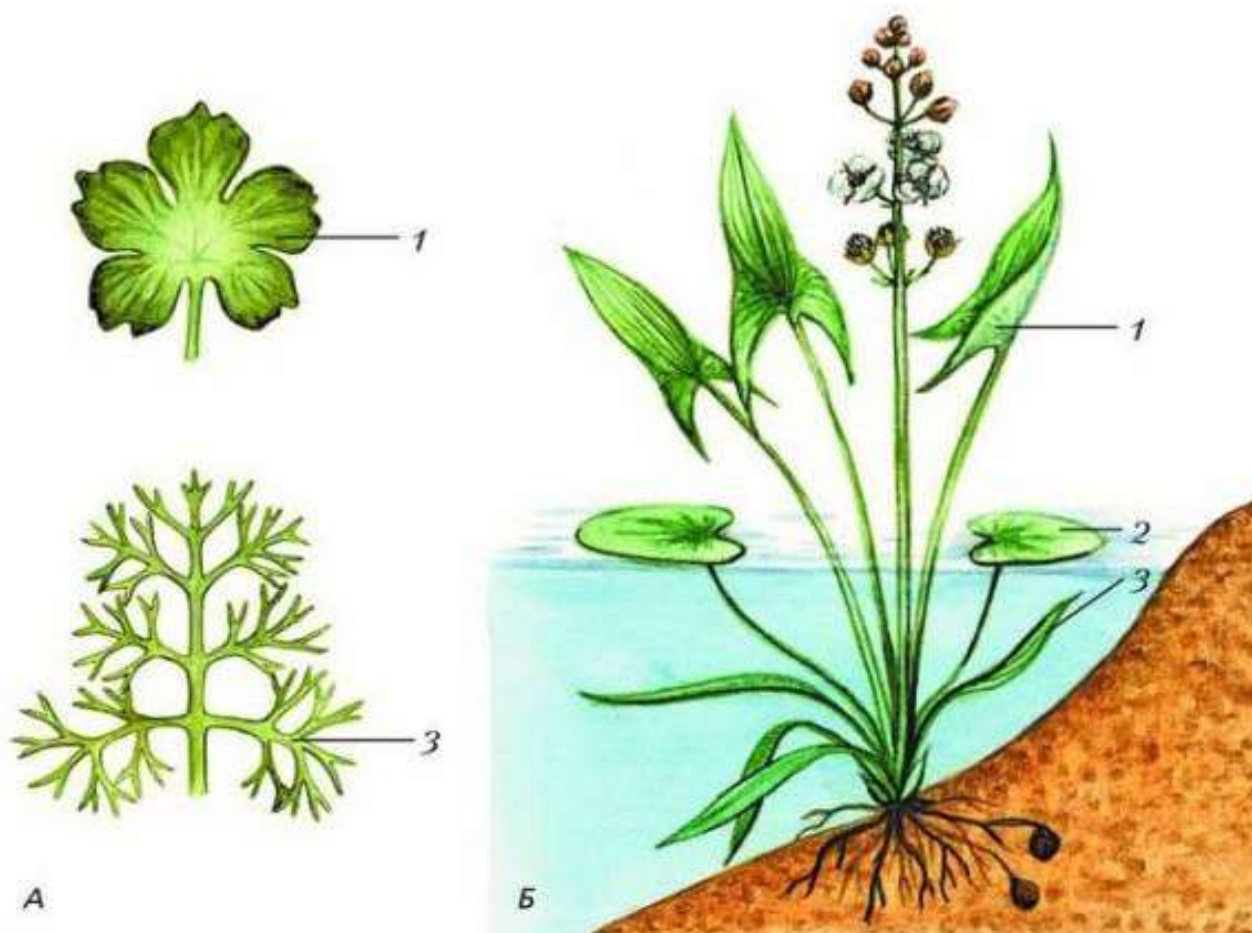


Рисунок 74 – Гетерофилия у водяного лютика (А) и стрелолиста (Б):  
 1 – надводные листья; 2 – плавающие листья; 3 – подводные листья

**Жилкование.** *Жилкование* – это распределение проводящих пучков (жилок) в листьях, по которым транспортируются вода с растворенными в ней минеральными веществами и продукты фотосинтеза. Крупные жилки обычно образованы несколькими сосудисто-волокнистыми пучками и хорошо выражены на нижней стороне листа. *Жилкование* является важным систематическим признаком растений (как современных, так и ископаемых), особенно древесных.

Жилка листа представлена сосудисто-волокнистым пучком и выполняет проводящую и механическую функции. Жилки, входящие в лист от стебля через основание и черешок, называют *главными*. От главных жилок отходят боковые жилки 1-го, 2-го и т. д. порядка. Между собой жилки могут соединяться сетью мелких жилок – *анастомозов*. У большинства хвойных в листе может быть одна или несколько продольных жилок, не связанных между собой.

*Дуговое и параллельное жилкование* (рис. 75) чаще встречается у однодольных растений. При дуговом жилковании неветвящиеся жилки расположены дугообразно и сходятся на верхушке и к основанию листовой пластинки (ландыш). При параллельном жилковании жилки листовой пластинки проходят параллельно друг другу (злаки, осоки).

*Пальчатое жилкование* – из черешка в листовую пластинку входит несколько главных жилок 1-го порядка (в виде пальцев руки). От главных жилок отходят жилки последующих порядков (у двудольных растений – например, клена татарского).

*Перистое жилкование* – выражена центральная жилка, идущая от черешка и сильно ветвящаяся в листовой пластинке в виде пера (характерно для двудольных растений – например, листа черемухи обыкновенной).

*Вильчатое жилкование* – ответвления жилок, не соединяясь между собой перемычками, доходят до краев листа (характерно для многих папоротниковидных и примитивных семенных растений).

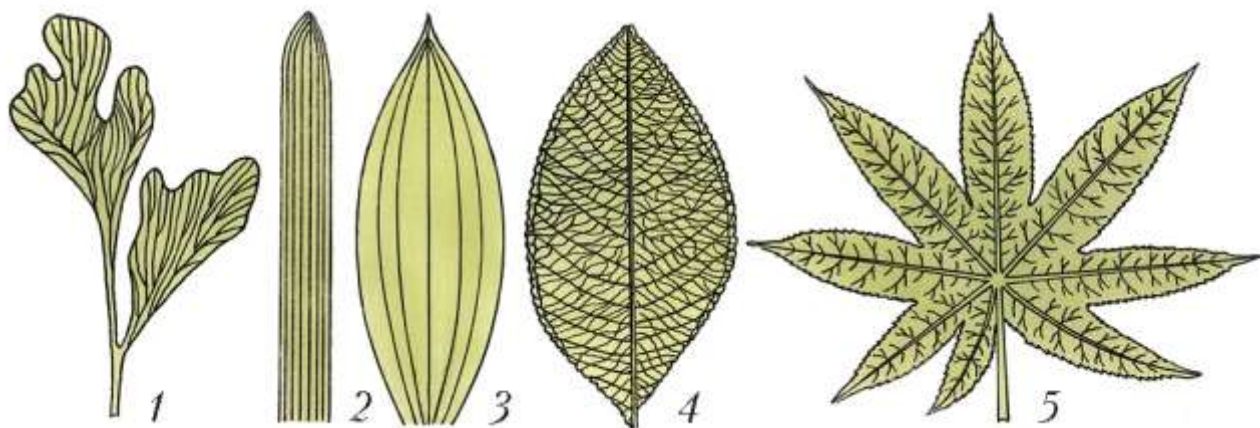


Рисунок 75 – Типы жилкования листа:

1 – вильчатое; 2 – параллельное; 3 – дуговидное; 4 – перистосетчатое;  
5 – пальчатое

**Классификация листьев.** Лист, состоящий из одной листовой пластинки, называется *простым*. Такие листья опадают в месте сочленения стебля с черешком у деревьев и кустарников, где возникает разделительный слой.

Лист называется *сложным*, если на общей оси, называемой *раxisом* (от греч. *rhachis* – хребет), располагаются несколько листовых пластинок (листочков), имеющих свои черешочки. При листопаде у

сложного листа сначала опадают листочки, а затем рахис (семейства Бобовые, Розоцветные).

Простые листья подразделяются на листья с цельной и расчлененной листовой пластинкой.

Простые листья с цельной листовой пластинкой характеризуются рядом признаков:

- а) *формой листовой пластинки;*
- б) *формой основания листа;*
- в) *формой верхушки листа;*
- г) *формой края листовой пластинки.*

Форма листовой пластинки определяется соотношением ее длины и ширины и положением наиболее широкой ее части (рис. 76).

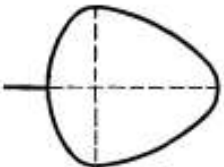
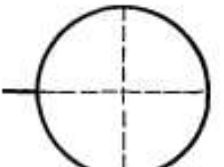
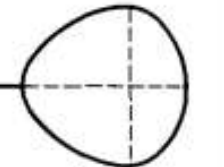


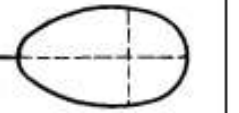
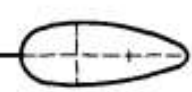
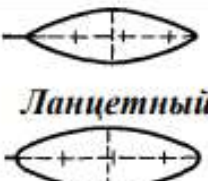
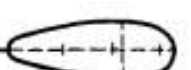
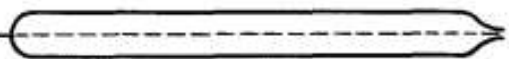
Длина равна ширине или превышает ее очень мало	 <b>Широко-яйцевидный</b>	 <b>Округлый</b>	 <b>Обратношироко-яйцевидный</b>
Длина превышает ширину в 1.5–2 раза	 <b>Яйцевидный</b>	 <b>Эллиптический</b>	 <b>Обратно-яйцевидный</b>
Длина превышает ширину в 3–4 раза	 <b>Узкояйцевидный</b>	 <b>Ланцетный</b> <b>Продолговатый</b>	 <b>Обратно-узкояйцевидный</b>
Длина превышает ширину в 5 и более раз	 <b>Линейный</b>		

Рисунок 76 – Обобщенная схема форм листьев

По форме пластинки бывают округлыми, овальными, продолговатыми, ланцетными, линейными (если самая широкая часть листа находится посередине), широко- и узкояйцевидными (если наибольшая ширина смещена к основанию листовой пластинки), яйцевидными, обратношироко-, обратно- и обратноузкояйцевидными (если широкая часть находится ближе к верхушке листа).

Форма основания листовой пластинки бывает клиновидной, округлой, сердцевидной, усеченной, стреловидной, копьевидной и т. д. (рис. 77). Верхушка листа может быть тупой, усеченной, острой, заостренной, остроконечной, выемчатой (рис. 78).

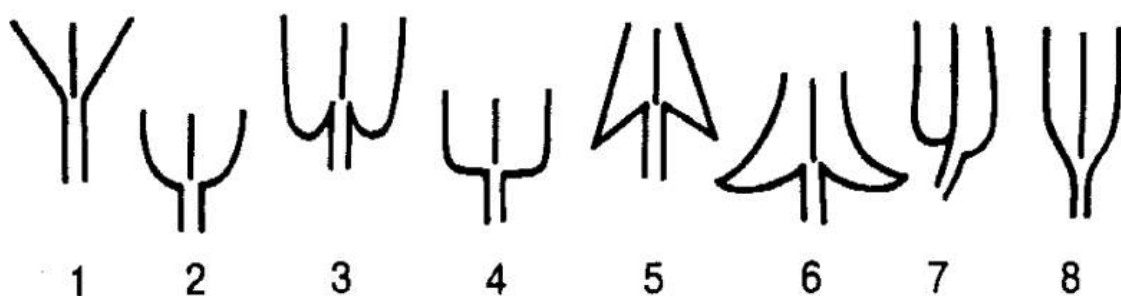


Рисунок 77 – Форма основания листовой пластинки:

1 – клиновидная; 2 – округлая; 3 – сердцевидная; 4 – усеченная;  
5 – стреловидная; 6 – копьевидная; 7 – неравнобокая; 8 – суженная

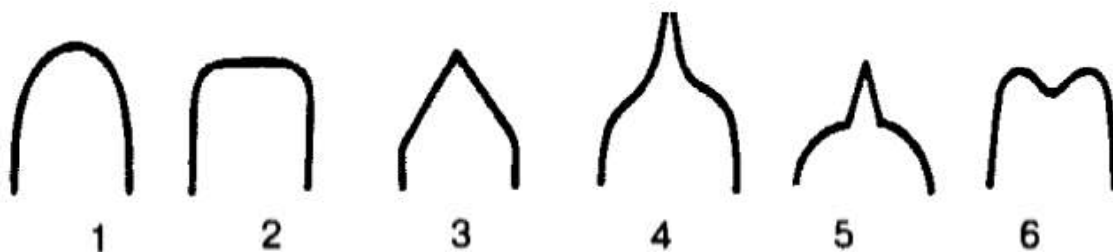


Рисунок 78 – Форма верхушки листовой пластинки:

1 – тупая; 2 – усеченная; 3 – острая; 4 – заостренная; 5 – остроконечная;  
6 – выемчатая

Край листа имеет вырезки разной глубины. В тех случаях, если они не заходят глубже чем на 1/4 ширины полупластинки, лист называют *цельным*, а его край – *изрезанным*. Листья с цельными краями называют *цельнокрайними* (рис. 79).

Листья, вырезы края которых глубже 1/4 ширины полупластинки, называют *расчлененными*. Расчленение может быть тройчатым, пальчатым и перистым (рис. 80). Если надрезы не превышают 1/2

ширины полупластинки, листья называют *лопастными*, если они более 1/2 ширины пластинки – *раздельными*; при надрезах, достигающих центральной жилки, листья называют *рассеченными*.

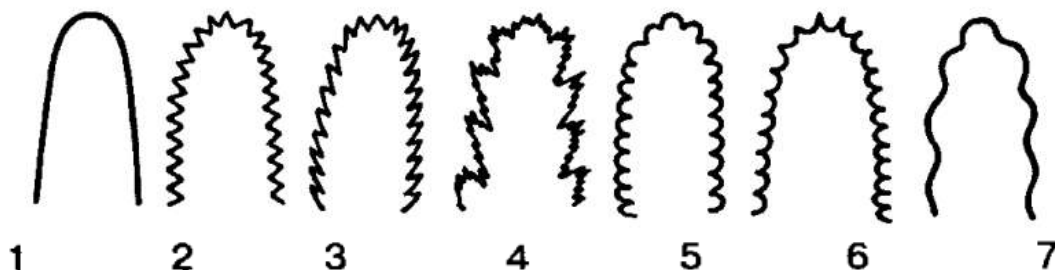


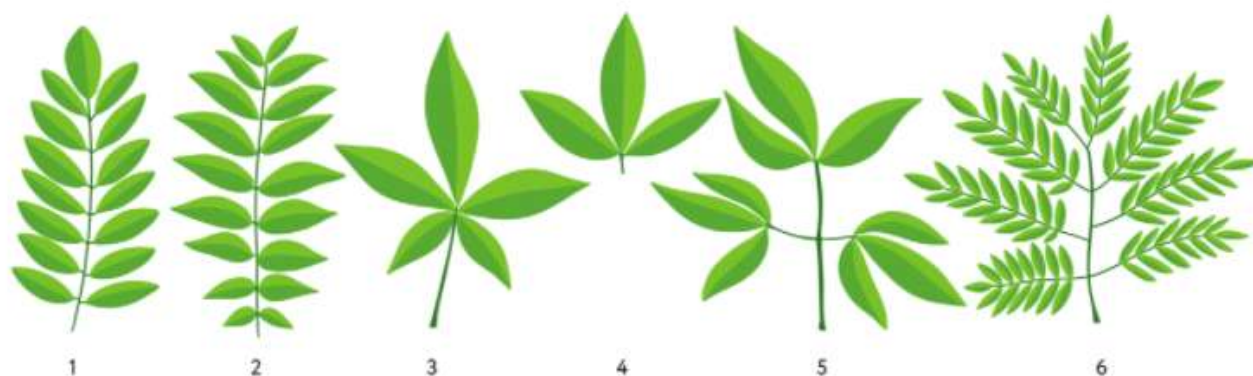
Рисунок 79 – Форма края листовой пластинки:

1 – цельнокрайний лист; 2 – зубчатый; 3 – пильчатый; 4 – дваждыпильчатый; 5 – городчатый; 6 – выемчатый; 7 – волнистый

Лист	Сочленение		
	тройчато-	пальчато-	перисто-
Лопастной		С лопастями 	
Раздельный		С долями 	
Рассеченный		С сегментами 	
Сложный		С листочками 	

Рисунок 80 – Сложные и простые листья с расчлененной листовой пластинкой

Сложные листья бывают тройчатосложные, состоящие из 3 листочков (земляника), и *пальчатосложные*, состоящие из множества листочков (каштан). У этих типов сложных листьев все листочки прикрепляются к верхушке рахиса. Кроме того, есть сложные листья, листочки которых располагаются по всей длине рахиса. Среди них различают *парноперистосложные*, если они заканчиваются на верхушке листовой пластины парой листочков (горох посевной), и *непарноперистосложные* (рябина обыкновенная), заканчивающиеся одним листочком (рис. 81).



*Рисунок 81 – Сложные листья:*

*1 – непарноперистосложный; 2 – парноперистосложный; 3 – пальчатосложный; 4 – тройчатосложный; 5 – дваждытройчатосложный; 6 – дваждыперистосложный*

### **Анатомическое строение листовой пластинки**

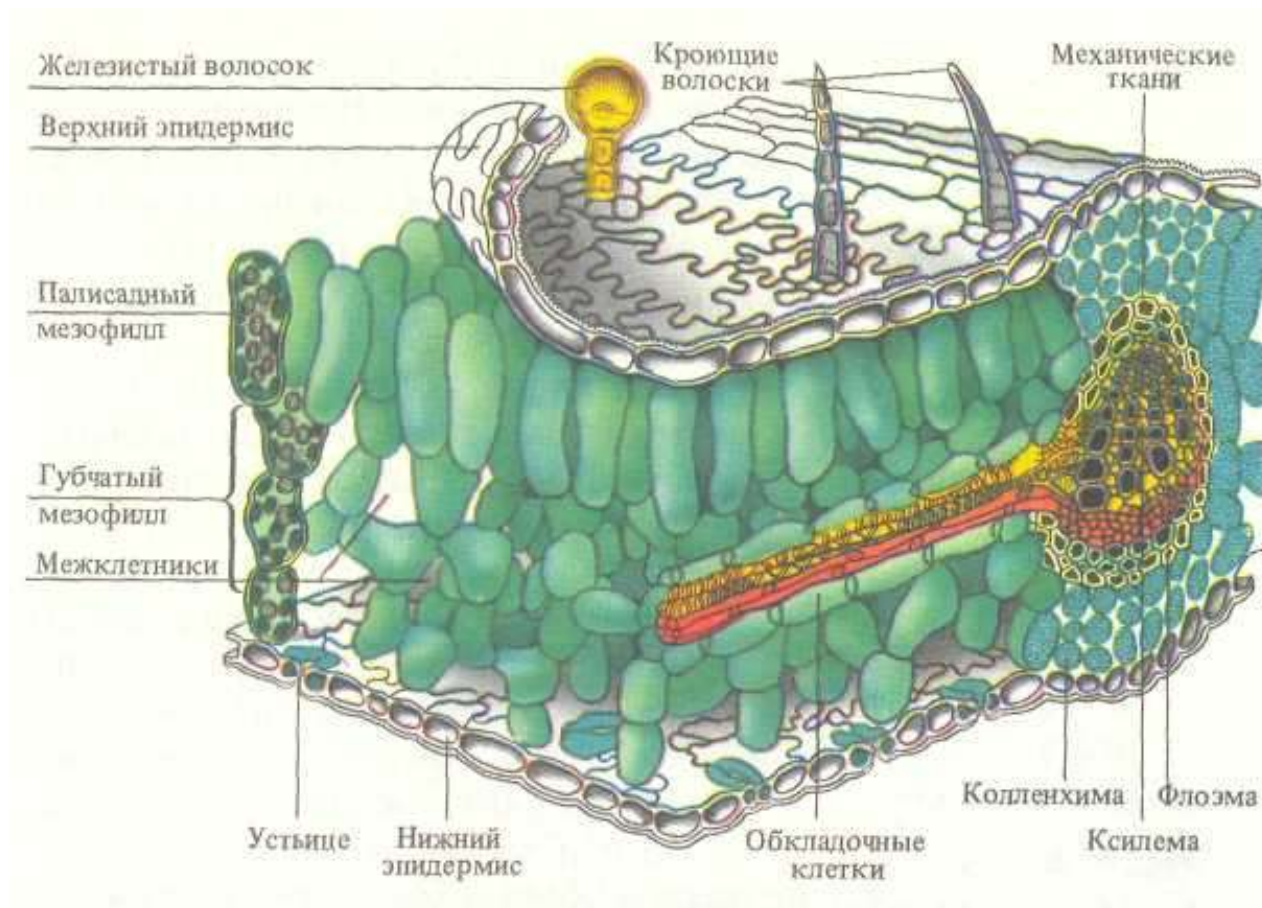
Микроскопическое строение листа вполне соответствует его функциям. Нижняя и верхняя стороны листа выполняют обычно разные функции: нижняя – транспирацию, газообмен, верхняя – фотосинтез. Поэтому большинство листьев построено дорсовентрально (билатерально). В этом можно убедиться невооруженным глазом, а также при рассмотрении пластинки листа под микроскопом.

Листовая пластинка состоит из кожицы (эпидермы), мезофилла (губчатой и столбчатой, или палисадной, паренхимы), сосудисто-волоконистых пучков (рис. 82).

Эпидерма покрывает лист с обеих сторон. Это однослойная ткань, клетки ее живые, плотно соединены между собой. Эпидерма предохраняет лист от механических повреждений, высыхания и повреждения паразитирующими микроорганизмами. С верхней стороны кожица часто пропитывается кутином или воском, образуя кутикулу,



что способствует снижению транспирации. Волоски – выросты клеток кожицы – усиливают защитную функцию листа от потери воды. Между верхним и нижним эпидермисом находится мезофилл (мякоть листа).



*Рисунок 82 – Схематическое объемное изображение части листовой пластинки*

Верхнюю часть мезофилла составляют палисадная, или столбчатая, паренхима, представленная тонкостенными клетками с большим количеством хлоропластов. В них и происходит процесс фотосинтеза – превращение солнечной энергии в энергию химических связей органических соединений с выделением кислорода. Органическое вещество синтезируется из диоксида углерода и воды при поглощении солнечной энергии. Свет в хлоропласты проникает через прозрачные стенки эпидермы, диоксид углерода – через устьичные клетки нижнего эпидермиса, проходя в слой губчатого мезофилла, где много хлорофиллоносных клеток.

Сосудисто-волокнистые пучки густой сетью пронизывают мезофилл листа. Это закрытые коллатеральные пучки. Ксилема распо-

ложена сверху, флоэма – снизу. Вода, поглощенная корнями, по проводящим сосудам (жилкам) поступает в клетки нижнего слоя ассимиляционной паренхимы. Функция жилок заключается не только в снабжении клеток листа водой по сосудам ксилемы, но и в отведении из листа продуктов фотосинтеза по сосудам флоэмы. Функция жилок еще и механическая.

При равномерном освещении листа с обеих сторон, когда листовая пластинка расположена почти вертикально, например, у нарцисса, ириса, лист становится изолатеральным, т. е. равносторонним. В этом случае столбчатый мезофилл расположен с двух сторон листовой пластинки (рис. 83).

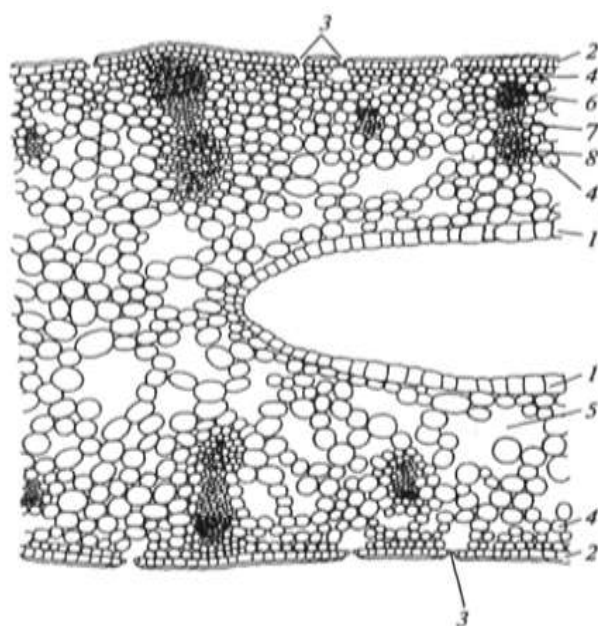


Рисунок 83 – Строение листа ириса (*Iris pseudacorus*) на поперечном срезе:  
 1 – верхняя эпидерма; 2 – нижняя эпидерма; 3 – устьица; 4 – мезофилл;  
 5 – воздухоносная полость; 6 – склеренхима; 7 – флоэма; 8 – ксилема

В листе хвойных, например, сосны (рис. 84), клетки эпидермы толстостенные, одревесневшие, почти квадратной формы, покрыты толстым слоем кутикулы. Под эпидермой располагается гиподерма в один слой, а по углам – несколькими слоями. Клетки гиподермы со временем одревесневают и выполняют водозапасающую и механическую функции. С обеих сторон листа имеются устьица, под которыми лежат большие воздухоносные полости. Под гиподермой находится мезофилл, представленный клетками, имеющими внутренние складки, увеличивающие их ассимилирующую поверхность. В складчатой хлоренхиме проходят смоляные ходы.

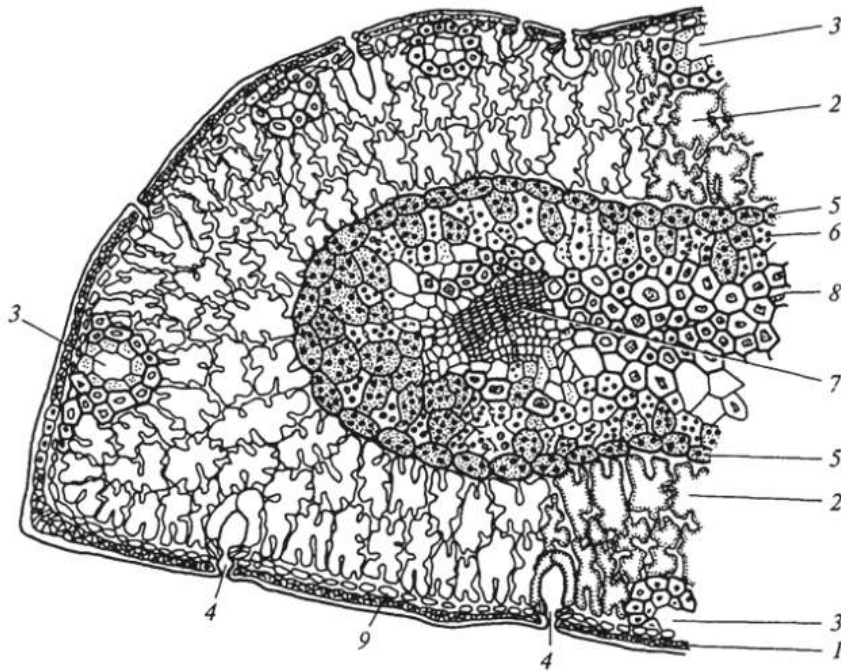


Рисунок 84 – Поперечный срез хвои сосны (*Pinus sylvestris*):  
 1 – эпидерма; 2 – складчатая паренхима; 3 – смоляные ходы; 4 – устьица;  
 5 – эндодерма; 6 – паренхимные клетки с окаймленными порами; 7 – флоэма  
 проводящего пучка; 8 – склеренхима; 9 – гиподерма

Центральный осевой цилиндр отделяется от складчатой хлоренхимы эндодермой с пятнами Каспари. Проводящая система представлена 2 пучками, снизу обрамлена тяжами склеренхимы. Остальное пространство занято трансфузионной тканью, осуществляющей связь пучков с мезофиллом. Трансфузионная ткань состоит из мертвых и живых клеток. По рядам живых клеток передаются ассимиляты во флоэму, а по мертвым клеткам – вода из ксилемы к хлоренхиме.

### Метаморфозы листа

Видоизменения листа связаны с выполнением разных функций.

*Колючки* выполняют защитную функцию. Происхождение колючки можно определить по положению на стебле растения. У барбариса колючка листового происхождения, расположена под листом в отличие от колючки побегового происхождения у боярышника, находящейся в пазухе листа. Листового происхождения колючки и у кактусов. Они характерны для растений засушливых мест обитаний, и видоизменениям подвергаются различные части листа. Так, у астрагалов в колючку видоизменяется рахис сложного листа, у белой акации – прилистники. У чертополоха видоизменены отдельные участки листовой пластинки.

Побеги у лиан имеют приспособления, которые помогают им удерживаться на какой-то опоре, чтобы занять определенное положение в пространстве. У гороха и чины часть листа видоизменяется в *усик*, что помогает им цепляться за опору. У *луковиц* многих растений основную их массу составляют запасующие листья (рябчик, кудреватая лилия). Луковицы луковичных растений образованы разного вида видоизмененными листьями. Так, у лука репчатого (см. рис. 66) в образовании луковицы принимают участие листья низовой формации и утолщенные основания зеленых листьев. Размер видоизмененных листьев – запасующих чешуй в луковицах различен. У гиацинта и тюльпана они широкие, у лилии – узкие, слегка прикрывающие друг друга. Листья у листовых суккулентов выполняют водозапасающую функцию (алоэ, агава).

*Ловчие аппараты* – наиболее интересные видоизменения листьев, свойственные насекомоядным растениям (росянка, мухоловка, непентес и др.). Листья этих растений имеют вид кувшинчиков, урнчек, захлопывающихся липких пластинок. Попавшие в них насекомые под действием ферментов разлагаются и потребляются растением. Такая особенность питания свойственна этим растениям потому, что они часто растут в местах, где в почве мало минеральных веществ. Таким образом, питание этих растений гетеротрофное, живыми организмами, что в этих условиях способствует их лучшему росту и развитию. У растения пресных водоемов – пузырчатка – части сильно рассеченного листа превращены в ловчие пузырьки, куда попадают мелкие водоросли и животные, после чего пузырек закрывается клапаном. Добыча под действием ферментов «переваривается».

Такие мешковидные видоизменения листьев встречаются не только у насекомоядных растений. У эпифитного растения влажного тропического леса отдельные листья дишидии видоизменяются в мешковидные образования, где накапливаются вода и гумус. В листьях формируются придаточные корни, снабжающие растения влагой.

## Листопад

*Листопад* – это биологическое явление, обусловленное жизнедеятельностью растений и их развитием. Листопаду предшествует старение листа, при котором замедляются жизненно важные процессы: дыхание, фотосинтез; преобладают процессы гидролиза, а не синтеза веществ, в результате чего образуются балластные вещества. Пи-

тательные минеральные и органические вещества оттекают из листа с наступлением листопада, старые листья опадают.

У многих деревьев и кустарников листопад сопровождается изменением окраски листьев. Появляются желтые, розовые, оранжевые, багряные листья. Это доказывает, что в листе наряду с хлорофиллом есть пигменты желтого цвета – ксантофилл и каротин.

С наступлением холодов и уменьшением освещенности хлорофилл не синтезируется. Такие погодные условия способствуют образованию и появлению пигментов золотисто-желтого цвета. Багряная и лиловая окраска листьев связана с пигментами антоцианами. Их окраска зависит от кислотности клеточного сока. В кислотной среде они розовые, в щелочной – синие. Образованию антоцианов способствует высокое содержание сахара в тканях листа, низкая температура и интенсивное освещение. Во время дождливой, облачной осени преобладает желтая, а не багряная окраска листьев, и они дольше остаются на деревьях.

У некоторых растений (ольха, сирень) листья остаются зелеными до отмирания. По мнению некоторых ученых, это связано с тем, что предки этих растений были вечнозелеными растениями.

*Листопад* – это приспособление растений к условиям существования, когда уменьшается световой день, понижается температура воздуха и почвы. Опадание листьев до наступления зимы предотвращает у растений *физиологическую засуху*, так как оставшиеся листья испаряли бы воду, которая не может в это время в достаточном количестве поступить в корни. Кроме того, способность к листопаду определяется и *циклическостью физиологических процессов*. Листопадные растения, пересаженные в оранжереи с благоприятными условиями роста, также сбрасывали листья. Опадание листьев связано с тем, что в конце лета в месте прикрепления черешка листа к стеблю образуется *отделительный пробковый слой*, клетки которого гладкие, ослизняются и легко обособляются друг от друга. При механическом воздействии на лист и под своей тяжестью связь между клетками черешка и стебля нарушается, и лист опадает. На месте опавшего листа остается *листовой рубец*, покрытый пробкой, которая защищает ткани стебля на месте опавшего листа.

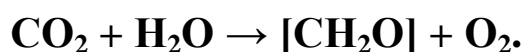
Различают *листопадные* и *вечнозеленые растения*. Листопадные растения ежегодно сбрасывают листья в связи с неблагоприятными условиями среды. Большинство деревьев и кустарников умеренных широт к наступлению зимы сбрасывают листья. Вечнозеленые расте-

ния имеют зеленые листья в течение всего года. У этих растений тоже есть листопад, но когда продолжительность жизни листа достигает нескольких лет, то старые листья опадают, а сохраняются более молодые.

### **Фотосинтез. Фотосинтетические пигменты. Световые реакции фотосинтеза**

Растение представляет собой фотоавтотрофный организм, в котором происходит образование органических веществ из простых неорганических соединений с прямым участием солнечной энергии.

Процесс трансформации поглощенной лучистой энергии в химическую энергию органических веществ называется *фотосинтезом*. Этот процесс выражается суммарным уравнением



При этом происходит восстановление не только углекислого газа, но и нитратов, сульфатов, а запасенная энергия в виде АТФ может быть использована в различных физиологических процессах.

Фотосинтез идет в специализированной ткани зеленых листьев – хлоренхиме, в клетках которой содержатся хлоропласты. Эти клетки мезофилла окружены развитой системой межклетников. За счет последних внутренняя рабочая поверхность, через которую происходит поглощение углекислого газа, превышает наружную площадь листа примерно в 10 раз. При этом на один квадратный сантиметр листа приходится в среднем 200 см<sup>2</sup> поверхности хлоропластов.

Главную роль в поглощении лучистой энергии в процессе фотосинтеза играет зеленый пигмент растений – *хлорофилл*. По химическому строению он является сложным эфиром дикарбоновой кислоты хлорофиллина  $\text{MgN}_4\text{OH}_{30}\text{C}_{32}(\text{COOH})_2$ , у которой одна карбоксильная группа этерифицирована остатком метилового спирта  $\text{CH}_3\text{OH}$ , а другая – остатком спирта фитола  $\text{C}_{20}\text{H}_{39}\text{OH}$ . Молекула хлорофилла полярна: порфириновое ядро обладает гидрофильными свойствами, а фитольный «хвост» – гидрофобными. Максимумы поглощения хлорофиллов находятся в сине-фиолетовой и красной областях спектра, в частности у хлорофилла *a* – в диапазоне длин волн 428–430 нм и 660–663 нм.

Молекулы хлорофилла способны излучать поглощенные кванты света. Явление кратковременного (вишнево-красного) свечения в ре-

зультате перехода молекул из синглетного возбужденного состояния в синглетное основное называется *флуоресценцией*, а длительное свечение молекул в результате их излучательного перехода из триплетного возбужденного состояния в синглетное основное состояние обозначается термином «*фосфоресценция*».

В кислой среде в молекуле хлорофилла атом магния замещается двумя протонами (ионами водорода), в результате образуется пигмент феофитин красно-бурого цвета.

В состав хлоропластов, кроме хлорофиллов, входят каротиноиды – жирорастворимые желтые, оранжевые или красные пигменты растений, принимающие участие в поглощении лучистой энергии и защите хлорофилла от фотоокисления. Спектры их поглощения имеют максимумы в фиолетово-синей области. К этим пигментам относятся каротины  $C_{40}H_{56}$  и ксантофиллы ( $C_{40}H_{56}O_2$  и  $C_{40}H_{56}O_4$ ).

Для молекул фотосинтетических пигментов характерно наличие конъюгированных связей – двойных или тройных химических связей, разделенных простой связью, которые обуславливают оптические свойства пигментов.

В реакциях фотосинтеза молекулы хлорофилла непосредственного участия не принимают, выступая в качестве фотосенсибилизатора. Хлорофилл поглощает лучистую энергию, превращает ее в энергию электронного возбуждения и фотохимически преобразует энергию возбужденного состояния в химическую энергию.

В процессе фотосинтеза свет поглощают пигменты-сборщики (хлорофиллы, каротиноиды) и передают энергию квантов пигменту-ловушке – длинноволновым формам хлорофилла  $P_{700}$  и  $P_{680}$ .

Процесс поглощения лучистой энергии и ее трансформации в ассимиляционную силу (АТФ и НАДФН) происходит в *световой фазе* фотосинтеза (рис. 85). Преобразование лучистой энергии в химическую происходит на мембранах, в гранах хлоропластов. В их состав входят пять согласованно работающих белковых комплексов: свето-собирающий, фотосистемы I и II, цитохромный и АТФ-азный комплексы.

В состав фотосистемы II в качестве реакционного центра входит хлорофилл *a* с максимумом поглощения 680 нм ( $P_{680}$ ), а также хлорофиллы *a* с максимумом поглощения 670–680 нм, играющие роль пигментов-сборщиков. Первичным акцептором электронов выступает феофитин, передающий электроны на пластохинон. В состав фотосистемы II входит также белковый комплекс, производящий фото-

окисление воды, и переносчик электронов Z. Комплекс фотосистемы II восстанавливает пластохинон и осуществляет фоторазложение воды с выделением молекулярного кислорода и протонов.

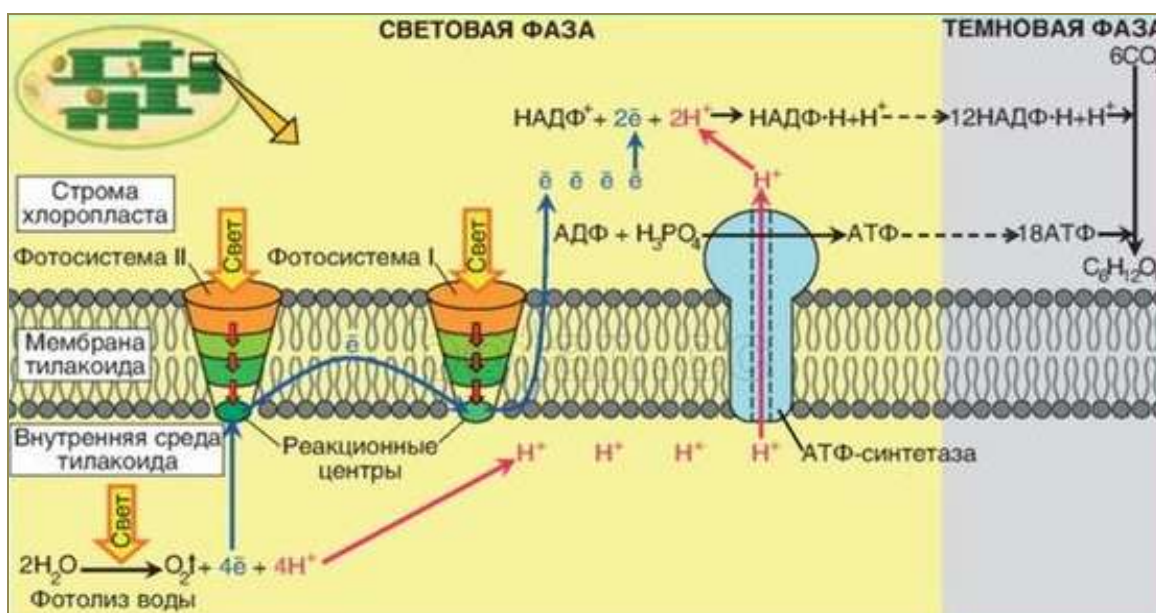


Рисунок 85 – Обобщенная схема процесса фотосинтеза

В состав фотосистемы I в качестве реакционного центра входит хлорофилл *a* с максимумом поглощения 700 нм (P<sub>700</sub>), а также хлорофиллы *a* с максимумом поглощения 675–695 нм – пигменты-сборщики. Первичным акцептором электронов является мономерная форма хлорофилла *a* с максимумом поглощения 695 нм, вторичными акцепторами – железосерные белки. Комплекс фотосистемы I под действием поглощенной лучистой энергии восстанавливает железосодержащий белок ферредоксин и окисляет медьсодержащий белок пластоцианин.

В ходе функционирования фотосистем I и II в хлоропластах осуществляется нециклический транспорт электронов, с которым сопряжен процесс образования АТФ из АДФ и Ф<sub>н</sub> – нециклическое фотофосфорилирование. Для этого используется энергия, освобожденная при транспорте электрона, донором электронов является вода, конечным акцептором – НАДФ<sup>+</sup>.

При определенных условиях в хлоропластах может функционировать только фотосистема I. Сначала электрон от пигмента P<sub>700</sub> переходит к железосерному белку, затем к железосодержащему белку ферредоксину. Далее электрон возвращается на P<sub>700</sub> через ряд промежуточных переносчиков (цитохром *b*<sub>6</sub>, пластохинон, цитохром *f* и



пластоцианин). Во время транспорта по этому циклическому пути электрон как бы скатывается с горки, образованной переносчиками с убывающим уровнем восстановленности, а механизмы сопряжения (АТФ-азный комплекс) обеспечивают на этом отрезке пути использование выделяющейся энергии на синтез АТФ, т. е. происходит *циклическое фотофосфорилирование*.

### Пути ассимиляции углекислого газа (CO<sub>2</sub>)

Процесс восстановления углекислого газа до уровня углеводов происходит в *темновой фазе фотосинтеза* – в циклах биохимических реакций при использовании энергии АТФ и восстановителя НАДФ Н (рис. 85). Ассимиляция углекислого газа (CO<sub>2</sub>) у различных видов растений происходит по-разному. Различают *C<sub>3</sub>-путь фотосинтеза* (цикл Кальвина), *C<sub>4</sub>-путь фотосинтеза* (цикл Хетча и Слэка), *фотосинтез по типу толстянковых* (САМ-метаболизм).

Ассимиляция углекислого газа в цикле Кальвина присуща абсолютному большинству зеленых растений. Этот цикл состоит из трех этапов: 1) карбоксилирования; 2) восстановления и 3) регенерации акцептора CO<sub>2</sub>. На первом этапе образуются две молекулы 3-ФГК. Во втором звене цикла происходит восстановление фосфоглицериновой кислоты до 3-ФГА с помощью НАДФ Н и АТФ. Именно здесь скрещиваются световая и темновая фазы фотосинтеза. Третий этап, связанный с прохождением процесса регенерации первичного акцептора CO<sub>2</sub> (1,5-РДФ), завершает цикл Кальвина. При этом промежуточными соединениями являются фруктозо-6-фосфат, эритрозо-4-фосфат, ксилулозо-5-фосфат, рибозо-5-фосфат, седогептулезо-1,7-дифосфат. В итоге в цикле Кальвина при фиксации трех молекул CO<sub>2</sub> образуется шесть молекул 3-ФГА, пять из них используется затем в регенерации акцептора, а одна молекула участвует в дальнейшем в синтезе глюкозы. Суммарно цикл Кальвина выражается уравнением



Для синтеза одной молекулы глюкозы затрачивается 18 молекул АТФ и 12 молекул НАДФ Н.

Ключевым ферментом темновой стадии фотосинтеза является РДФ-карбоксилаза. С участием фермента происходит первая реакция

цикла Кальвина, связывание молекулы  $\text{CO}_2$  с ее первичным акцептором молекулой рибулезо-1,5-дифосфата (процесс карбоксилирования).

Растениям преимущественно тропического и субтропического происхождения (так называемым  $\text{C}_4$ -растениям) присущ способ фиксации углекислого газа в цикле Хетча и Слэка. Этот путь состоит из двух стадий: 1) карбоксилирования, происходящего в клетках мезофилла; 2) декарбоксилирования и синтеза углеводов, идущих в клетках обкладки сосудисто-проводящих пучков листьев. Карбоксилированию подвергается фосфоенолпируват, ФЕП  $\text{COOH-CO(P)=CH}_2$ , в результате чего образуется щавелево-уксусная кислота (ЩУК)  $\text{HOOC-CO-CH}_2\text{-COOH}$ . Последняя восстанавливается до малата  $\text{HOOC-CH(OH)-CH}_2\text{-COOH}$  или аминирована с образованием аспарагиновой кислоты  $\text{HOOC-CH}_2\text{-CH(NH}_2\text{)-COOH}$ . Во второй стадии цикла малат переносится в хлоропласты клеток обкладки сосудистого пучка, где подвергается окислительному декарбоксилированию, продуктами которого являются пируват  $\text{CH}_3\text{CO-COOH}$ , НАДФ Н и  $\text{CO}_2$ . Пируват вновь диффундирует в мезофилл, где происходит регенерация акцептора ФЕП. Образовавшиеся  $\text{CO}_2$  и НАДФ Н участвуют в клетках обкладки в цикле Кальвина.

Путь ассимиляции углекислого газа, присущий преимущественно растениям-суккулентам, называется САМ-метаболизмом. Данный путь усвоения  $\text{CO}_2$  состоит из двух стадий. На начальной стадии (в ночное время) поступающая углекислота связывается с ФЕП, в результате чего образуется ЩУК. Последняя восстанавливается до малата, который накапливается в вакуолях клеток. Днем малат транспортируется в цитоплазму, и там от него отщепляется  $\text{CO}_2$ . Образующийся углекислый газ включается затем в цикл Кальвина.

В результате фотосинтетического процесса образуются низкомолекулярные органические вещества – фотоассимиляты, представляющие собой главным образом моносахара, органические кислоты и аминокислоты. Транспортной формой ассимилятов в растениях, как правило, является сахароза.

### **Интенсивность фотосинтеза и продуктивность**

*Интенсивность фотосинтеза* – это количество  $\text{CO}_2$ , усваиваемое (или  $\text{O}_2$  выделяемое) единицей листовой поверхности в единицу времени. Интенсивность фотосинтетического процесса обычно выражается в  $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2$  в час или  $\text{мкмоль CO}_2/\text{м}^2$  в секунду. Интенсивность фотосинтеза измеряется газометрическим, радиометрическим,

полярнографическим и другими методами. Она зависит от внутренних и внешних факторов. К первым относятся: наличие энергии в виде АТФ и НАДФ Н, концентрация субстратов ( $\text{CO}_2$  и РДФ), количество и активность фермента РДФ-карбоксилазы, содержание гормонов (в первую очередь АБК), донорно-акцепторные отношения, фаза развития растения, возраст листа, содержание в нем углеводов. Из внешних факторов основную роль в процессе фотосинтеза играют: интенсивность и спектральный состав света, температура, концентрация  $\text{CO}_2$  и  $\text{O}_2$ , водный режим, обеспеченность минеральным питанием.

Интенсивность фотосинтеза растительного объекта зависит от длины волны падающего на него излучения. Спектр действия фотосинтеза показывает эффективность определенных световых лучей в осуществлении этого фотобиологического процесса.

Скорость фотосинтеза зависит от интенсивности ФАР (рис. 86). Световая зависимость (кривая) фотосинтеза имеет два участка. На линейном участке скорость процесса определяется скоростью световой фазы.



Рисунок 86 – Зависимость скорости фотосинтеза от различных факторов

На втором участке кривой, где регистрируется световое насыщение фотосинтеза, скорость процесса в основном зависит от активности темновых реакций и поступления углекислого газа. В пункте пересечения световой кривой фотосинтеза с осью абсцисс значение интенсивности ФАР соответствует световой компенсационной точке фотосинтеза. При этом уровне облученности фотосинтез растения (листа, ценоза) уравнивается его дыханием, в результате скорость общего (видимого)  $\text{CO}_2$ -газообмена равна нулю.

Оптимальная температура для прохождения фотосинтеза  $20\text{--}25\text{ }^\circ\text{C}$ , хотя у некоторых растений фотосинтез идет интенсивно при  $10\text{ }^\circ\text{C}$

(ветреница дубравная). При повышении температуры на 10 °С интенсивность фотосинтеза удваивается. Но у большинства растений усиление этого процесса отмечается только до 30–35 °С; дальнейшее повышение температуры приводит к его снижению, а при 40–45 °С фотосинтез прекращается. По последним данным установлено, что у некоторых растений фотосинтез может идти и при отрицательных температурах. У озимых злаков, хвойных и некоторых лиственных растений фотосинтез наблюдается при –5 °С, некоторые мхи могут фотосинтезировать при –12 °С.

На процесс фотосинтеза влияет содержание в воздухе CO<sub>2</sub>. Обычно его в атмосфере 0,03 %. Увеличение концентрации CO<sub>2</sub> в воздухе до 2,5 % усиливает фотосинтез, дальнейшее повышение концентрации приводит к его прекращению.

Скорость фотосинтеза зависит от сопротивления прохождению молекул углекислого газа или проводимости листа для CO<sub>2</sub>. Различают *устыичную* и *остаточную проводимость*. Первая зависит от ширины раскрытия устьичных щелей, апертуры. Вторая величина характеризуется проводимостью мезофилла, она включает прохождение молекул CO<sub>2</sub> в жидкой фазе, транспорт через клеточные стенки, мембраны хлоропластов к местам карбоксилирования и определяется главным образом активностью карбоксилирующих ферментов фотосинтеза.

Фотосинтез фитоценоза или посева зависит от архитектоники растений – пространственного расположения фитоэлементов – органов, геометрической формы растений или структуры фитоценоза. Архитектоника растений имеет важное значение для эффективного улавливания лучистой энергии. К примеру, у высокопродуктивных зерновых культур листья на стебле по направлению снизу вверх располагаются под все уменьшающимся углом и не затеняют друг друга. Фотосинтез ценоза зависит от *индекса листовой поверхности* – отношения площади всех листьев растений к поверхности почвы, занимаемой этими растениями. Средние значения этого показателя составляют для сельскохозяйственных культур умеренной зоны 3–5.

Важным показателем работы фитоценоза служит его *фотосинтетический потенциал* – суммарная величина площади листьев ценоза за каждые сутки, образованных в течение всего вегетационного периода в расчете на единицу посевной площади. Это число «рабочих дней» листовой поверхности посева, рассчитываемое как произведение полусуммы площадей листьев за два последовательных опреде-

ления на длительность периода между этими учетами в днях. Фотосинтетический потенциал тесно коррелирует как с величиной биологической, так и хозяйственной продуктивности. Он составляет в оптимальных условиях выращивания 2,5–3,0 млн м<sup>2</sup> дней/га для зерновых культур.

Комплексный параметр, определяемый интенсивностью не только фотосинтеза растения, но и его дыхания, есть *чистая продуктивность фотосинтеза* – количество граммов сухого вещества, накопленного растением за единицу времени в расчете на единицу листовой площади. Этот физиологический показатель выражается в граммах сухой массы на 1 м<sup>2</sup> за сутки.

Скорость накопления фитоценозом общей или хозяйственно полезной биомассы при расчете на единицу посевной площади (кг/га в сутки) определяет *продуктивность растений*.

Долю хозяйственно полезной части урожая в общей биомассе убранных растений показывает *коэффициент хозяйственной эффективности фотосинтеза* (обозначается  $K_{\text{хоз}}$ ).

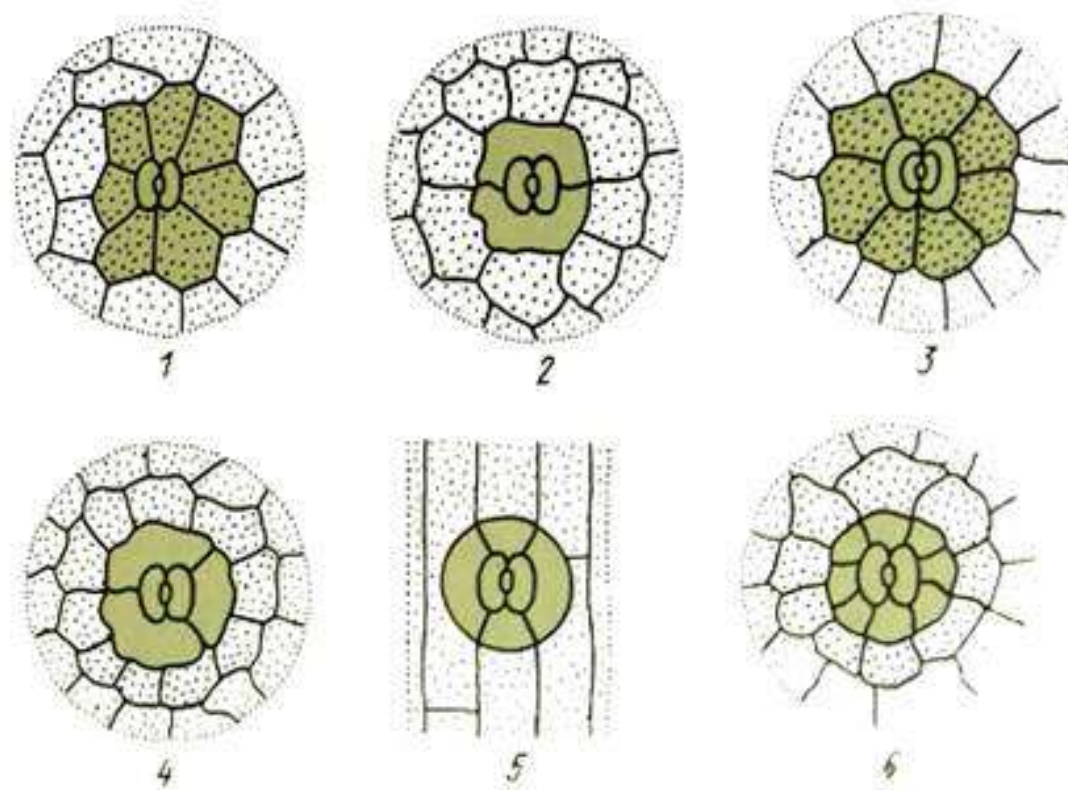
У фототрофных организмов свет индуцирует поглощение кислорода и выделение углекислого газа. В этом процессе, называемом *фотодыханием*, участвуют три клеточные органеллы: хлоропласты, пероксисомы и митохондрии. В хлоропластах 1,5-рибулезодифосфат расщепляется на 3-ФГК  $\text{CH}_2\text{O}(\text{P})\text{-CHON-COON}$  и 2-фосфогликолевую кислоту  $\text{CH}_2\text{O}(\text{P})\text{-COON}$ . Первое соединение поступает в цикл Кальвина, а от 2-фосфогликолевой кислоты отщепляется фосфат, в результате чего образуется гликолат  $\text{CH}_2\text{OH-COON}$ . Последний из хлоропласта поступает в пероксисому, где окисляется до глиоксилата  $\text{CHO-COON}$ . Образующаяся при этом перекись водорода расщепляется каталазой. Глиоксилат в свою очередь превращается в глицин  $\text{CH}_2\text{NH}_2\text{-COON}$ . Это соединение транспортируется в митохондрию, где из двух молекул глицина образуется серин  $\text{CH}_2\text{OH-CHNH}_2\text{-COON}$  и происходит освобождение  $\text{CO}_2$ . Поскольку первичным продуктом процесса фотодыхания является гликолевая кислота, такой путь окисления называется *гликолатным*.

### Транспирация и дыхание листа

Не менее важная, чем фотосинтез, функция листа – *транспирация* (испарение). Благодаря транспирации создается постоянный ток воды в растении, и корни всасывают воду. Кроме того, транспирация способствует охлаждению растения на ярком солнце. Механизм ис-

парения воды основан на особенностях строения устьичных клеток, расположенных среди обычных клеток нижнего эпидермиса (см. рис. 24). Устьичные, или замыкающие, клетки вместе с окружающими их клетками составляют устьичный аппарат, или устьичный комплекс.

Существуют разные типы устьичного аппарата, которые отличаются друг от друга наличием, числом побочных (обычных) клеток эпидермиса и их расположением по отношению друг к другу и к замыкающим клеткам (рис. 87).



*Рисунок 87 – Основные типы устьиц:*

*1 – аномоцитный; 2 – диацитный; 3 – парацитный; 4 – анизоцитный;  
5 – тетрацитный; 6 – энциклоцитный*

Раскрывание и закрывание устьиц – чрезвычайно важное в жизни высших растений явление. Основа работы устьичного аппарата – изменение тургора в результате уменьшения или увеличения осмотического давления внутри замыкающих клеток. Этому способствуют особая форма, неравномерность утолщения стенок замыкающих клеток и присутствие в них хлоропластов. Устьичная щель открыта днем. При недостатке воды и света, а также при низких температурах (или, наоборот, очень высоких) замыкающие клетки закрывают устьичную щель и транспирация частично или полностью прекращается. Транспирация складывается из двух этапов – испарения с поверхно-

сти клеток мякоти листа в межклетники и последующего выхода пара через щель устьица. Такая транспирация называется *устьичной*. Испарение незначительного количества воды через поверхность кожицы листа получило название *кутикулярного*.

Во время транспирации растение выделяет большую часть поглощенной корнями воды, с тем чтобы «заставить» корни постоянно всасывать воду. Взрослая береза за сутки испаряет около 40 л воды, за весь вегетационный период – 7 тыс. л.

Факторы внешней среды влияют на ход транспирации и ее интенсивность. С наступлением периода засухи устьица закрываются и транспирация через них прекращается, остается только *кутикулярная* – испарение воды всей поверхностью листа. В связи с сокращением транспирации повышается температура листьев, а это в свою очередь ведет к разрушению РНК, а иногда и ДНК. При длительной засухе отмирают листья, а затем и все растение. Некоторые растения на сухое время года сбрасывают листья или целые побеги, чтобы уменьшить транспирацию (саксаул, джужгун), у многих происходит полная или частичная редукция листьев (верблюжья колючка). Замедляет транспирацию опушение листьев (коровяк), глянцевая поверхность листа (фикус, камелия); появление кристаллов солей на поверхности листа (солянки, кермек). Помогают регулировать испарение воды суточные движения стеблей и листьев у некоторых растений (настурция). Днем листья настурции параллельны поверхности земли, полностью закрывая почву от нагревания и задерживая испаряемую листьями влагу. Ночью листья занимают положение, перпендикулярное поверхности почвы, способствуя ее вентиляции. Усиливает транспирацию и сильный ветер.

Помимо транспирации для листьев характерна *гуттация* – выделение капельно-жидкой воды на кончиках листьев (см. рис. 25). В отличие от росы капельки воды во время гуттации появляются в теплые ночи при большой влажности воздуха, когда нет резкого колебания дневной и ночной температур, в туманную и дождливую погоду. В такую погоду транспирация затруднена, а гуттация обеспечивает равновесие между поглощением и расходом воды, заставляя корни интенсивно всасывать воду. Гуттация осуществляется через *гидатоды* – отверстия над окончанием сосудов. Поэтому капельки воды во время гуттации можно увидеть у злаков на острых кончиках листьев, у земляники по краям листовой пластинки, там, где оканчиваются жилки. Гуттация наблюдается у манжетки, мать-и-мачехи, ло-

пуха, настурции, дербенника иволистного (плакун-трава), ивы хрупкой. Способность к гуттации проявляют и некоторые комнатные растения: монстера, калла. Эти виды – своеобразные барометры, предсказатели дождливой погоды.

Наряду с фотосинтезом и транспирацией в листе происходит газообмен – дыхание. *Дыхание* – совокупность процессов, обеспечивающих поступление в организм кислорода, использование его в биологическом окислении органических веществ и удаление диоксида углерода. Различают *внешнее* и *тканевое* дыхание. Поглощение кислорода и выделение  $\text{CO}_2$  – это внешнее дыхание, проходящее через устьица. Почему растения дышат? Дело в том, что для процессов жизнедеятельности (синтеза различных веществ, их перемещения через мембраны клеток, движения цитоплазмы и т. п.) нужна энергия. Эта энергия заключена в макроэргических связях АТФ, которая образуется при фотосинтезе (световая фаза), а органические вещества – продукты фотосинтеза (глюкоза, сахароза), содержащие энергию, в результате дыхания (окисления) трансформируют ее в энергию макроэргических связей АТФ. Тканевое дыхание состоит из трех этапов: гликолиза, окисления в цикле Кребса, переноса электрона на молекулярный кислород от НАДФ Н в электрон-транспортной цепи.

Интенсивность дыхания зависит от состава воздуха. Взвешенные частицы пыли, сажи или каких-то веществ, оседающие на листьях, а особенно дымовые газы тормозят физиологические процессы в листе и в первую очередь дыхание. Наименее устойчивы к воздействию вредных газов хвойные растения, более устойчивы листопадные деревья и кустарники.

Все древесные растения можно расположить в ряд по степени чувствительности к действию вредных газов, начиная с более чувствительных к менее чувствительным. Ряд хвойных растений – пихта, ель, сосна, лиственница, можжевельник казацкий, туя западная; ряд лиственных растений – бук, дуб, клен, липа, ясень, груша, вяз, береза, рябина, снежнаягодник, бузина красная, тополь канадский, акация желтая. Эти особенности растений учитывают при озеленении крупных промышленных городов.

На интенсивность дыхания влияют многие факторы: температура, снабжение кислородом, содержание влаги.



## *Вопросы для самопроверки*

### *Корень и корневая система*

1. Что такое корень? Дайте определение главного, боковых и придаточных корней.
2. Что такое корневая система? Чем различаются стержневая и мочковатая корневые системы?
3. Как образовался корень в процессе эволюции?
4. Перечислите основные зоны кончика молодого корня и дайте их краткую характеристику.
5. Как организована апикальная меристема у высших споровых растений? У голосеменных растений?
6. Как называется теория, описывающая апикальную организацию корня покрытосеменных растений? Схематично изобразите апекс корня покрытосеменного растения, покажите расположение инициалей и гистогенов.
7. Какие тканевые зоны корня развиваются из дерматогена? Периблемы? Плеромы?
8. В какой зоне молодого корня формируется его первичная анатомическая структура и почему? Схематично изобразите первичное анатомическое строение корня, покажите на рисунке ризодермис, первичную кору, центральный цилиндр, эндодерму, перицикл. Охарактеризуйте строение и функции перечисленных структур.
9. Схематично нарисуйте основные стадии вторичного утолщения корня. Какие меристемы отвечают за этот процесс?
10. Что такое корневые волоски и каковы их функции?
11. Что такое симпласт? Почему только симпластный транспорт может обеспечить избирательное прохождение веществ?
12. Что такое пояски Каспари, каким образом с их помощью апопластный транспорт веществ переводится в симпластный?
13. Что такое линька корня? Почему она происходит?
14. Что такое вторичная кора?
15. Где закладываются боковые корни? Какие преимущества дает эндогенное заложение боковых корней?
16. Как различаются двудольные и однодольные растения по месту заложения зачатков боковых корней?
17. Какие видоизменения корней связаны с функцией запаса веществ?

18. Какую функцию выполняют контрактильные корни? Каковы особенности их строения?

19. Что такое микориза? Чем эктотрофная микориза отличается от эндотрофной? В чем преимущества и недостатки микотрофного способа питания?

20. Как образуются корневые клубеньки? Какие преимущества получают растения, вступающие в симбиоз с азотфиксирующими бактериями?

21. Какие видоизменения корней связаны с опорной функцией?

22. Какова функция воздушных корней? Как называется группа растений, для которой характерно наличие воздушных корней?

23. Почему веламен развивается обычно на корнях растений-эпифитов?

24. Каковы особенности роста и строения дыхательных корней? Для каких растений они характерны?

### *Побег и система побегов*

1. Что такое побег? Назовите основные структурные части побега.

2. Нарисуйте схему строения побега, покажите на рисунке узел, междоузлие, пазуху листа, метамер.

3. Что такое почка? Чем отличаются вегетативные, генеративные и смешанные почки?

4. Как классифицируются почки? Назовите типы почек по наличию почечных чешуй, по положению в пазухе листа.

5. Какова функция спящих почек? Приведите примеры растений, для которых характерно явление каулифлории.

6. Как образуются придаточные почки, какова их биологическая роль? Для каких растений характерно наличие большого числа придаточных почек на корнях?

7. Каковы особенности развития почек возобновления? Как зависит время цветения растения от степени развития побегов в почках возобновления?

8. Чем отличается глубокий покой почек от вынужденного? Каков биологический смысл глубокого покоя почек?

9. Чем отличаются ауксибласты и брахибласты?

10. Что такое годичный побег? Для растений каких климатических зон характерно образование годичных побегов?

11. Что такое филлотаксис? Какие типы листорасположения вам известны?
12. Что такое габитус растения?
13. Дайте определения ортотропных, плагиотропных, анизотропных побегов.
14. Дайте характеристику основным типам ветвления побегов.
15. Чем симподиальное ветвление отличается от моноподиального? В чем его преимущества? Для каких групп растений характерны данные типы ветвления побегов?
16. Как формируется ложнодихотомическое ветвление? Чем оно отличается от настоящего дихотомического ветвления?
17. Что такое стебель и какие функции он выполняет?
18. Что такое жизненная форма? Какие основные жизненные формы растений выделяются?
19. Нарисуйте наиболее часто встречающиеся типы стеблей по форме.
20. Какие типы стеблей по положению в пространстве вы знаете?
21. Приведите примеры растений, отличающихся большой высотой ствола.
22. Какие растения являются долгожителями?
23. В чем состоят особенности жизненного цикла двулетних растений? Приведите примеры двулетников.
24. В чем разница между эфемерами и эфемероидами?
25. Нарисуйте схему первичного анатомического строения стебля двудольного травянистого растения пучкового типа.
26. От чего зависят особенности первичной структуры стеблей? Какие типы первичной структуры вам известны?
27. Что такое листовая след? Как отличаются двудольные и однодольные растения по характеру листовых следов?
28. Как осуществляется переход от первичной структуры стебля ко вторичной? Связаны ли типы вторичной структуры стебля с основными типами его первичной структуры?
29. Какие черты различия между вторичным утолщением стебля и корня вы можете отметить?
30. Перечислите основные анатомо-топографические зоны ствола древесного растения. Какая ткань занимает наибольший объем ствола и почему?
31. Что представляют собой годовые кольца? Как они образуются?

32. Какие факторы могут влиять на число и размеры годовых колец?
33. Что такое вторичная кора? Какие ткани входят в состав вторичной коры стебля? Кора? Корня?
34. Какую функцию выполняют сердцевинные лучи и как они образуются?
35. В чем заключается разница между ядровой и заболонной древесиной?
36. В чем специфика вторичного утолщения стеблей однодольных растений?
37. Что такое лист? В чем особенности листа как бокового органа?
38. Какие функции выполняет лист?
39. Перечислите основные части листа и дайте их определение.
40. Чем отличаются простые листья от сложных? Нарисуйте схематично парноперистосложный и непарноперистосложный лист, объясните, в чем состоит разница между ними.
41. Какие признаки учитываются при определении формы листовой пластинки?
42. Чем отличается отдельный лист от рассеченного?
43. В чем разница между листопадными и вечнозелеными растениями? Каков биологический смысл вечнозелености в условиях сезонного климата?
44. Как называются листья, для которых характерно разделение мезофилла на столбчатый и губчатый? Каковы функции губчатого мезофилла?
45. Чем отличается строение верхней и нижней эпидермы типичного листа? Как можно объяснить эти различия?
46. Что такое жилки листа с анатомической точки зрения?
47. Какие типы жилкования вам известны? Можно ли различить двудольные и однодольные растения по типу жилкования листьев?
48. Какие ткани выполняют в листьях роль арматуры? Как они расположены в листе?
49. В чем заключается дорзовентральность типичных листьев? Чем отличаются изолатеральные и унифациальные листья от дорзовентральных?
50. Какие типы листорасположения существуют?
51. Назовите основные типы сложных листьев.
52. Какие признаки положены в основу морфологических классификаций листьев?

53. Опишите анатомическое строение листа.
54. Назовите различия в строении листа свето- и тенелюбивых растений.
55. Опишите основные стадии онтогенеза листа.
56. Каково биологическое значение листопада?
57. Для каких растений характерна гетерофилия?
58. Какие лучи видимого спектра зеленый лист поглощает, пропускает и отражает?
59. В чем состоит суть световой фазы фотосинтеза? Какие вещества являются продуктами световой фазы фотосинтеза?
60. Какие вещества являются акцептором  $\text{CO}_2$  и первичным продуктом в цикле Кальвина?
61. Какие функции выполняет  $\text{C}_4$ -цикл фотосинтеза?
62. Что такое чистая продуктивность фотосинтеза?
63. Что такое спектр действия фотосинтеза?
64. Как зависит интенсивность фотосинтеза от концентрации  $\text{CO}_2$ ?
65. Что такое индекс листовой поверхности?
66. Как влияет на величину биологического урожая скорость формирования листьев и продолжительность их активной жизни?

## 5. ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ЦВЕТКОВЫХ РАСТЕНИЙ

### 5.1. Цветок

*Цветок* – высшее достижение эволюции полового размножения в мире растений. Его производные – семя и плод. Цветок – это целая система органов. Функции цветка разнообразны. На разных стадиях развития в нем образуются микро- и мегаспоры, происходят опыление, сложный процесс оплодотворения, формирование зародыша и образование плода. По современным представлениям, цветок – это укороченный и ограниченный в росте побег.

#### Части цветка

Цветок заканчивает побег или боковые побеги. Часть стебля под цветком – *цветоножка*. Она может быть укорочена или совсем отсутствовать, и тогда цветок называют *сидячим*. Цветоножка переходит в *цветоложе*. Форма цветоложа разнообразна: *удлиненная* (гравилат), *выпуклая* (лютик ядовитый), *плоская* (ромашка), *вогнутая* (шиповник). В узлах цветоложа расположены все части цветка: *стерильные* (чашелистики и лепестки) и *спороносные* (андроцей и гинецей). *Андроцей* – это совокупность мужских органов цветка – тычинок, *гинецей* – совокупность женских органов цветка – *плодолистиков*.

**Околоцветник.** Чашелистики и лепестки вместе составляют *околоцветник*. Чашелистики защищают цветок еще в бутоне, цвет их чаще зеленый, поэтому они участвуют в фотосинтезе. Иногда они окрашены в другие цвета и выполняют роль лепестков (калужница, ветреница). Совокупность чашелистиков составляет *чашечку*. Иногда чашелистики срастаются и образуют *сростнолистную чашечку*. *Лепестки* играют иную роль, чем чашелистики: они привлекают опылителей и содействуют успешному опылению. В отличие от чашелистиков, имеющих листовое происхождение, лепестки произошли из тычинок (кувшинка). А у пиона лепестки происходят от чашелистиков.

Совокупность лепестков составляет *венчик*. Этот термин ввел еще К. Линней. Размеры, строение, окраска венчика отличаются большим разнообразием в связи с биологией опыления. У некоторых цветковых растений венчик недоразвит или даже отсутствует, что связано с приспособлением к самоопылению или ветроопылению. Лепестки венчика могут срастаться, образуя *сростнолепестный венчик* (тыквенные, пасленовые), несросшиеся лепестки образуют *раз-*

*дельнолепестный венчик* (лук, капуста). Окраска лепестков зависит от хромопластов (например, у лютиков) или пигментов клеточного сока. В зависимости от кислотности клеточного сока окраска лепестков может меняться, иногда даже в течение дня. Так, у декоративного растения *Hibiscus mutabilis* утром лепестки белые, днем бледно-розовые, вечером ярко-розовые. У некоторых незабудок во время раскрытия цветков лепестки розовые, а со временем становятся ярко-голубыми. Белый цвет лепестков у вишни, яблони, кувшинки обусловлен отсутствием пигментов и наличием пузырьков воздуха под покровной тканью лепестков. Разнообразие венчиков исключительно велико: они отличаются как по колеру и интенсивности окраски, так и по числу лепестков. Важное значение для характеристики и определения видов имеет взаиморасположение лепестков.

Если в цветке есть и чашечка, и венчик, то околоцветник называют *двойным* (вишня, колокольчик, гвоздика и др.). *Простой чашечковидный* околоцветник чаще зеленого цвета (щавель, свекла). *Простой венчиковидный* околоцветник имеет ярко окрашенные лепестки (сокирки). Иногда околоцветник совсем отсутствует, цветки называются *голыми* (белокрыльник, ива).

**Андроцей.** Андроцей цветка представлен тычинками. *Тычинки* – мужские половые органы – образуют большое количество микроспор – пыльцу. Тычинка имеет *тычиночную нить*, *пыльник*, состоящий из двух половинок, или тэкс, соединенных *связником*. В каждой половинке пыльника находятся два микроспорангия, которые чаще называют гнездами пыльника, или пыльцевыми мешками. Совокупность тычинок в цветке называется *андроцеом*. Количество тычинок у растений разнообразно. Нередко число тычинок равно числу лепестков околоцветника (лилия). Во многих случаях число тычинок вдвое или во много раз превышает число лепестков (лютик, шиповник, груша, благородный лавр). Иногда число тычинок минимальное: одна (цинна, канна) или две (сирень, душистый колосок).

Как и части околоцветника, тычинки могут располагаться по спирали (магнолия, лютик), кругами и мутовками (тюльпан, лилия, лавр). Форма тычинок разнообразна. Длина их даже у одного вида растений может быть разной. У большинства яснотковых всего четыре тычинки, две длиннее других. Такие тычинки (андроцей) называют *двусильными*. Если все тычинки свободные – *многобратственный*. Все сросшиеся тычинки образуют *однобратственный* андроцей. При *двубратственном* андроцее все тычинки, кроме одной, срослись (рис. 88).

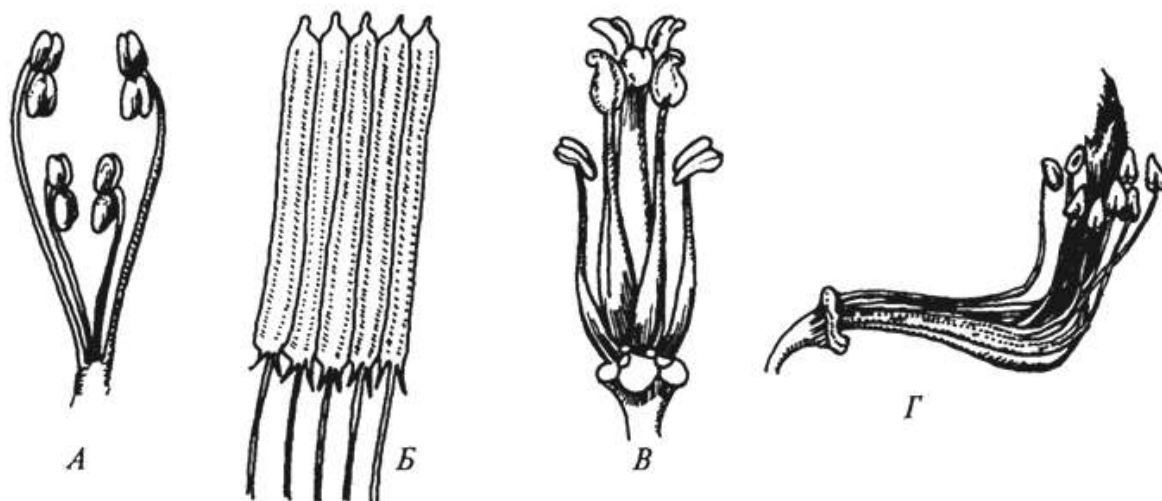


Рисунок 88 – Типы андроцея:

*A* – двусильный у Яснотковых (*Lamiaceae*); *B* – однобратственный у Астровых (*Asteraceae*); *B* – четырехсильный у Капустных (*Brassicaceae*);  
*Г* – двубратственный у Бобовых (*Fabaceae*)

**Гинецей.** Внутреннюю часть цветка занимают *плодолистки*, или карпеллы. *Гинецей* – это совокупность плодолистиков, производящих семязачатки. Плодолистки, срастаясь, образуют один или несколько пестиков. Пестик состоит из *завязи* – вместилища семязачатков и развивающихся из них семян, *столбика* (одного или нескольких) и *рыльца*, где улавливается и прорастает пыльца. Иногда столбик отсутствует, и тогда рыльце называют сидячим (мак).

Различают разные по строению гинецеи, состоящие из одного или нескольких свободных или сросшихся плодолистиков (рис. 89). Пестик, образовавшийся из одного плодолистика, называют *простым*, из двух и более сросшихся плодолистиков – *сложным*.

Гинецей, состоящий из одного простого, т. е. образованного одним плодолистиком пестика, называют *монокарпным*. *Апокарпный* гинецей состоит из двух и более свободных простых пестиков. В процессе эволюции плодолистки могут различным образом срастаться, в результате чего возникает гинецей, получивший обобщенное название *ценокарпного*. От количества плодолистиков зависит количество гнезд завязей, где впоследствии будут развиваться семена. Завязи могут быть *одногнездные*, *двугнездные*, *многогнездные*. В процессе эволюции произошло большее или меньшее срастание завязи с другими частями цветка. В связи с этим различают *верхнюю*, *нижнюю* или *полунижнюю* завязи (рис. 90).



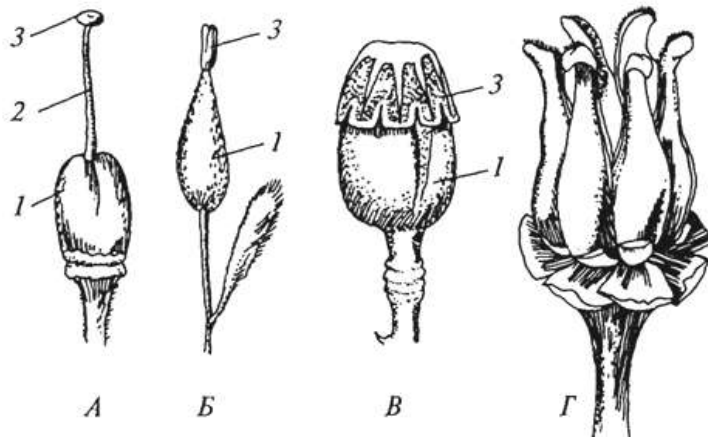


Рисунок 89 – Общий вид простого (А, Б, В) и сложного (Г) гинецея:  
 А – махорки (*Nicotiana rustled*); Б – ивы (*Salix*); В – мака (*Papaver*); Г – сусака (*Viomus*); 1 – завязь; 2 – столбик; 3 – рыльце

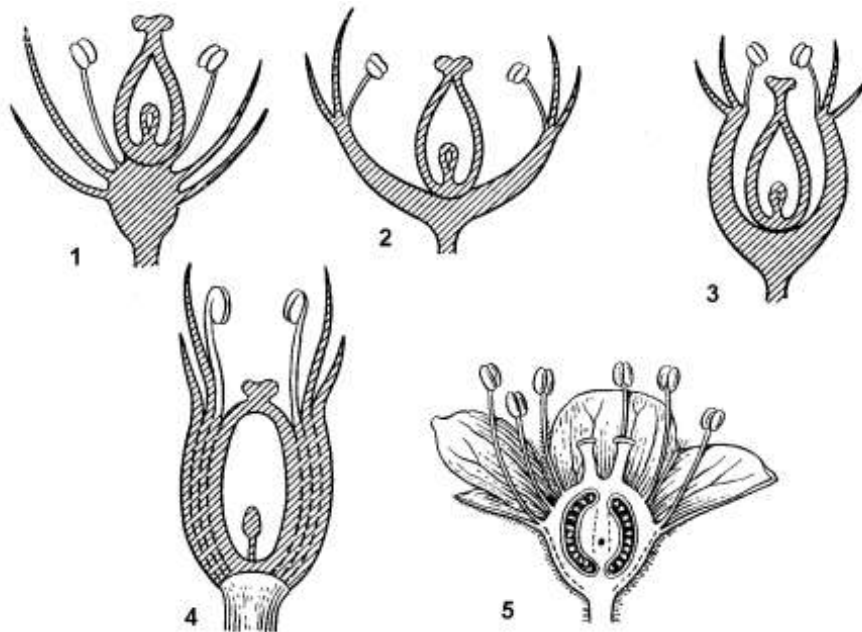


Рисунок 90 – Типы завязи:  
 1 – верхняя; 2–3 верхняя (или средняя); 4 – нижняя; 5 – полунижняя

*Верхняя завязь* своими боковыми стенками не срастается с другими частями цветка, а лежит свободно на цветоложе (лютик, горох), хотя она может быть и погружена в бокаловидное цветоложе (шиповник). Цветки с верхней завязью часто называют *подпестичными*.

*Нижняя завязь* срастается с другими частями цветка (цветоложе, тычинки, лепестки, чашелистики у яблони, огурца). Цветки с такой завязью называют *надпестичными*. При срастании нижней части завязи с другими частями цветка выделяют *полунижнюю завязь* (жимолость, бузина, камнеломка).

*Гипантий* – особая бокальчатая структура, образованная в результате срастания нижних частей покрова и андроцея. У некоторых растений семейства Розоцветные (шиповник и др.) гипантий участвует в образовании плода.

В цветках однодольных и двудольных растений имеются особые железки – *нектарники*, выделяющие сахаристую жидкость – нектар. Положение нектарников различно. В состав нектара входят различные сахара, аминокислоты, белки, витамины и другие органические и неорганические соединения. Количество нектара – от следов до десятка миллиграммов (цветки княженики содержат 90 мл). Концентрация сахаров в нектаре – от 30 до 60 % (высокая концентрация сахаров у цветков черной смородины, клевера, вероники). Выделение нектара у всех растений идет в разное время суток, что имеет большое значение в привлечении опылителей. Утром больше всего нектара у липы, глухой крапивы, душицы, вики. Днем больше нектара у фацелии, кипрея, а у синюхи, медуницы, чины – вечером. Нектарники разнообразны по форме и расположению.

### **Разнообразие цветков. Формула цветка**

Цветки бывают *обоополые* и *раздельнополые*. Около 75 % видов покрытосеменных растений содержат на одном растении тычинки и пестики, 25 % имеют в цветках или тычинки, или пестики. Часто такие цветки называют *тычиночными*, или *мужскими*, а другие – *пестичными*, или *женскими*. Различают растения, у которых на одном экземпляре, как, например, у кукурузы, березы, дуба, развиваются отдельно тычиночные или пестичные цветки. Такие растения называют *однодомными*. У *двудомных* растений пестичные и тычиночные цветки находятся на разных экземплярах (конопля, облепиха, тополь). Если на растении развиваются как однополые, так и обоополые цветки (многие сложноцветные), то их называют *полигамными*.

Для чашечки, венчика и цветка в целом характерно явление симметрии, и обычно симметрию цветка связывают с венчиком (рис. 91). У многих цветковых растений цветок *актиноморфный* (правильный), так как через его плоскость можно провести более одной оси симметрии (гвоздика, тюльпан, первоцвет). Через плоскость *зигоморфных* (неправильных) цветков можно провести только одну ось симметрии (шалфей, конский каштан павия, тау-сагыз). Существуют еще *асимметричные* цветки (канна, валериана, конский каштан павия).

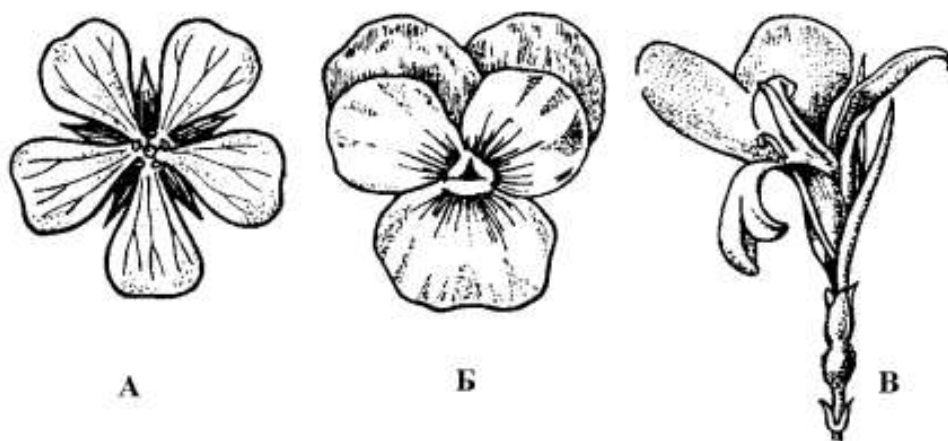


Рисунок 91 – Симметрия цветка:  
*A* – актиноморфный; *B* – зигоморфный; *B* – асимметричный

Строение цветка – наличие, отсутствие и расположение различных его частей – можно выразить формулой с помощью буквенных обозначений и цифр. Так, формула включает следующие знаки: *Ca* (*calyx*) – чашечка, *Co* (*corolla*) – венчик, *A* (*androceum*) – андроцей, *G* (*gynoecium*) – гинецей, *P* (*perigonium*) – простой околоцветник, \* – актиноморфный, ↑ – зигоморфный цветок. Число членов цветка обозначают цифрами. Если число членов цветка непостоянно или неопределенно, то ставят знак ∞. В случае срастания каких-то частей цветка их число ставят в скобки. Если одноименные члены цветка располагаются не в один круг, а в несколько, то между числами ставят знак +. В формуле отражается и положение завязи. Нижняя завязь – над цифрой, указывающей количество завязей, ставят черточку, например  $G_5$ , верхняя завязь – черточка внизу  $G_2$ . Более полное представление о цветке дает диаграмма, которая представляет собой проекцию цветка на плоскость, т. е. взаимное расположение частей цветка (рис. 92).

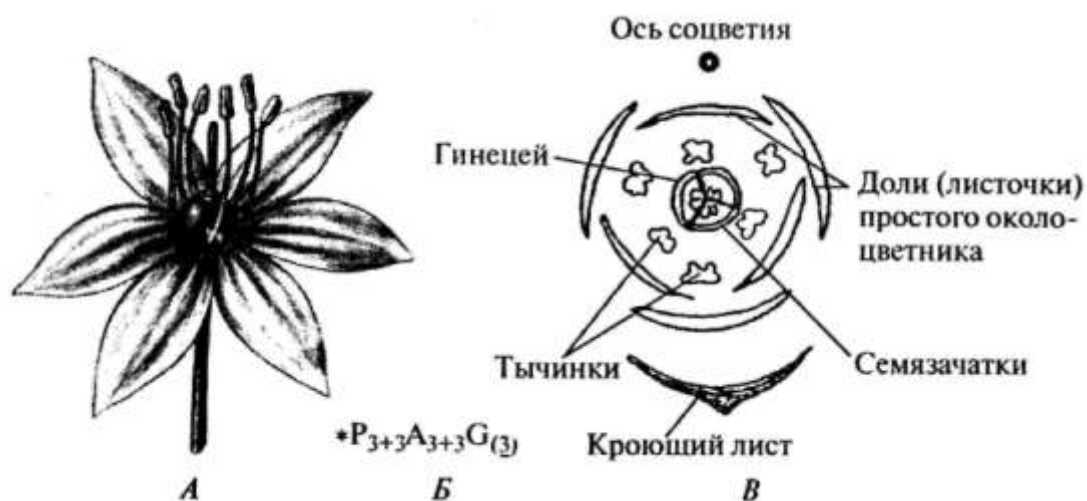


Рисунок 92 – Изображение строения цветка с помощью диаграммы и формулы:  
*A* – общий вид; *B* – формула; *B* – диаграмма цветка лука (*Allium* sp.)

## 5.2. Образование микро- и мегаспор и их прорастание в цветке

Микроспоры образуются в пыльцевых гнездах (микроспорангиях) тычинки. В результате редукционного деления в клетках спорообразующей ткани формируются споры – *микроспоры*, имеющие гаплоидный набор хромосом. Споры возникают или одиночно, или тетрадами (рогоз). Каждая спора имеет две оболочки – *экзину* (наружная) и *интину* (внутренняя). Экзина отличается необычайной стойкостью: в отличие от интины она не растворяется в кислотах, щелочах, выдерживает температуру до 300 °С и сохраняется миллионы лет в геологических отложениях.

Микроспора цветковых растений, находясь еще в микроспорангии, начинает прорасти – делиться. У тропических растений ядро споры делится сразу, у растений умеренных широт – через несколько дней или недель (например, у березы только в конце зимы). В результате деления образуется пыльнка, или пыльца, состоящая из двух клеток: вегетативной и генеративной. Генеративная делится, образуя два спермия (рис. 93).

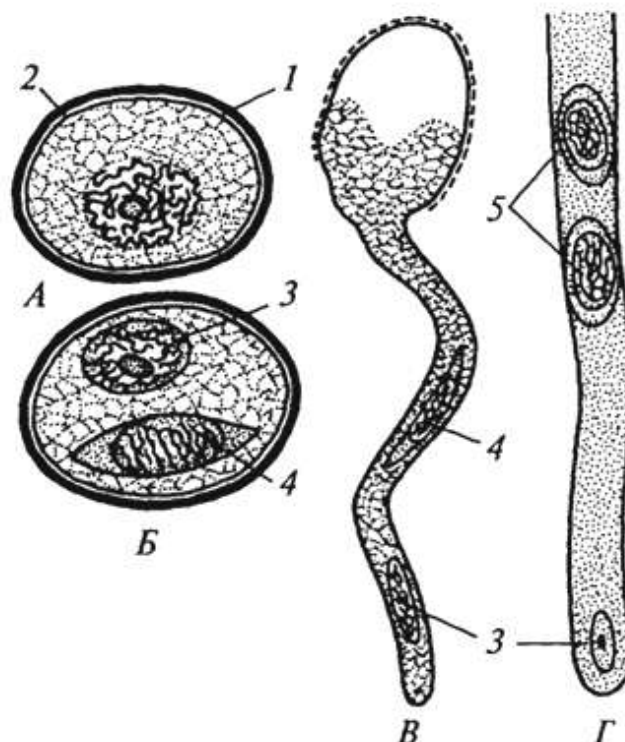


Рисунок 93 – Микроспора и ее прорастание:

*А* – микроспора; *Б* – пыльцевое зерно; *В* – формирование пыльцевой трубки;  
*Г* – часть пыльцевой трубки; 1 – экзина; 2 – интина; 3 – вегетативная клетка;  
4 – репродуктивная клетка; 5 – спермии

Завязь пестика выполняет иную функцию, чем пыльники тычинок. Там формируются семяпочки (или семязачатки), прикрепленные к стенке завязи с помощью *семяножки*. Семяпочка имеет покров – интегумент (один или два). Покровы на вершине семяпочки не смыкаются и образуют *пыльцевход (микропиле)*. Внутреннюю часть семяпочки составляет *нуцеллус*. В нуцеллусе появляются несколько *спорообразующих* клеток, одна из которых дает начало спорам.

В результате редукционного деления возникают четыре мегаспоры, из которых только одна достигает полного развития. Находясь еще в семяпочке, она начинает прорастать (делиться). В результате неоднократного деления ядра мегаспоры образуется *восьмиядерный зародышевый мешок*. Два ядра из восьми сливаются и образуют *диплоидное вторичное ядро*. Три гаплоидные клетки, одна из которых *яйцеклетка*, располагаются в зародышевом мешке ближе к микропиле, а две другие получили название *синергид*. Еще три клетки – *антиподы* – находятся на противоположной стороне зародышевого мешка (рис. 94).

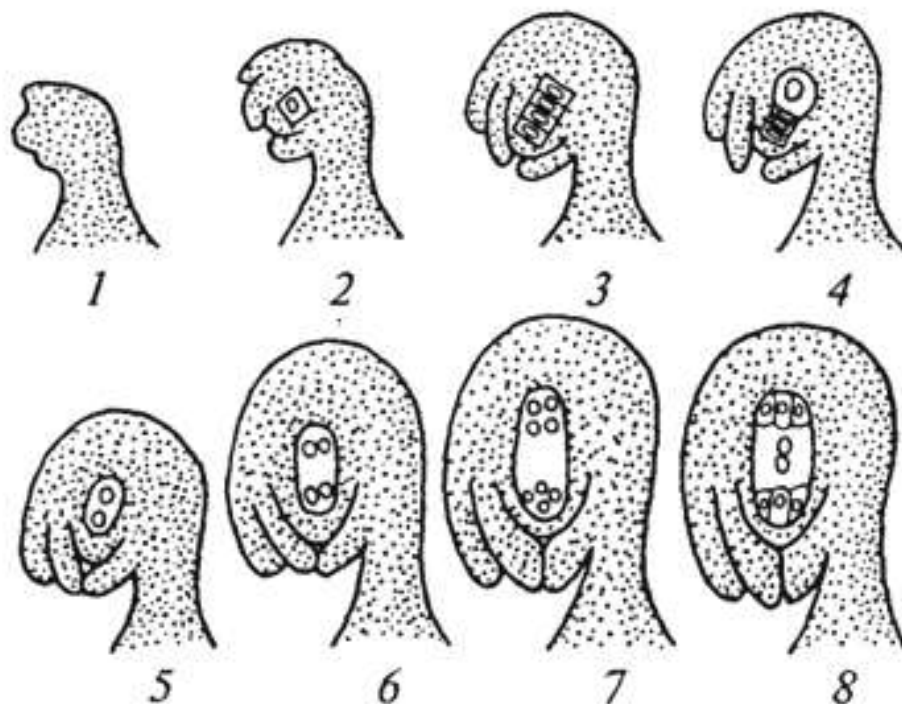


Рисунок 94 – Схема формирования семязачатка зародышевого мешка: 1, 2, 3, 4 – развитие нуцеллуса, обособление и мейоз клетки археспория, отмирание трех мегаспор; 5, 6, 7, 8 – развитие женского гаметофита – зародышевого мешка из оставшейся мегаспоры

## Опыление

*Опыление* – необходимое условие оплодотворения, происходящего в цветке. Суть опыления состоит в переносе пыльцы из пыльников на рыльце пестика.

Различают два принципиально различных типа опыления: *самоопыление* и *перекрестное*. При *самоопылении* пыльца переносится на рыльце пестика в пределах данного цветка или данной особи.

Самоопыление, особенно постоянное, рассматривается как вторичное явление, вызванное неблагоприятными условиями среды, т. е. неблагоприятными для перекрестного опыления; оно выполняет страховую роль. Постоянное самоопыление трактуется как тупик эволюционного развития. Самоопыление чаще бывает у однолетников с коротким жизненным циклом, растущих в неблагоприятных экологических условиях на сухих и бедных почвах (пастушья сумка, клевер шершавый, клевер скученный). Такой вид опыления позволяет им быстрее восстановить численность вида. Кроме того, самоопыление характерно для растений, где невозможно перекрестное опыление. Этот вид опыления осуществляется, когда тычинки постоянно соприкасаются с пестиком (копытень, седмичник). Чаще самоопыление наблюдается у растений темнохвойного леса (брусника, черника). У кислицы, растущей в темнохвойном лесу, где большая влажность воздуха и почти нет опыляющих насекомых, опыление происходит, когда цветки еще в бутоне, – *клеистогамия*.

*Перекрестное опыление* – основной тип опыления цветковых растений. Оно биологически более совершенно. У растений есть специальные устройства морфологического и физиологического характера, предотвращающие или ограничивающие самоопыление и, следовательно, способствующие перекрестному опылению. К ним относятся двудомность растений, т. е. разновременное созревание тычинок или пестиков: *протандрия* – раньше созревает пыльца (колокольчики, гвоздики, сложноцветные), *протогиния* – раньше созревает рыльце (крестоцветные, розоцветные).

Различают два вида перекрестного опыления: *биотическое* и *абиотическое*.

*Биотическое опыление*: энтомофилия, орнитофилия, хироптерофилия. *Абиотическое* – анемофилия, гидрофилия. При перекрестном опылении цветки имеют приспособления для опыления агентами живой и неживой природы.

*Энтомофилия* – опыление с помощью насекомых. Насекомые посещают цветки для сбора пыльцы, нектара, а иногда в поисках убежища, отложения яиц, поиска партнера. Растения для опыления насекомыми имеют ряд приспособлений. Так, мак, пион, шиповник, зверобой образуют много пыльцы и этим привлекают жуков, которые питаются пыльцой. Нектар растения выделяют в разном количестве и в разное время дня, что помогает насекомым находить его в любое время. В привлечении насекомых большое значение имеют запах и окраска растений. Цветовая гамма цветков разнообразна, и восприятие цвета у насекомых отличается от восприятия человека. Пчел привлекает ультрафиолетовое излучение некоторых растений, которое не воспринимает глаз человека (дербенник иволистный), а также пестрая окраска цветка – точки, штрихи, линии, пятна разной величины и окраски, которые указывают на местонахождение нектара в цветке, например желтое кольцо на голубом цветке незабудки. Разнообразная окраска цветков безусловно имеет приспособительное значение. Учитывая, что насекомые по-разному воспринимают цветовую гамму, можно видеть, что для сбора нектара или пыльцы они выбирают цветки такой окраски, которая наиболее восприимчива для глаз насекомого. Бабочки-белянки летят в поисках пищи на красное, желтое, сине-фиолетовое, а нимфалиды и бархатницы предпочитают желтый или голубой цвет, ночные бабочки – белый, светло-желтый, светло-пурпурный. Цветочные мухи, жужжалы посещают цветки с ярко-желтой, синей, фиолетовой окраской. Цветки привлекают насекомых своим запахом. Запах не всегда приятный. Запах гниющего мяса издают цветки раффлезии, стапелий, некоторых кирказонов. Такой запах привлекает мух как место для отложения яиц.

*Орнитофилия* – опыление птицами – характерно для тропиков. Птицами (колибри, нектарницы, цветочница) опыляются эвкалипты, канны, алоэ, акации, некоторые кактусы, фуксии. Цветки этих растений без запаха, но имеют яркую окраску, выделяя много водянистого нектара.

*Хирунтофилия* – опыление летучими мышами, распространено в тропиках Азии и Америки. Ими опыляются такие растения, как банан, агава, баобаб. Цветки имеют зеленовато-желтую, коричневую или фиолетовую окраску, которая лучше воспринимается летучими мышами в ночное время. Кроме того, у этих цветков прочные «посадочные площадки» – толстые цветоножки, прочные безлистные уча-

стки ветвей, затхлый запах, имитирующий запах самих летучих мышей.

*Анемофилия* – опыление с помощью ветра. Оно представляет собой адаптацию цветковых растений к неблагоприятным условиям, которые ограничивают возможность биотического опыления. Ветроопыляемые растения цветут до распускания листьев (лещина, береза), их цветки без околоцветника, без запаха и окраски (невзрачные), но имеют перистое рыльце. Цветки собраны в соцветия (сережка, кисть, колос). Тычинки свободно свисающие.

*Гидрофилия* – перенос пыльцы водой или по водной поверхности. Это опыление характерно для водных растений, например, валлиснерии. У нее опыление происходит на поверхности воды. Опыленный женский цветок затем уходит под воду.

### Оплодотворение

Процессу оплодотворения предшествует прорастание пыльцевого зерна на рыльце (рис. 95). Микроспора еще внутри пыльника прорастает и ее ядро подвергается митотическому делению, в результате которого образуется маленькая репродуктивная клетка и большая вегетативная. Попадая на пестик, вегетативная клетка вытягивается в пыльцевую трубку, а ядро генеративной клетки делится и дает две мужские клетки – *спермии*. На следующем этапе пыльцевая трубка проникает в зародышевый мешок, разрывается и из нее выходят гаметы. Один спермий сливается с яйцеклеткой (*зигота* диплоидна), другой – со вторичным ядром. Такое оплодотворение называется *двойным*. Это выдающееся открытие принадлежит русскому ученому С.Г. Навашину. Из оплодотворенной клетки (зиготы) развивается зародыш будущего растения. Из вторичного ядра зародышевого мешка – *эндосперм* семени, иными словами, семя образуется из семяпочки после оплодотворения. Из покровов семяпочки развивается кожура семени, из зиготы – многоклеточный зародыш, из триплоидной клетки – запасная ткань эндосперм. Возможно возникновение в семени запасной ткани из нуцеллуса (центральной части семяпочки). Эту ткань называют *периспермом*.

Биологическое значение двойного оплодотворения заключается в том, что развитие эндосперма у покрытосеменных происходит лишь в том случае, если произойдет оплодотворение. При этом триплоидный эндосперм может накапливать большой спектр веществ, а также содержит наследственные признаки материнского и отцовского орга-



низмов. Это расширяет диапазон приспособительных особенностей зародыша, повышает устойчивость к болезням и неблагоприятным условиям среды.

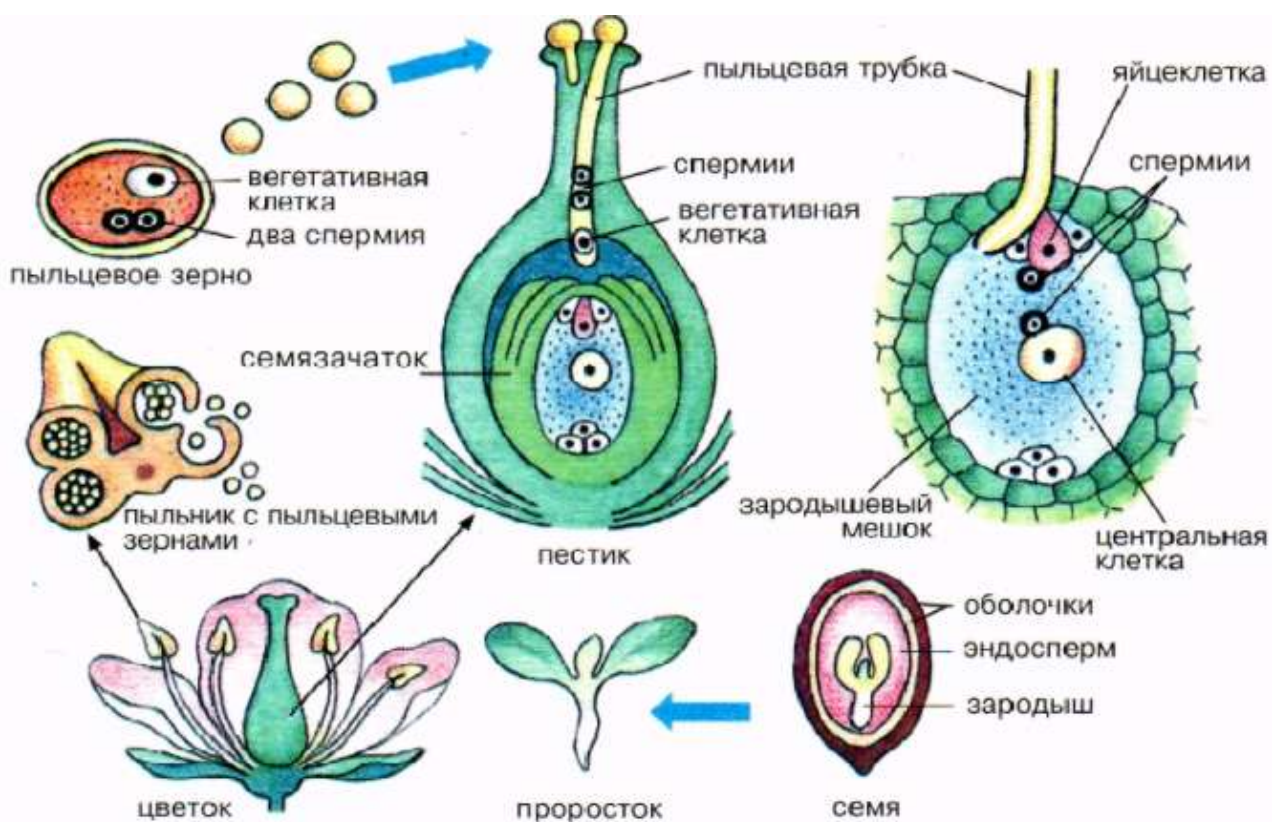


Рисунок 95 – Двойное оплодотворение у цветкового растения

**Отклонения от нормального оплодотворения. Апомиксис.**

Развитие зародыша, которому предшествует слияние мужской и женской гамет, называют *амфимиксисом*. Однако в некоторых случаях зародыш развивается и без полового процесса. Это явление называют *апомиксисом*. Апомиксис рассматривают как один из способов семенного размножения, а не простую аномалию полового процесса, тем более что во многих случаях происходит вторая фаза двойного оплодотворения – слияние спермия с вторичным ядром зародышевого мешка, которое стимулирует деление клетки, образующей зародыш.

Классификация апомиксиса довольно сложна, поскольку должна учитывать все многообразие вариантов его проявления. Различают три основные формы апомиксиса.

*Партеногенез* – развитие зародыша из неоплодотворенной яйцеклетки. При этом в одних случаях яйцеклетка может быть гаплоидной, в других – редукционного деления может и не быть и тогда она остается диплоидной.

*Апогамия* – развитие зародыша из синергид или антипод.

*Апоспория* – потеря мегаспорогенеза. Зародыши развиваются из вегетативных клеток нуцеллуса или интегументов и вырастают внутрь рядом расположенного зародышевого мешка. В одних случаях апоспория носит постоянный характер, как у цитруса, в других – случайный, но всегда образуется несколько придаточных зародышей, что приводит к *полиэмбрионии*.

*Полиэмбриония* не всегда связана с апомиксисом. Она может быть следствием развития в одном семязачатке двух и более зародышевых мешков. Это встречается у растений с многоклеточным археспорием, образующим не один мегаспороцит. Кроме того, добавочные зародышевые мешки могут формироваться не из одной клетки тетрады, а из двух и более. Полиэмбриония нередко связана с нарушением деления клеток зиготы, а также с расщеплением зародыша на ранней стадии его развития. Таким образом, она может быть результатом и апомиксиса, и амфимиксиса.

По числу хромосом у зародыша различают *апомиксис редуцированный* – развивается гаплоидный зародыш (свекла, хлопчатник) и *нередуцированный* – развивается диплоидный зародыш (одуванчик, мятлик). Диплоидные зародыши дают вполне нормальные растения. Гаплоидные зародыши мельче диплоидных, а выросшие из них растения недолговечны и, как правило, стерильны.

Апомиксис бывает *облигатным* – яйцеклетка способна только к партеногенетическому развитию и *факультативным* – яйцеклетки могут развиваться и партеногенетически, и в результате оплодотворения.

Апомиксис широко распространен в природе. Он встречается у разных высших растений, в частности у мхов и папоротников, но особенно часто – у покрытосеменных (более 300 родов из 80 семейств). Особенно характерен для двудольных растений, у которых перекрестное опыление почему-либо затруднено, обычно эти растения активно размножаются и вегетативно.

После оплодотворения завязь превращается в плод. Однако у некоторых растений плоды развиваются без оплодотворения. Такое явление называется *партенокарпией*. Партенокарпические плоды бессемянные или содержат семена без зародышей. Партенокарпия известна у многих культурных растений (яблоня, банан, огурец, томат и др.). Партенокарпические плоды отличаются сочностью, мясисто-

стью, хорошим вкусом. Растения с партенокарпическими плодами можно размножать только вегетативно.

### 5.3. Соцветия и их классификация

Очень часто на растении образуется лишь один цветок (тюльпан, мак). Одиночные цветки располагаются на главной оси побега, на боковых побегах, а также в их пазухах.

Гораздо чаще цветки формируют группу цветков с определенным расположением, называемую *соцветием*. Нередко соцветия называют специализированным цветоносным побегом. Отмечается большое разнообразие соцветий по их структуре, размерам и числу цветков. Так, соцветие рогоза содержит до 300 тыс. цветков, а соцветие пальмы корифа достигает длины 10 м с 10 млн цветков.

К настоящему времени выработаны два принципа классификации соцветий, достаточно искусственных. Первый – местоположение соцветий на стебле. В связи с этим различают верхушечные – *верхоцветные* (*закрытые*) и боковые – *бокоцветные* (*открытые*) соцветия.

У верхоцветного соцветия верхушечный цветок развивается раньше, чем боковые, а боковые распускаются в нисходящей последовательности. У бокоцветных (*открытых*) соцветий верхушка главной оси не заканчивается цветком, но продолжает некоторое время формировать боковые цветки.

Второй принцип классификации основан на способе ветвления и последовательности развития цветков. По этой классификации выделяют два типа соцветий: *моноподиальные* и *симподиальные*.

**Моноподиальные соцветия** часто называют *ботрическими*, *неопределенными*, так как число боковых ветвей неопределенно. В этом типе соцветий четко выражен главный стержень, т. е. ось первого порядка. Различают *простые* (рис. 96) и *сложные моноподиальные соцветия*.

*Простые моноподиальные соцветия*. К этому типу соцветий относятся следующие.

*Колос* – соцветие, в котором цветки лишены цветоножек и сидят непосредственно на оси – в пазухах кроющих листьев (подорожник, вербена, любка двулистная).

*Сережка* – повислый колос (береза, лещина).

*Початок* – колос с сильно утолщенной осью с поочередно расположенными цветками в пазухах листьев (белокрыльник, женское соцветие кукурузы).

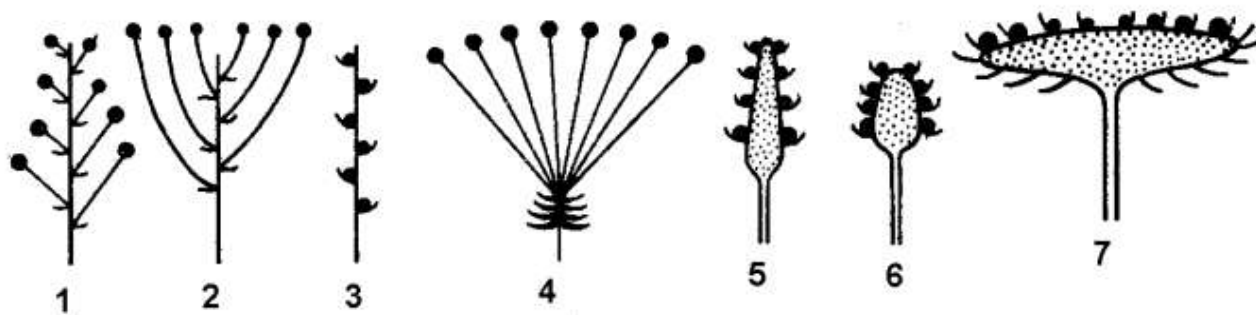
*Кисть* – соцветие, у которого на главной оси на цветоножках сидят цветки в пазухе кроющих листьев (ярутка, барбарис, люпин).

*Щиток* – кисть, у которой нижние цветоножки длиннее верхних (груша, спирея).

*Зонтик* – соцветие, главная ось которого укорочена, а цветоножки имеют почти одинаковую длину и заканчиваются в одной плоскости (первоцвет, лук, сусак зонтичный).

*Головка* – соцветие с укороченной булавовидной осью, а цветки часто почти без цветоножек (клевер).

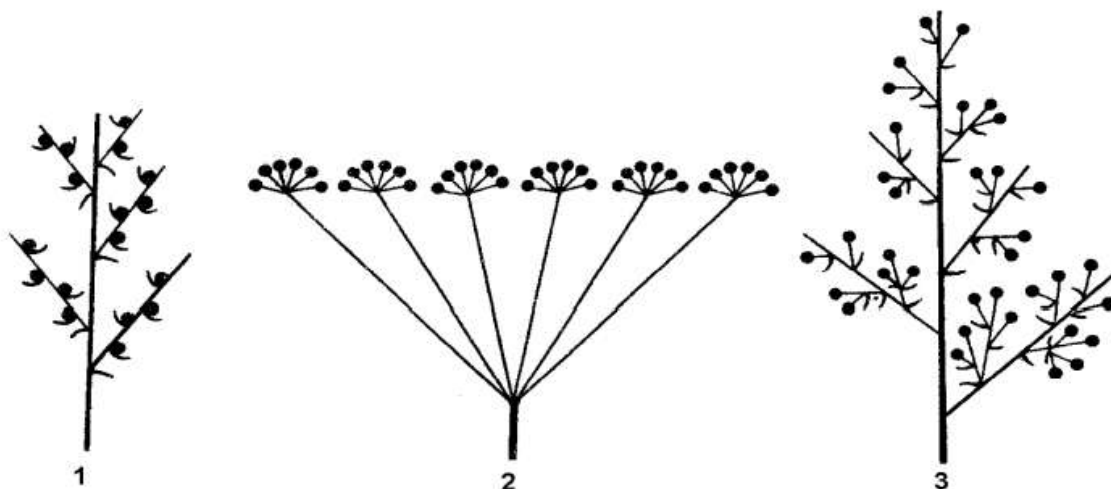
*Корзинка* – на сильно расширенном цветоложе сидят сильно скученные цветки. Верхушечные листья образуют обертку соцветия (подсолнечник, календула, астра).



*Рисунок 96 – Простые моноподиальные соцветия:*

*1 – кисть; 2 – щиток; 3 – колос; 4 – зонтик; 5 – початок; 6 – головка; 7 – корзинка*

*Сложные моноподиальные соцветия* (рис. 97). Это соцветия, у которых оси второго порядка несут простые соцветия.



*Рисунок 97 – Сложные моноподиальные соцветия:*

*1 – сложный колос; 2 – сложный зонтик; 3 – метелка*

*Сложный колос* – на главной оси соцветия сидят простые колоски (пшеница, рожь).

*Сложный зонтик* – на оси первого порядка находятся оси второго порядка с простыми зонтиками (укроп, тмин).

*Метелка* – от главной оси отходят ветвящиеся боковые оси, заканчивающиеся цветками (сирень, мужские соцветия кукурузы).

*Сложный щиток* – иначе щитовидная метелка (бузина, калина).

**Симподиальные соцветия** (их называют также *цимозными*). Ось первого порядка заканчивается цветком, который зацветает первым. На этой оси закладываются оси второго порядка, а на них – оси третьего порядка и т. д. На каждой из осей развивается верхушечный цветок. Симподиальные соцветия представлены монохазием, дихазием, плейохазием (рис. 98).

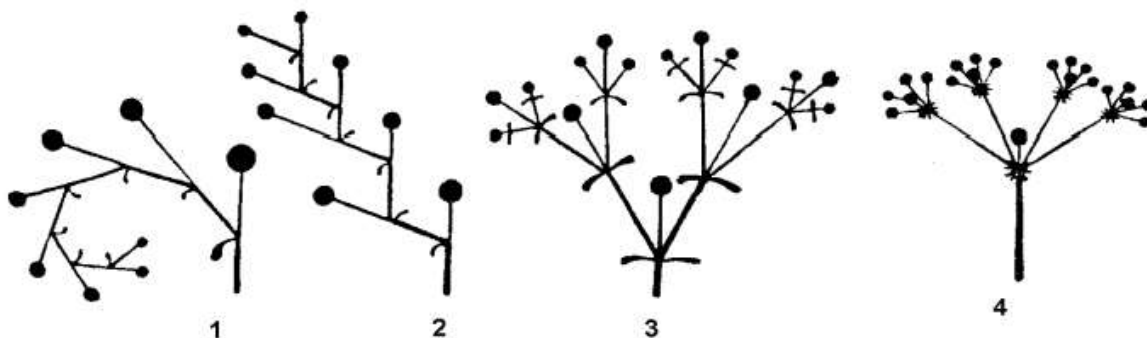


Рисунок 98 – Симподиальные соцветия:

1 – монохазий (завиток); 2 – монохазий (извилина); 3 – дихазий; 4 – плейохазий

*Монохазий* – соцветие, в верхней части главной оси которого отходит ось второго порядка, также несет цветок, из-под него отходит ось третьего порядка с цветком. В зависимости от того, в одну или разные стороны отходят ветви разного порядка, эти соцветия делят:

на *завиток* – боковые подцветковые ветви развиты с одной стороны (незабудка);

*извилину* – соцветие, у которого оси второго, третьего и т. д. порядков поочередно отходят в разные стороны (белена, росянка).

*Дихазий* – двулучевой верхушечник – соцветие, у которого ось каждого порядка имеет две супротивные (подцветочные) оси, заканчивающиеся цветками и также дающие две подцветковые оси с таким же ветвлением (звездчатка, ясколка).

*Плейохазий* – многолучевой верхушечник, или ложный зонтик, – соцветие, от каждой оси которого с цветком отходит несколько бо-

лее удлинённых подцветочных осей, образующих мутовку и заканчивающихся цветками.

#### 5.4. Плоды и их классификация

*Плод* – орган, развивающийся после оплодотворения из завязи гинецея или гинецея и других частей цветка. Он защищает семена и способствует их распространению. Наружная часть плода – *околоплодник*. По своей консистенции околоплодник может быть сочным или сухим. На этом основании плоды довольно искусственно делят на *сочные* и *сухие*. Кроме того, околоплодник по своему строению неоднороден. Различают наружную, среднюю и внутреннюю части околоплодника. У одних плодов части околоплодников разные и четко выделены (слива), у других – стенки околоплодника одинаковы (лещина).

Важное значение имеет классификация, основанная на взаимоотношениях плодолистиков между собой и с другими частями цветка.

*Простой плод* развивается из одного пестика, который может быть представлен одним свободным или несколькими сросшимися плодолистиками (горох, тюльпан). *Сборный плод* развивается из нескольких или многочисленных свободных плодолистиков, каждый из которых образует пестик. Сборные плоды имеют малина, ежевика, магнолия, земляника. Отдельные плодики, составляющие сборный плод, могут быть совершенно разными: орешками, костянками, листовками. В зависимости от этого сборные плоды называют многоорешками (земляника), многокостянками (малина), многолисточками (магнолия, калужница). *Соплодие* развивается из целого соцветия, опадающего целиком (шишковидное соплодие ананаса, соплодие инжира).

Наиболее распространена морфологическая классификация, основанная на консистенции околоплодника. В зависимости от консистенции перикарпия плоды делят на *сочные* (плоды вишни, винограда) и *сухие* (плоды гороха, тюльпана). Плоды могут содержать одно семя, как у сливы, лещины (односемянные плоды) или несколько, а иногда много семян, как у гвоздики, колокольчиков и других растений (многосемянные плоды). Сухие многосемянные плоды, как правило, имеют приспособления для вскрывания и освобождения семян (вскрывающиеся плоды, рис. 99). Сухие и сочные односемянные плоды не вскрываются (невскрывающиеся плоды, рис. 100, 101).

## Плоды сухие многосемянные вскрывающиеся

*Листовка* – одногнездный плод, образованный одним плодолистиком. Плод многосемянный, сухой. Листовка может быть *однолиственной*, если в цветке был один пестик (живокость полевая); *мноколиственной* – в цветке было несколько пестиков. Расположение листовок в многолисточке различно. Могут быть спиральные (калужница) и круговые многолисточки (сусак зонтичный).

*Боб* – одногнездный плод, образованный одним плодолистиком. Вскрывается по брюшному и спинному швам (фасоль, вика). Иногда эти плоды вскрываются дробно (копеечник). Есть бобы спирально закрученные, а также односемянные (люцерна, эспарцет).

*Стручок, струночек* – двугнездный плод, сформированный двумя плодолистиками. Семена прикрепляются к продольной перегородке между двумя створками плода. Вскрываются двумя швами.

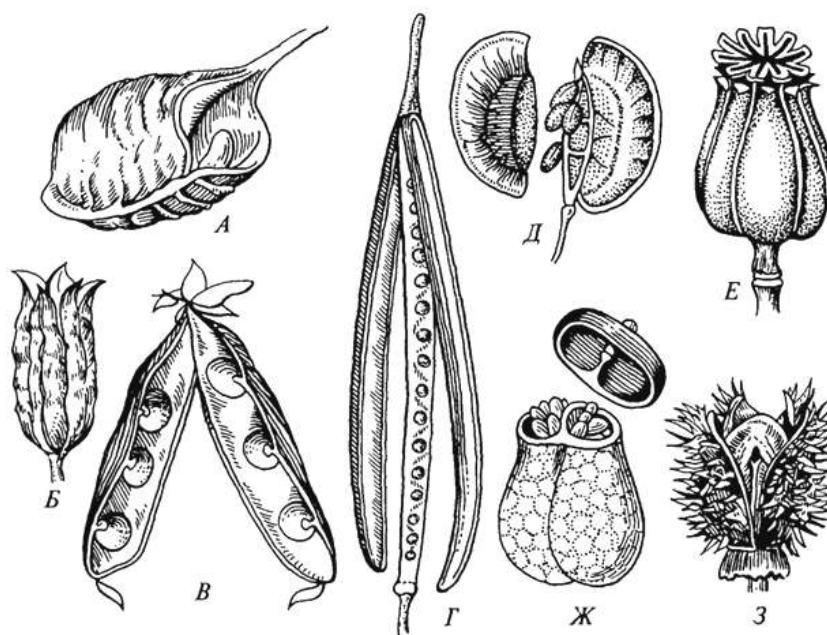


Рисунок 99 – Многосемянные раскрывающиеся плоды с сухим околоплодником:

А – листовка морозника (*Helleborus*); Б – сложная (сборная) листовка водосбора обыкновенного (*Aquilegia vulgaris*); В – боб гороха посевного (*Pisum sativum*); Г – стручок капусты (*Brassica oleracea*); Д – стручок ярутки полевой (*Thlaspi arvense*); Е – коробочка мака-самосейки (*Papaver rhoeas*); Ж – коробочка белены черной (*Hyoscyamus niger*); З – коробочка дурмана вонючего (*Datura stramonium*)

*Коробочка* – многосемянный, одно-, двух- или многогнездный сухой плод, возникший из двух или многих плодолистиков. Коробочки по размерам, характеру вскрывания и форме разнообразны. Среди

них есть коробочки, образованные нижней (колокольчик, иван-чай) или верхней завязью (мак, чистотел).

### Плоды сухие односемянные нескрывающиеся

*Орешек* – сухой нескрывающийся плод, сформированный одним плодолистиком. В зависимости от количества пестиков различают орешек (лютики, сабельник), многоорешек (рогоз, роголистник).

*Зерновка* – околоплодник кожистый, сросшийся с семенной кожурой (пшеница, рожь).

*Семянка* – околоплодник сухой, кожистый, односемянный, нескрывающийся, семя не срастается с околоплодником (подсолнечник).

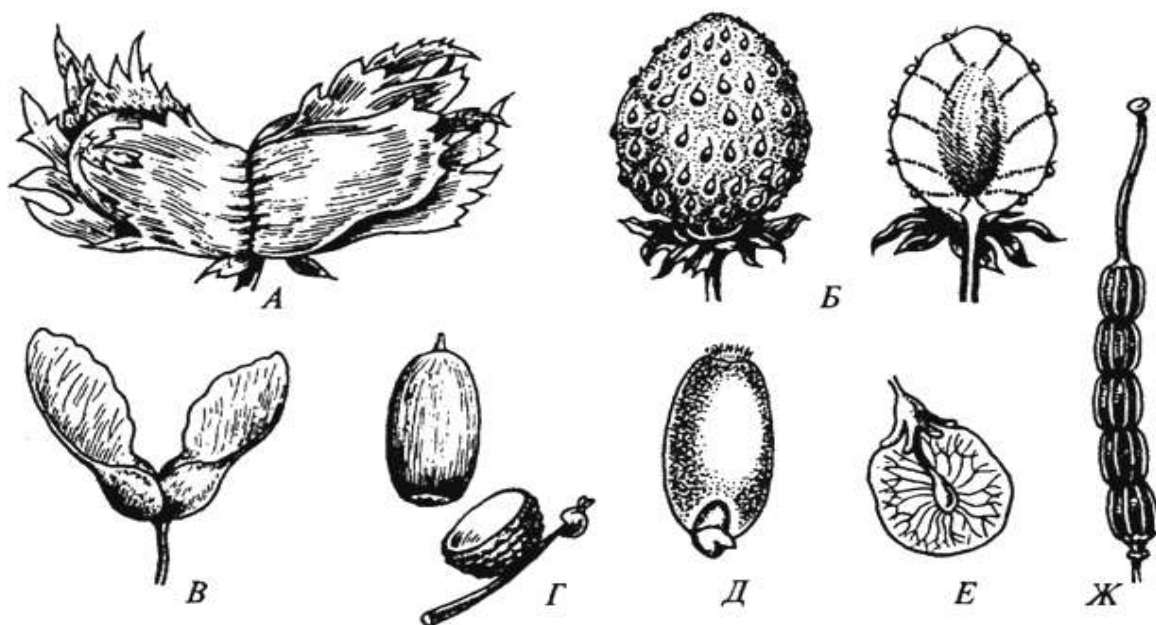


Рисунок 100 – Односемянные нескрывающиеся плоды с сухим околоплодником: А – орех лещины (*Corylus avellana*); Б – мясистый плод с семенами земляники лесной (*Fragaria sagittatum*); В – дробная крылатка (двукрылатка) клена остролистного (*Acer platanoides*); Г – желудь дуба (*Quercus robur*); Д – зерновка пшеницы мягкой (*Triticum aestivum*); Е – крылатка вяза равнинного (*Ulmus campestris*); Ж – членистый стручок редьки дикой (*Raphanus raphanistrum*)

*Крылатка* – семянка с кожистым или перепончатым крыловидным выростом околоплодника (вяз).

*Орех* – сухой односемянный нескрывающийся плод, околоплодник деревянистый (лещина, липа).



## Плоды сочные, одно- и многосемянные, невскрывающиеся

*Костянка* – околоплодник дифференцирован на три части: тонкая кожица – экзокарпий, мякоть – мезокарпий, эндокарпий (косточка) более или менее деревянистый (вишня, персик, боярышник). Из сложного гинецея развивается *многокостянка* (малина, ежевика, костяника).

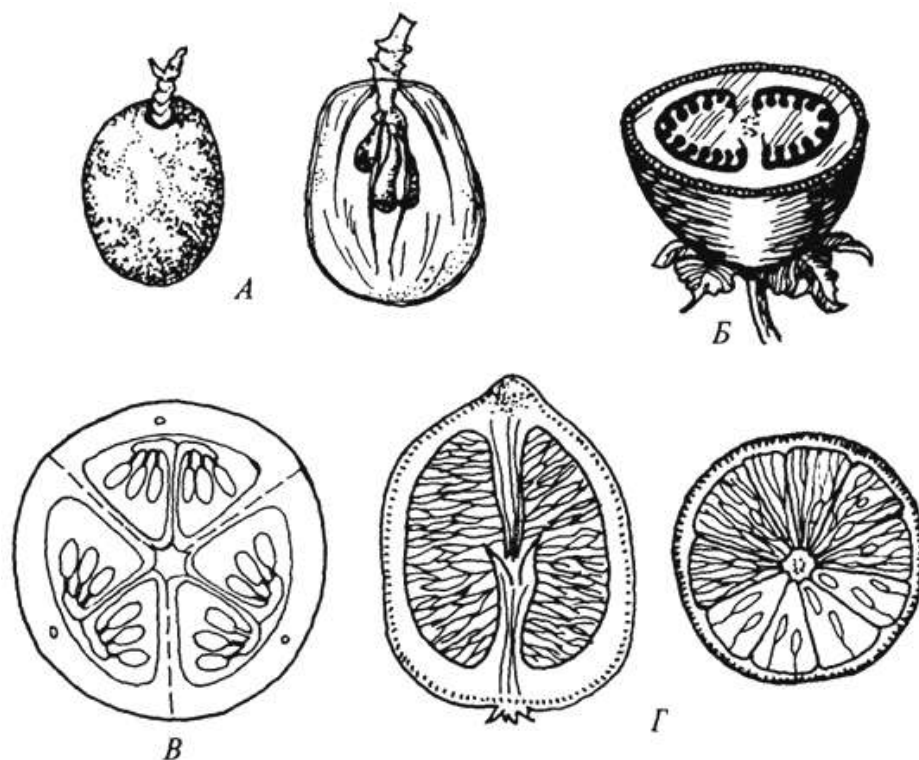


Рисунок 101 – Сочные многосемянные плоды:

А – ягоды винограда (*Vitis vinifera*); Б – ягода картофеля (*Solanum tuberosum*);  
В – тыква огурца посевного (*Cucumis sativus*); Г – померанец апельсина  
(*Citrus aurantium*)

Одногнездные односемянные костянки формируются из пестика с одним плодолистиком (маслина). У бузины многогнездный плод с одним семенем. Изредка встречается плод *сухая костянка*, если во время созревания плода средний сочный слой околоплодника становится сухим (миндаль, грецкий орех, кокосовая пальма).

*Яблоко* – многосемянный многогнездный плод с наружным кожистым, средним сочным и хрящеватым внутренним слоями околоплодника (яблоко, груша, рябина, айва).

*Ягода* – весь околоплодник, кроме наружного кожистого околоплодника, сочный. Плод многосемянный. Образуется из нижней (черника, смородина) и из верхней завязи (ландыш, томат).

*Тыквина* – многосемянный плод, развивается из нижней завязи. Околоплодник наружный – твердый, деревянистый, средний и внутренний – сочный и мясистый (арбуз, тыквина, кабачок, огурец).

*Померанец* – многосемянный многогнездный плод, образованный из нескольких плодолистиков с верхней завязью. Слои околоплодника разные: наружный – кожистый с эфирными железками, средний – губчатый, белый, внутренний – пленчатый, с сочными волосками (лимон, апельсин, мандарин).

## 5.5. Семя и классификация семян

*Семя* – единица размножения и расселения семенных растений, развивается на материнском растении из семязачатка, содержит зачаточное дочернее растение (зародыш) и специализированную запасную ткань (эндосперм, перисперм и др.), окруженную защитным покровом – семенной кожурой.

Семена цветковых очень разнообразны по величине. Очень мелкие (несколько микрометров в диаметре) семена имеют орхидные. У некоторых пальм они могут достигать в длину 50 см и весить 20–25 кг. Исключительно разнообразна форма семян: шаровидная (горох), эллипсоидная (фасоль), грушевидная (яблоня), линзовидная (тыквенные) и др. Форма, размер и масса семян могут колебаться у одного и того же вида (*гетероспермия*). Семена могут быть голые и в разной степени опушенные.

В широких пределах варьируют у семян характер поверхности (гладкая, бороздчатая, морщинистая, ребристая и др.) и окраска. Число семян в плодах колеблется от одного (вишня, слива) до многих тысяч (мак, орхидные) в зависимости от количества семязачатков в завязи. Если же произошло оплодотворение не всех семязачатков, то из неоплодотворенных семен не образуются, что влияет на форму плода (например, во второй половине лета из-за недостатка опылителей огурцы имеют неправильную форму). Но и при оплодотворении нескольких семязачатков часто развивается лишь один (у лещины из 2–4, а у дуба из 6 развивается одно семя).

На поверхности семени, в месте прикрепления семяножки, остается *рубчик* (рис. 102). Форма, размер, окраска и другие особенности семян являются диагностическими. Нередко на семени можно обнаружить маленькую точку пыльцевхода (*микропиле*).

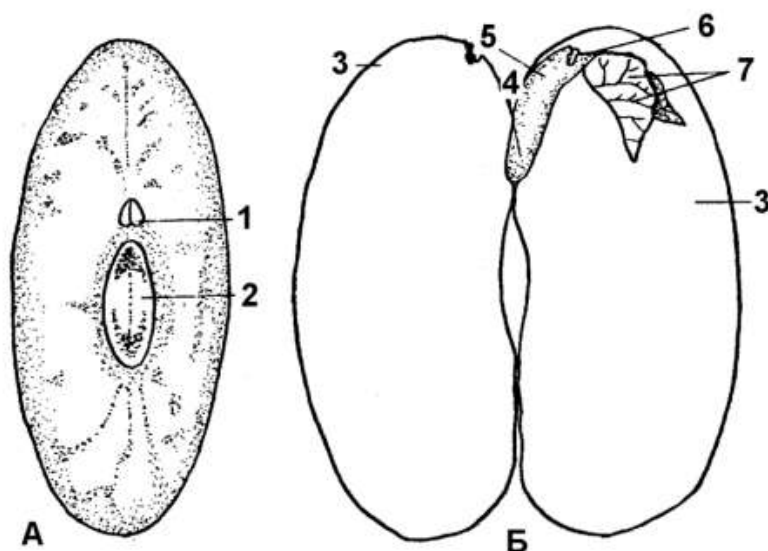


Рисунок 102 – Семя фасоли:

А – общий вид; Б – развернутые семядоли; 1 – микропиле; 2 – семенной рубчик;  
3 – семядоли; 4 – корешок; 5 – гипокотиль; 6 – эпикотиль;  
7 – настоящие листья

Семена многих растений имеют придатки в виде сочных, мясистых, обычно ярко окрашенных выростов, богатых разными веществами: жирными маслами, протеинами, крахмалом. Обычно эти выросты называют присемянниками, или *ариллусами*, однако по происхождению они разные. Типичные ариллусы развиваются из семяножки, как у бересклета, пассифлоры, а выросты, образующиеся из интегументов в области микропиле, называют *карункулами*, или *ариллоидами*. Ариллусы и карункулы служат средством привлечения животных, участвующих в распространении семян.

В зависимости от приуроченности запасующих тканей к тем или иным частям семени у цветковых растений выделяют четыре типа семян (рис. 103): 1) семена с сильно развитым эндоспермом, окружающим зародыш (мак, злаки); 2) семена без эндосперма, с питательными веществами, сосредоточенными в семядолях зародыша (бобовые, сложноцветные, тыквенные); 3) семена с эндоспермом и периспермом (нимфейные, перцевые); 4) семена, питательные вещества которых сосредоточены в перисперме, – гвоздичные.

В эволюционном отношении наличие специальной питательной ткани эндосперма или перисперма считается примитивным признаком. В более подвинутых таксонах семена откладывают питательные вещества в семядолях.

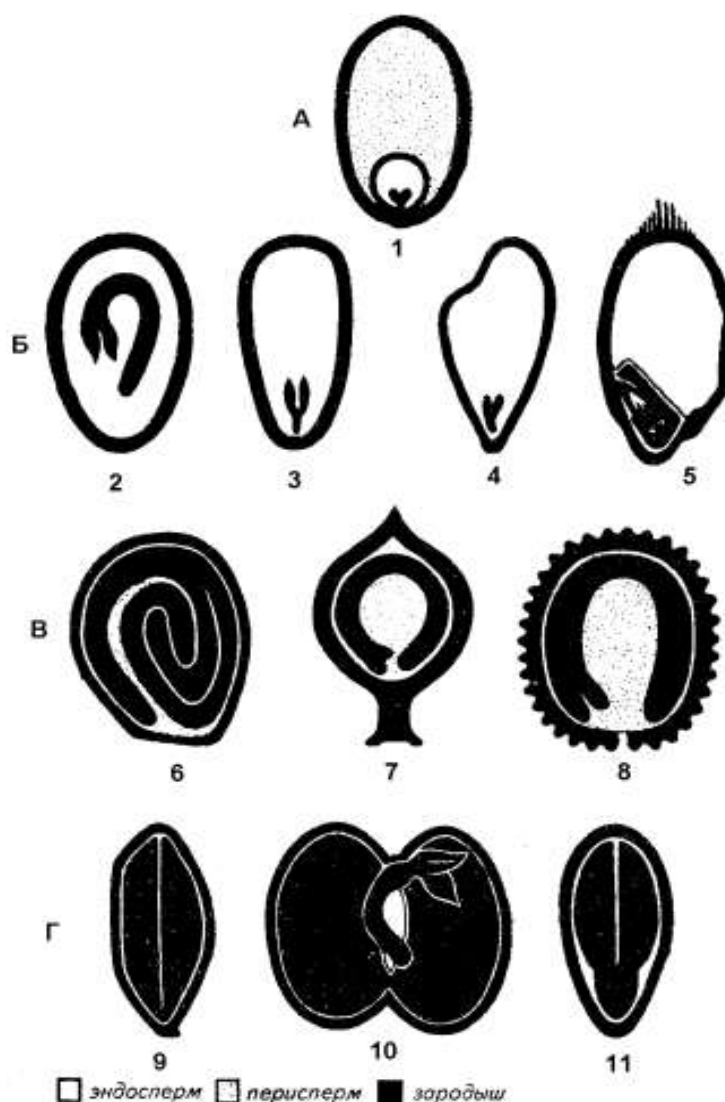


Рисунок 103 – Семена: А – с эндоспермом и периспермом; Б – с эндоспермом; В – с периспермом; Г – с запасными веществами, отложенными в семядолях зародыша; 1 – кубышка; 2 – томат; 3 – морковь; 4 – виноград; 5 – зерновка злака; 6 – свекла; 7 – шпинат; 8 – куколь; 9 – тыква; 10 – фасоль; 11 – лен

### Анатомическое строение семени

Семенная кожура (*теста, спермодерма*) присутствует у семян всех типов и формируется из интегументов. В ряде случаев в ее образовании принимают участие и другие части семязачатка (нуцеллус, халазальная ткань). Главная функция семенной кожуры – защита зародыша от механических повреждений, проникновения микроорганизмов, излишней потери влаги. Кроме того, она должна обеспечивать проникновение влаги, усиливать контакт с почвой, не допускать преждевременного прорастания. Большая роль принадлежит ей в распространении семян: образование волосков для перенесения ветром (ивы, тополя), мясистых придатков (для привлечения животных).

Степень развития, твердость семенной кожуры определяются *характером* околоплодника: при нескрывающихся плотных непроницаемых околоплодниках она тонкая (дуб, вишня), у других – толстая, деревянистая (калина, хлопчатник).

Зрелая семенная кожура может складываться из разных типов тканей, главными из которых являются *саркотеста* (наружная сочная мясистая ткань), *склеротеста* (механическая ткань), *паренхотеста* (паренхимная ткань) и *миксотеста* (ослизняющаяся ткань). У разных растений семенная кожура может содержать или все ткани, или некоторые из них.

*Зародыш* – зачаток новой особи в семени, развивающийся из зиготы или других клеток зародышевого мешка (нуцеллуса или интегументов при апомиксисе). Состоит из паренхимных клеток, сохраняющих меристематический характер (за исключением клеток семядолей). В центральном цилиндре зародыша дифференцируется прокамбий, но развитие первичных проводящих тканей происходит обычно при прорастании семян. В перицикле зародыша у злаков, тыкв уже закладываются боковые корни.

Зародыш зрелого семени обычно морфологически расчленен (см. рис. 102). Зародышевый побег имеет зародышевый стебелек (ось), семядольные листья (семядоли – две у двудольных, одну у однодольных и несколько у голосеменных). На верхушке хорошо выражен конус нарастания (участок меристемы). Иногда в апексе уже заложены зачатки следующих листьев, т. е. формируется почечка зародыша. Место прикрепления семядолей к стебельку называется *семядольным узлом*, а часть стебелька ниже семядолей – *гипокотилем*, или *подсемядольным коленом*. Зародышевый стебель переходит в *зародышевый корешок*. Условно граница между гипокотилем и зародышевым корешком называется *корневой шейкой*.

В зародышах двудольных точка роста находится между семядолями и является верхушечной, а зародыш имеет билатеральную симметрию. В зародышах однодольных семядоля одна, она занимает терминальное положение, почечка смещена вбок и только одна плоскость симметрии проходит через среднюю линию семядоли. Единственная семядоля зародыша однодольных называется *щитком*, отделяющим зародыш от эндосперма. При прорастании она выполняет функцию всасывания питательных веществ из эндосперма и передачи их зародышу. Клетки эпидермы щитка при прорастании удлиняются, внедряются в эндосперм и всасывают питательные вещества.

Положение зародыша и семени обусловлено прежде всего типом семязачатка, из которого он развивается. Однако, несмотря на форму зародыша и его положение в семени, кончик корня всегда находится поблизости от микропиле, благодаря чему при прорастании семени корень появляется первым. Зародыш может быть от микроскопически малого до крупного. Чаще всего зародыш бесцветный или белый, реже окрашен в желтый, голубой или иной цвет; может содержать хлорофилл и быть бесхлорофилльным.

Эндосперм и перисперм – ткани, содержащие питательные вещества, формирующиеся в семени, сложены паренхимными изодиаметрическими клетками плотно, без межклетников. Оболочки клеток тонкие, содержимое густое, состоящее из различных питательных веществ.

В зависимости от типа откладываемых в запас веществ различают эндосперм: 1) *мучнистый*, если в нем преобладает вторичный крахмал (зерновки злаков); 2) *маслянистый*, если в запас откладываются жирные масла, иногда в сочетании с запасными белками в виде алейроновых зерен (маковые, зонтичные, клещевина). Алейроновые зерна могут локализоваться в специальном мелкоклеточном алейроновом слое, которым является наружный слой клеток эндосперма (злаки). При сильном обезвоживании эндосперм затвердевает, становится стекловидным или каменистым (финиковая пальма Теофраста, у которой в качестве запасного вещества откладывается гемицеллюлоза). У большинства цветковых растений преобладают маслянистые семена, так как жиры наиболее выгодны в энергетическом отношении. При набухании и прорастании ферменты расщепляют сложные вещества до простых, расходуемых на питание проростка.

## 5.6. Распространение плодов и семян

Очень редко семена прорастают на самом растении, как у живородящих растений мангровых лесов. Часто семена и плоды всходят, падая рядом с материнским растением. Но чаще они распространяются животными, ветром, водой и человеком. Распространение семян и плодов имеет большое значение для расселения вида и обогащения флоры местности. В зависимости от агента различают следующие виды распространения семян: зоохория, анемохория, гидрохория, антропохория.

*Зоохория* – распространение плодов животными, как беспозвоночными, так и позвоночными. Среди беспозвоночных большое ме-

сто занимают муравьи – *мирмекохория*. Они растаскивают семена, имеющие паренхимные выросты, богатые маслами (чистотел, звездчатка, первоцвет, фиалка, незабудка, василек и др.). Муравьи разносят семена и плоды на расстояние до 10 м. Грызуны и птицы распространяют семена и плоды преимущественно древесных растений, как твердые, так и сочные. Бурундуки, белки, мыши, из птиц – сойки, ореховки разносят семена с твердыми покровами, что обеспечивает их сохранность в гнездах и кладовках, если они не используются.

Плоды с сочным околоплодником (ягоды, костянки), а также соплодия некоторых растений (инжир, фикус) распространяются птицами, млекопитающими, иногда черепахами. Семена, находящиеся в сочных плодах, пройдя через кишечник животного, приобретают лучшую всхожесть. Птиц привлекают сочные и яркие плоды с твердым эндокарпием, защищающим содержимое семян от переваривания. Млекопитающих, как и птиц, привлекают сочные плоды с защитными приспособлениями, яркой окраской и привлекательным запахом. Так, медведи способствуют распространению плодов рябины, малины. Среди птиц сочные плоды употребляют дрозды, зарянки, славки. В тропических странах в распространении семян пальм, тутовых на большое расстояние значительную роль играют рукокрылые млекопитающие.

Кроме перечисленных приспособлений семена и плоды некоторых растений имеют прицепки или выделяют клейкие вещества, способствующие их расселению. Чаще всего встречаются цепкие плоды, отдельные плодики или целые соплодия, пристающие к телу проходящего животного. Это плоды зонтичных, бурачниковых растений, череды, лопуха. Наибольшую роль в их распространении играют млекопитающие. Многие семена и плоды прибрежных и болотных растений могут расселяться с прилипшим к телу водоплавающих и болотных птиц илом.

*Анемохория* – распространение плодов, семян или целого растения ветром. Анемохория преобладает у растений двух семейств – сложноцветных и орхидных и распространена в степях, высокогорьях, саваннах, пустынях. Приспособления анемохорных семян или плодов различны. Есть приспособления, способствующие их летучести, перекачиванию по земле и даже «метанию». Среди летающих семян и плодов особенно многочисленны мелкие «пылевидные» семена с незначительной массой (орхидея, грушанка, норичниковые) – 0,001–0,003 мг. Другие летающие семена, а чаще плоды и соплодия

имеют приспособления, напоминающие воздушные шары (хмель, некоторые зонтичные и маревые). Но гораздо чаще встречаются приспособления в виде оперения или крылаток. Обычно такие приспособления есть у растений открытых пространств. *Оперение* – это волосовидные придатки, покрывающие всю поверхность плода (ветреница) или основание семени (ивы, рогоз), хохолок-парашютик на верхушке семян и плодов у сложноцветных. Крылатые семена характерны для вяза, березы, ольхи, граба, асимметричное однокрыло – для клена и ясеня. Крылатки при падении вращаются. Наблюдаются и другие анемохорные приспособления. Среди них *воздушные шары* – вздутые плоды (пузырник, астрагалы), перекатывающиеся с помощью ветра по земле. Тяжелые плоды имеют крылья и парашютные образования (держи-дерево). Эти приспособления действуют у тяжелых плодов только при сильном ветре.

*Гидрохория* – распространение плодов или семян с помощью воды (морские или речные течения, ливневые потоки). Основные гидрохорные приспособления – защита семени от смачивания, способность держаться на поверхности воды (плавучесть). Держаться на поверхности воды плоды могут от 2–10 суток (частуха, рдест) до нескольких недель и месяцев (стрелолист), а у некоторых пальм – годами, сохраняя при этом всхожесть. Семена лютика водного имеют пробковый пояс, который помогает держаться им на воде и с его помощью распространяться по воде.

В процессе эволюции цветковых растений выработались приспособления для распространения плодов и семян без помощи разнообразных агентов – *автохория*. Это самопроизвольное высыпание семян или плодов под влиянием силы тяжести, характерное для трав (дикорастущая пшеница, многие сорные растения), а также деревьев (каштан, дуб). Среди растений-автохоров – разнообразные баллисты, выстреливающие семена, т. е. собственно автохоры.

У одних растений семена разбрасываются в результате напряжения в мертвых клетках околоплодника. Это можно наблюдать у зрелых бобов, самшита, у некоторых видов фиалки и герани, а у кислицы и недотроги – в результате возрастающего напряжения в живых тканях плода. Высокое тургорное давление у зрелого плода бешеного огурца приводит к отрыву цветоножки от плода и через образовавшееся отверстие содержимое вместе с семенами с силой выбрасывается наружу. Очень часто в природе наблюдается сочетание различных способов распространения плодов и семян.



### *Вопросы для самопроверки*

1. Из каких основных элементов состоит цветок?
2. Назовите основные морфологические типы цветков.
3. Каковы строение и основные функции частей околоцветника?
4. Опишите морфологическое и анатомическое строение тычинки. Где происходят процессы микроспорогенеза, формирования мужского гаметофита, микрогаметогенеза у покрытосеменных растений?
5. Какие типы гинецея вы знаете? Назовите основные части пестика? Какое значение имеет появление завязи в эволюции растений?
6. Опишите строение семязачатка. Где происходят процессы мегаспорогенеза у покрытосеменных растений? Какое строение имеет женский гаметофит?
7. Какое биологическое значение имеет двойное оплодотворение у покрытосеменных растений?
8. Какие типы отклонений от амфимиксиса вам известны?
9. Каковы правила составления формулы и диаграммы цветка?
10. Каково биологическое значение соцветий?
11. Какие признаки используют для описания и классификации соцветий?
12. Назовите основные типы простых, сложных и составных соцветий.
13. В чем преимущества перекрестного опыления перед самоопылением? Какие приспособления используют растения для предотвращения самоопыления?
14. Какие агенты могут выступать в качестве переносчиков пыльцы?
15. Чем характеризуются цветки энтомофильных растений?
16. Опишите строение цветка анемофильного растения.
17. Из каких основных частей состоит семя покрытосеменного растения? Какие элементы семязачатка участвуют в формировании семени?
18. Опишите строение зародыша двудольного и однодольного растений.
19. Из каких элементов развивается плод покрытосеменных растений и каково его строение?
20. Какие признаки положены в основу морфологических классификаций плодов?
21. Какие способы распространения плодов и семян вам известны?

## 6. РАЗМНОЖЕНИЕ, РОСТ И РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЙ

### 6.1. Размножение растений

*Размножение* – это присущее всем живым организмам свойство воспроизведения себе подобных, обеспечивающее непрерывность и преемственность жизни. Результатом размножения является длительное существование видов в пространстве и во времени. Потеря способности к воспроизведению ведет к вымиранию вида.

Различают два пути размножения – половой и бесполой. Сущность *полового размножения* заключается в том, что дочерние особи развиваются из зиготы, образующейся в результате слияния женской и мужской половых клеток – *гамет*.

Гаметы генетически различны, что ведет к увеличению изменчивости потомства и создает благоприятные условия для естественного отбора.

*Бесполое размножение* характеризуется отсутствием полового процесса и осуществляется без участия половых гамет. Представлено двумя формами:

а) размножение делением родительской особи на более или менее равные части (у одноклеточных водорослей), или делением вегетативного тела на участки разной величины (черенкование листа, стебля, корня), или обособлением его частей. Многие растения формируют вегетативные зачатки: почки, клубеньки, луковички. Такая форма бесполого размножения называется *вегетативным размножением*;

б) размножение специализированными клетками – *спорами* – является древнейшей формой размножения у одноклеточных организмов, но имеет место и у многоклеточных – грибов, растений. У высших растений формирование спор связано с редукцией числа хромосом, следствием чего является морфологическое различие между дочерними и родительскими растениями.

Один и тот же организм может размножаться как половым, так и бесполом путем, что и обеспечивает растениям способность к быстрому и широкому расселению.

### 6.1.1. Вегетативное размножение

Вегетативное размножение – образование новой особи из родительской. Жизнеспособная часть вегетативного тела растения, естественно или искусственно отделенная от родительской особи, образует недостающие органы и развивается как самостоятельный организм.

Таким образом, в основе вегетативного размножения растений лежит широко распространенная у них способность к регенерации, т. е. возобновление утраченных органов, частей или развитие из отдельных участков тела вновь всего растения.

Способность размножаться вегетативно характерна для растений разных уровней организации (водоросли, высшие споровые и цветковые растения), при этом вегетативное размножение может сопутствовать семенному (половому) или, наоборот, может преобладать (у осины, ив, малины), а у некоторых оно может быть исключительным, как у элодеи канадской. В Европу элодея завезена только в форме женских экземпляров, и поэтому она размножается только вегетативно. У многих хвойных эта способность выражена слабее, а у некоторых в естественных условиях вообще не наблюдается (сосна обыкновенная).

Совокупность особей, возникающих из одной родительской особи в результате вегетативного размножения, образует *клон*. Наглядно проследить формирование клонов можно у осины, земляники, терна, малины.

Вегетативное размножение имеет как положительные, так и отрицательные стороны. Оно позволяет в полной мере сохранить у потомков качества родителей, что очень важно для сохранения чистых линий. Эта особенность широко используется в практике садоводства, селекции. Кроме того, оно практически не зависит от климатических условий, которые в некоторые годы полностью исключают образование семян. Однако многократное воспроизведение особей вегетативным путем ведет к накоплению возрастных изменений, увеличению общего возраста организма. При этом происходит старение ферментативных систем, белков, снижаются продолжительность жизни, устойчивость к вредителям и болезням. Примером тому могут служить пирамидальные тополя, широко применяемые в озеленении на территории Беларуси. К 40–50 годам они начинают усыхать и отмирать, что является результатом многовекового вегетативного размножения мужских особей.

Принято различать естественное и искусственное вегетативное размножение, хотя провести разграничение между ними трудно.

**Естественное вегетативное размножение.** Под естественным вегетативным размножением понимают размножение вегетативными органами или их частями, происходящее в природе без вмешательства человека. Оно осуществляется различными способами.

*Размножение делением клетки у одноклеточных водорослей или случайным отделением от таллома отдельных участков у многоклеточных водорослей, грибов, лишайников.* В результате чрезвычайной способности к регенерации эти участки развиваются в самостоятельные растения. Очень часто при разрушении старых частей таллома более молодые его ветви обособляются и становятся самостоятельными организмами. Так могут размножаться и цветковые растения. Ряски, например, из нескольких перезимовавших особей дают потомство, занимающее площади в сотни квадратных метров. Таким же образом размножаются элодея канадская (канадская чума), многие ивы. Обычно после паводка по берегам рек можно увидеть много укоренившихся побегов ив.

*Выводковые почки* – это специализированные придаточные почки, которые дают начало новым особям. Формирование выводковых почек характерно как для слоевищных растений (водоросли, печеночники), так и для высших споровых и цветковых. Образуются они на жилках листьев (папоротник асплениум) или на оттянутых верхушках листьев; в пазухах листьев (чистяк, некоторые виды лилий); по краю листа (у бриофиллюма). По краю зубчатого листа бриофиллюма в каждой выемке формируется придаточная почка (рис. 104, Б), здесь же прорастающая в побег (2–3 листочка и 1–2 придаточных корешка). Осыпаясь, они легко укореняются, давая массовый «самосев». У зубянки выводковые почки видоизменены в луковички, а у чистяка весеннего в пазухах листьев формируются почко-корневые клубни (рис. 104, А). При этом формируется не только почка, но и корень с запасом питательных веществ.

Выводковыми почками часто называют небольшие вегетативные побеги, образующиеся в пазухах листьев, в соцветиях, укореняющиеся при опадении. Это явление свойственно для растений полярных районов, степей – мятлика степного, видов камнеломки, очитка, арктических овсяниц. Такие растения называют *живородящими*, хотя это не совсем точно. Истинное живорождение характерно для мангровых растений и выражается в прорастании семян на материнском расте-

нии. Молодое растение падает на грунт в момент отлива и ко времени прилива прочно закрепляется в субстрате.

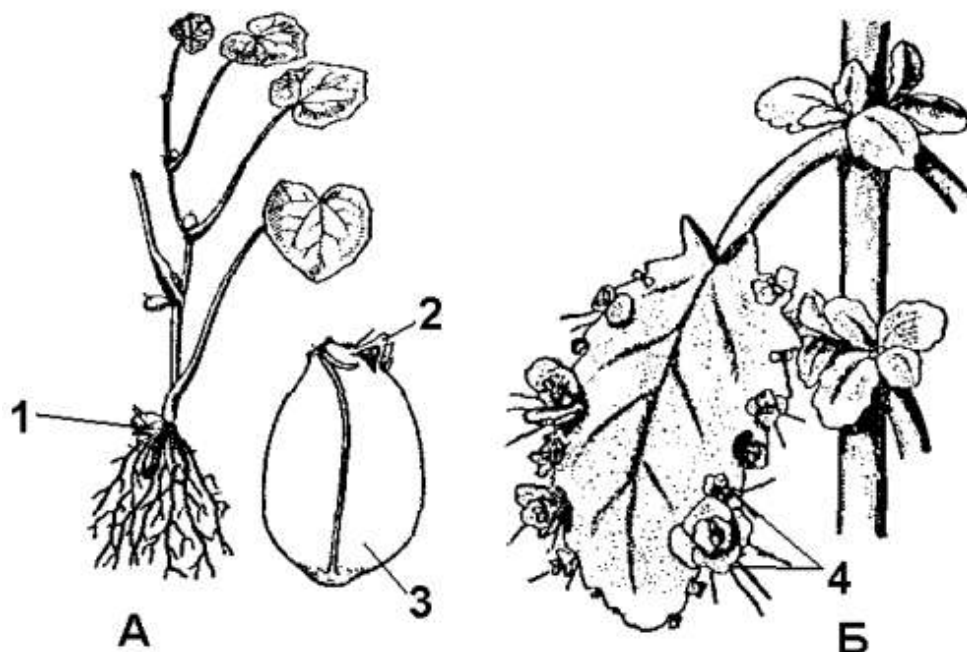


Рисунок 104 – Выводковые почки чистяка весеннего (А) и бриофиллюма (Б):  
1 – почкокорневой клубень; 2 – почка; 3 – корень; 4 – зачаток растения

Зимующие почки образуются на вершинах стеблей или на особых боковых побегах у многих водных, главным образом плавающих, растений. Зимующие почки – *гибернакулы* – формируются у пузырчатки, телореза, некоторых рдестов. Осенью в них накапливается крахмал, и они обычно вместе с материнским растением опускаются на дно. Весной, отделившись от перегнивших растений, зимующие почки всплывают (так как имеют воздухоносные полости) и развиваются в новые растения.

Размножение при помощи надземных ползучих побегов (плети, усы, столоны) происходит у земляники, костяники, некоторых лапчаток, живучки ползучей, будры и др. Годичный прирост каждой плети может достигать 1,5 м (у земляники), а число новых особей в течение двух лет увеличивается до 200 и более. Надземные ползучие побеги экологически представляют собой переход от вертикальных стеблей к корневищам. Стелясь по поверхности субстрата, они в узлах образуют придаточные корни и здесь же, в пазухах листьев, – почки, из которых развиваются вертикальные облиственные побеги. После отмирания междоузлий ползучих побегов новые растения теряют связь с материнским.

*Размножение корневищами* наблюдается у большинства многолетних трав. На коротких корневищах почки сближены, поэтому надземные побеги, развивающиеся из них, скучены. На удлинённых корневищах почки достаточно удалены друг от друга, поэтому надземные побеги рассредоточены. При отмирании корневища новые особи существуют самостоятельно. Ежегодный прирост корневищ составляет у пырея ползучего до 30, иван-чая – 85–100, а у сахалинской гречихи – 150–300 см. Размножение корневищами сохраняет почти неизменным видовой состав лугов, скашиваемых во время цветения злаков, которые из-за этого не могут размножаться семенами.

*Размножение луковицами* характерно для многих травянистых, большей частью однодольных растений (луки, чеснок, тюльпаны, гиацинт, нарцисс, лилии и др.). Луковицы образуются под землей (тюльпан, лук), в пазухах надземных стеблей (зубянка) или в соцветиях (чеснок). Дикий чеснок способен образовывать до 600 кг луковичек на 1 га (для сравнения – при посеве пшеницы на 1 га высевают до 100 кг зерновок).

*Размножение клубнями* происходит у небольшого числа растений (картофель, земляная груша, кувшинка и др.). Клубень – это одностебельный подземный побег растения с утолщенным стеблем, часто сферической формы. О стеблевой природе клубней свидетельствуют пазушные почки, из которых на следующий год вырастают новые побеги. Клубни могут быть и корневого происхождения (георгина) – подземные и надземные.

*Размножение корневыми отпрысками* очень распространено в природе у дикорастущих растений и широко используется в практике лесоводства и агролесомелиорации.

При нанесении ран на корнях образуется большое количество придаточных почек, из которых развиваются новые особи. Такие растения очень ценны для облесения эродированных склонов, оврагов, восстановления леса после рубки. Хорошо развита способность образовывать корневую поросль у розы, сирени, осины, боярышника, осота полевого и других. Поросль может быть не только корневой, но и пневой. Из спящих почек в основании стебля развивается мощная поросль, укореняющиеся экземпляры которой способны заменить срубленный материнский ярус.

Способность формировать *отводки* в естественных условиях обнаруживают пихты, липы, крыжовник. В местах соприкосновения с

почвой нижние ветви образуют придаточные корни и начинают существовать как самостоятельные организмы.

**Искусственное вегетативное размножение.** В узком смысле под искусственным вегетативным размножением понимают такое, которое в природе не происходит, так как связано с хирургическим отделением от растения частей для размножения. Искусственное вегетативное размножение используют, если растение дает мало семян или вообще их не образует, если при семенном размножении не сохраняются свойства сорта (у гибридов) или если необходимо быстро размножить сорт.

Наиболее применимы следующие способы вегетативного размножения: деление кустов, размножение отпрысками и отводками.

*Деление кустов* часто применяют при размножении декоративных многолетников (примула, маргаритки, флоксы и др.) и у некоторых кустарников (смородина, крыжовник). Куст выкапывают из земли, расчленивают на особи с собственными корнями и пересаживают на новое место.

При использовании *отпрысков* материнское растение из земли не извлекается. Выкапыванием и пересаживанием отпрысков размножают малину, ежевику, сливу, вишню, облепиху и т. п. Стеблевыми отпрысками (усами) размножают землянику и клубнику, отделяя укоренившиеся растения.

*Отводки* получают, пригибая нижние ветви или стебли дугообразно к земле и засыпая их так, чтобы верхушка осталась на поверхности почвы. Для лучшего укоренения нижнюю часть ветви надрезают и прижимают к субстрату. Надрез препятствует оттоку ассимилятов и способствует образованию каллюса и придаточных корней. Таким способом размножают крыжовник, шелковицу, лещину, виноград и другие растения.

*Черенкование* как способ размножения в практике имеет исключительно большое значение. *Черенком* называют отрезанную часть растения, которая может укорениться и образовать побеги. Чаще всего растения размножают побеговыми (стеблевыми) черенками, которые должны иметь почки. Корни у черенков всегда развиваются на их морфологически нижних концах, обычно в области узлов. У многих растений на погруженном в субстрат конце черенка вследствие разрастания паренхимы близ места среза появляется наплыв – *каллус*. В каллусе закладываются очаги меристем, из которых развиваются

зачатки придаточных корней, а иногда и почек. В некоторых случаях каллус не образуется. Побеговые черенки могут укореняться как в олиственном (барбарис, боярышник), так и в безлистном (ива, тополь, виноград) состояниях. Широко распространено размножение зелеными черенками, срезанными с молодых побегов, стебли которых еще не покрыты пробкой. Наряду с побеговыми используют также корневые и листовые черенки. На них образуются не только придаточные корни, но и почки. Корневыми черенками размножают малину, ежевику, цикорий, ревень, листовыми – бегонию, узамбарскую фиалку (сенполию).

*Прививки (трансплантация)* – это пересадка одного растения на другое с последующим их срастанием. Прививаемый компонент называют *привоем*, а растение с корневой системой – *подвоем*. Прививки применяют как с целью получить новые сорта или изменить существующие (метод ментора, предложенный И.В. Мичуриным), так и с целью размножить имеющийся сорт с максимальным сохранением его качеств. Существуют разные способы прививки.

Наиболее обычный объект, размножаемый с помощью прививок, – яблоня. Ее культурные сорта, как правило, сложные гибриды, в семенном потомстве дающие расщепление признаков. Черенкованием и отводками яблоню не размножают, потому что она плохо укореняется.

Прививка обеспечивает отрезанным от материнского дерева (привоя) черенкам или почкам готовую корневую систему подвоя. Подвоем обычно являются выращенные из семян молодые сеянцы (дички) сортов или диких видов, имеющих большую устойчивость.

Черенок или почку, срезанные с частью камбия, вставляют в разрез стволика подвоя или плотно прикладывают к нему, причем нужно совместить камбии обоих компонентов прививки. Этот прием называется *копулировкой*. Привой прибинтовывают к подвою и место контакта изолируют садовым варом или другими средствами, чтобы предотвратить попадание в рану микроорганизмов.

В качестве привоя можно использовать отдельную почку (*глазок*). Почку с корой, камбиальной зоной и тонким слоем древесины вставляют в Т-образный надрез коры подвоя и плотно завязывают прививку. Такой способ прививки называется *окулировкой*.

Основу процессов, приводящих к срастанию тканей компонентов прививки, составляет *раневая регенерация*. Учитывая, что в тка-



нях корня идут важные процессы метаболизма, специфические для вида и сорта, нельзя сказать, что растение, полученное путем прививки, абсолютно тождественно материнскому растению привоя. Однако обычно влияние подвоя на привой не настолько велико, чтобы существенно изменить облик растения и его хозяйственные качества.

Как уже было сказано, способностью к регенерации обладают не только органы и ткани растения, но и отдельные клетки и даже их протопласты. В середине XX века был разработан очень важный в теоретическом и практическом отношениях *метод культуры тканей*. Сначала его применяли для сохранения жизнеспособности частей органов, тканей и клеток вне организма (*in vitro*) в условиях строгой асептики, определенной температуры, обеспечения нормального питания, газообмена, удаления продуктов метаболизма. Впоследствии этот метод приобрел важное значение для так называемого микроклонального размножения. Культивируемые *in vitro* кусочки органов и тканей образуют каллус, в котором закладываются очаги мелких митотически активных клеток – зачатки апикальных меристем побегов и корней, а нередко и целых растений. Данный метод, хотя и трудоемкий, как способ вегетативного размножения весьма эффективен и позволяет получать большое число молодых растений, пригодных для дальнейшего выращивания. Его применяют для размножения декоративных растений, земляники, получения картофеля, устойчивого к вирусным заболеваниям, и других растений. В практическом плане он позволяет выращивать большое количество клеточной биомассы (например, биомассы женьшеня), используемой для получения из нее ценных продуктов.

Этот метод сокращает в несколько раз сроки получения товарной продукции, позволяет размножить вегетативно растения, не размножающиеся обычными способами (многие хвойные). Развитие данного метода и его перспективность в области генетики, биотехнологии, селекции связаны с разработкой способов длительного хранения в условиях глубокого холода (*криоконсервация*) меристематических тканей, что позволяет создать их банки для сохранения генофонда растений. Особую актуальность эта проблема приобретает в настоящее время, когда происходит полное исчезновение многих видов растений.

### 6.1.2. Размножение спорами

Размножение спорами присуще большинству низших растений (водоросли), грибам и высшим споровым (мхи, хвощи, плауны, папоротники). Голосеменные и цветковые растения называются *семенными*, так как они размножаются семенами. Формирование спор на растении называют *спороношением*. Споры – это специализированные клетки, служащие не только для размножения, но и для расселения. Они всегда гаплоидны и не дифференцированы в половом отношении. У высших растений споры возникают путем мейоза.

У части растений все споры одинаковы как по размерам, так и по физиологическим особенностям. Такие растения называются *равноспоровыми*. Однако среди растений есть немало *разноспоровых* организмов, у которых или на одной особи, или на разных особях образуются споры, различные по размерам и по физиологическим особенностям. Маленькие споры – *микроспоры* – при прорастании дают мужские особи, крупные – *макроспоры* – женские.

Формирование спор происходит внутри специального органа – *спорангия* (рис. 105). У водорослей он обычно одноклеточный: содержимое его делится митозом, и образовавшиеся споры при вскрытии оболочки выходят наружу. У высших растений спорангий – многоклеточный орган, стенки его одно- или многослойные. Внутренние фертильные клетки составляют образовательную ткань – *археспорий*. Иногда археспорий представлен одной клеткой. Митотическое деление клеток археспория обуславливает формирование *спорогенной ткани*, или *материнских клеток спор (спороцитов)*. В результате мейоза из спороцитов формируются споры.

Наружные *стерильные* клетки защищают археспорий от влияния внешней среды, главным образом от иссушения. Из наружных клеток археспория развивается выстилающий слой – *тапетум*. Питательные вещества тапетума используются для развития спор.

У низших растений, обитающих в воде, споры снабжены жгутиками, с помощью которых они передвигаются в воде (зооспоры). Зооспоры не имеют клеточной оболочки. Споры наземных растений неподвижны, не имеют жгутиков, разносятся ветром и имеют твердую клеточную оболочку. Каждая спора одета двумя оболочками. Наружная – *экзина* – очень прочная и химически стойкая за счет присутствия кутинообразного вещества *спорополленина*. Внутренняя – *интина* – тонкая, целлюлозная, плотно прижата к протопласту.

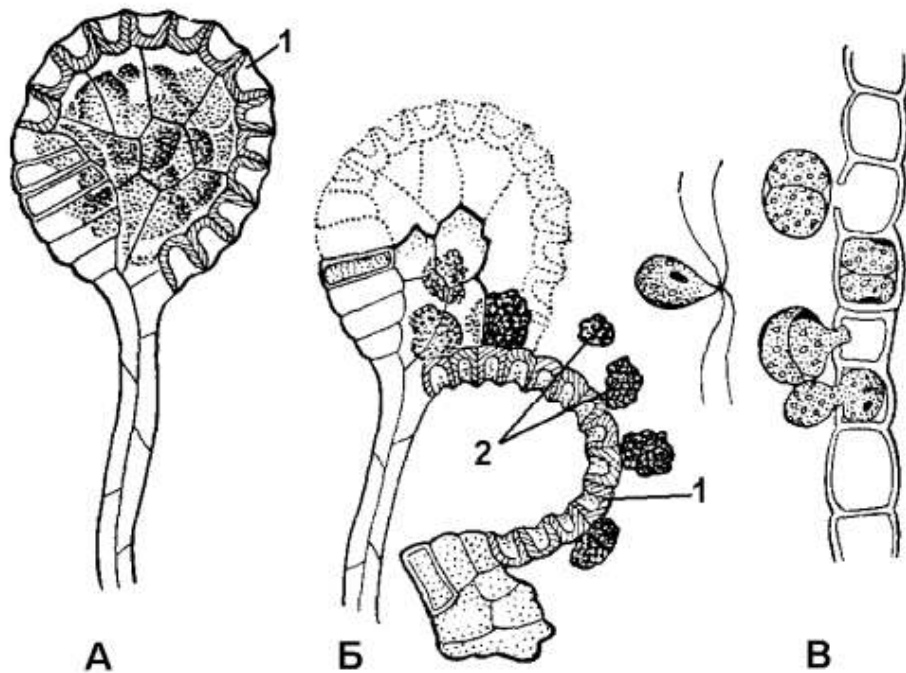


Рисунок 105 – Спороношение у растений:

А – многоклеточный спорангий папоротника; Б – споры папоротника, выпадающие из вскрывшегося спорангия; В – зооспорангии и зооспоры водоросли улотрикс; 1 – кольцо для вскрывания спорангия; 2 – споры

Спора легкая, богатая цитоплазмой, имеет крупное ядро, пропластиды. Запасные вещества часто представлены жирами. Стенка спорангия не только защищает его содержимое от высыхания, что в условиях жизни на суше имеет очень важное значение, но и участвует в рассеивании спор. У многих растений спорангии вскрываются поперечными или продольными щелями, либо с помощью особых структур.

Так как споры распространяются ветром, важно, чтобы спорангии были приподняты над поверхностью почвы, так как чем выше, тем сильнее движение воздуха.

В процессе эволюции изменялось расположение спорангиев на растении. У древнейших растений, например, у ринии, они находились на концах теломов. У листостебельных растений, за исключением мхов, спорангии располагаются на листьях. У одних растений наряду с функцией спороношения эти листья участвуют и в питании, или трофике растения. Такие листья характерны для большинства папоротников. У многих растений листья дифференцированы на два типа: *трофофиллы* (вегетативные листья) и *спорофиллы*, несущие спорангии.

### 6.1.3. Половой процесс и половое размножение

*Половым* называют такое размножение растений, которому предшествует *половой процесс*, в результате чего появляются новые особи. Типичный *половой процесс* – это слияние женской и мужской половых клеток, гамет и образование зиготы. Гаметы всегда гаплоидны. Зигота в результате полового процесса будет содержать уже диплоидный набор хромосом. Слияние ядер – самый ответственный этап полового процесса, и его называют *оплодотворением*.

В результате полового процесса диплоидный набор хромосом ядра зиготы содержит наследственный материал родителей с разной генетической природой. Именно в этом и состоит биологическая роль полового процесса: он обеспечивает появление более разнородного в генетическом отношении потомства вследствие перекрестной комбинации родительских хромосом, что создает благоприятные условия для естественного отбора.

Половое размножение свойственно всем эукариотам, которые имеют особые органы для формирования гамет – *гаметангии*. В связи с формированием гамет разного типа выделяют различные типы полового процесса. Наиболее простой тип – *хологамия*, который наблюдается у некоторых одноклеточных водорослей, не имеющих твердой оболочки (дуналиелла). У них сливаются не специализированные гаметы, а целые одноклеточные организмы, выступающие одновременно и в роли гамет, и в роли гаметангиев. Сливающиеся клетки внешне не отличаются друг от друга.

Однако у большинства растений гаметы формируются в гаметангиях. У низших растений гаметангии, как и спорангии, одноклеточные. Содержимое клетки делится и дает гаметы. У высших растений гаметангии всегда многоклеточные. Их наружные стенки состоят из стерильных клеток и выполняют защитную функцию. Внутри находятся клетки, из которых образуются гаметы. Независимо от структуры гаметангиев гаметы всегда голые, без твердой оболочки, часто снабжены жгутиками.

Если сливающиеся гаметы одинаковы морфологически (по форме и размерам), то попарное слияние основано на физиологических различиях. В этом случае их обозначают как «+» и «-» гаметы. Такой половой процесс называется *изогамным*. Он встречается у водорослей (рис. 106) и немногих грибов. «Плюс»- и «минус»-гаметы свободно перемещаются в воде с помощью жгутиков.

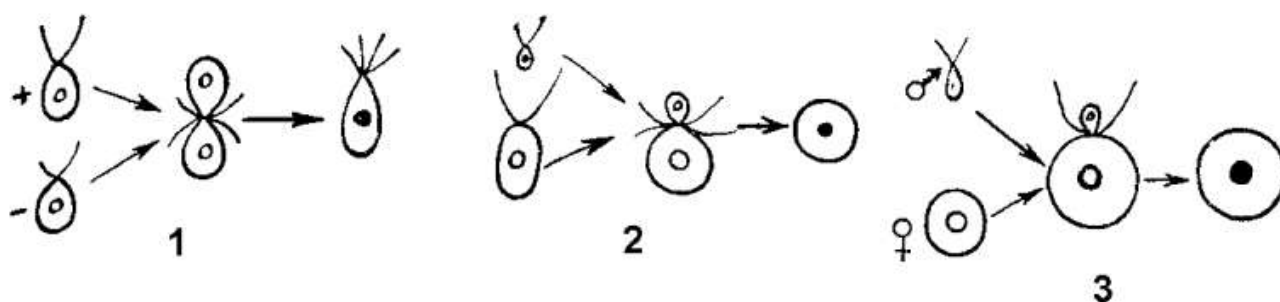


Рисунок 106 – Типы полового процесса:  
1 – изогамия; 2 – гетерогамия; 3 – оогамия

У некоторых растений и грибов гаметы подвижные, но отличаются размерами. В таком случае половой процесс называется *гетерогамным*.

У многих низших и всех высших растений половой процесс *оогамный*. Женская гамета лишена жгутиков, неподвижна, имеет значительные размеры и большой запас питательных веществ. Ее называют *яйцеклеткой*. Мужская гамета маленькая, подвижная, имеет жгутики и состоит из крупного ядра и небольшого количества цитоплазмы и называется *сперматозоидом*. Однако у большинства семенных растений в процессе эволюции мужские гаметы утратили жгутики и носят специальное название – *спермии*. Гаметангии, в которых образуются яйцеклетки, у низших растений называют *оогониями*, а у высших – *архегониями*. Архегоний имеет форму колбы. Он состоит из расширенной части – *брюшка* и узкой *шейки*. Большую часть брюшка занимает яйцеклетка, над ней находится *брюшная канальцевая клетка*.

В шейке располагаются *шейковые канальцевые клетки* (рис. 107, А). Мужские гаметангии у всех растений называют *антеридиями* (рис. 107, Б). Антеридий имеет шаровидную или овальную форму, часто на ножке.

Являясь эволюционно более поздним приобретением, оогамия имеет большое биологическое значение. Это обусловлено следующими факторами:

- более крупные размеры яйцеклетки позволяют ей иметь необходимый запас питательных веществ для дальнейшего развития;
- неподвижность женской гаметы создала предпосылки для внутреннего оплодотворения и лучшей защиты зиготы в наземных условиях, что и определило наибольшее распространение оогамии у высших растений;

– большое число мужских гамет значительно повышает гарантию полового процесса и возможность передвижения их в небольших количествах воды.

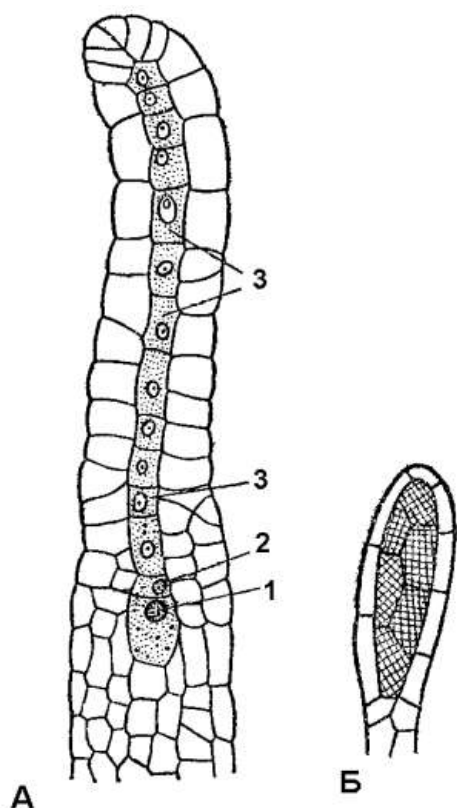


Рисунок 107 – Гаметангии высших растений:  
А – архегоний; Б – антеридий;  
1 – яйцеклетка; 2 – брюшная канальцевая  
клетка; 3 – шейковые канальцевые клетки

#### 6.1.4. Чередование ядерных фаз и поколений. Жизненный цикл

##### Жизненный цикл

В жизни подавляющего большинства растений выделяются однотипные отрезки – циклы развития, или *жизненные циклы*.

*Жизненный цикл* (цикл развития) – это совокупность всех фаз развития, пройдя которые, организм достигает зрелости и становится способным дать начало следующему поколению. Жизненный цикл ограничивается двумя одноименными фазами – от споры до споры, от зиготы до зиготы и т. д. (рис. 108).

Диплоидная зигота, из которой в результате митотического деления формируется новый организм, образуется в результате полового процесса. Следовательно, сливающиеся гаметы должны быть гаплоидными, а значит, в организме время от времени (перед половым процессом) должно уменьшаться число хромосом в

формирующихся гаметах, что предотвращает прогрессирующее удвоение числа хромосом в ряду последовательных поколений. Таким механизмом является частный случай деления клеточного ядра – мейоз (редукционное деление). Таким образом, оплодотворение (слияние гамет) и мейоз – это две стороны одного жизненного процесса, который называется чередованием ядерных фаз.

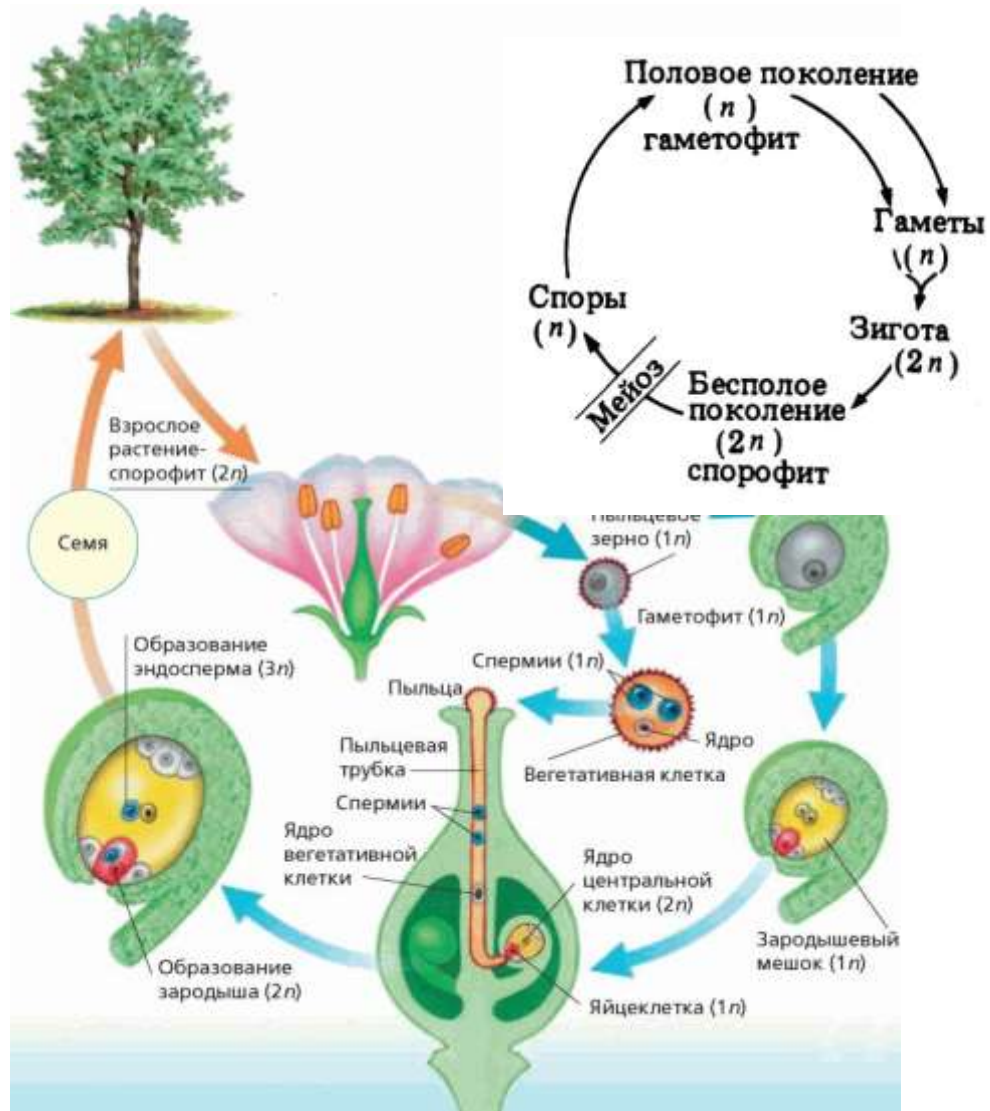


Рисунок 108 – Схема жизненного цикла и чередование ядерных фаз у цветковых растений

Если у высших животных и человека мейоз происходит непосредственно перед образованием гамет, то у растений разных групп он наблюдается в разные моменты их жизни, что и обуславливает у них множество вариантов смены ядерных фаз.

Порядок смены ядерных фаз, характерный для животных, у растений наблюдается редко. Например, у фукуса (бурая водоросль) каждая особь представлена *диплобионтом*, т. е. сложена клетками с диплоидным набором хромосом. У половозрелых особей образуются оогонии и антеридии, в которых формированию гамет предшествует мейоз, и возникают гаплоидные яйцеклетки и сперматозоиды. После оплодотворения диплоидные зиготы образуют оболочку и дают начало новым диплобионтам фукуса. Следовательно, любая особь фукуса – диплофаза, а гаплофаза ограничена временем существования гамет. Границами ядерных фаз являются моменты образования гамет и оплодотворения.

У низших растений распространен иной вариант смены ядерных фаз. Например, улотрикс (рис. 109) имеет гаплоидные взрослые особи – *гапобионт*. У взрослых особей в каждой клетке тела могут возникать гаметы, но только в результате митоза (так как клетки уже гаплоидны). В воде гаметы сливаются попарно, и образовавшаяся диплоидная зигота после некоторого периода покоя делится посредством мейоза. У улотрикса зигота дает начало не новой диплоидной особи (одной), а четырем гаплоидным, развивающимся из мейоспор; при этом размножение происходит более эффективно. Помимо мейоспор, у улотрикса образуются и митоспоры в клетках тела, выполняющие роль спорангиев, т. е. смена ядерных фаз наблюдается и у улотрикса. Переход из гаплофазы в диплофазу совершается при оплодотворении, а из диплофазы в гаплофазу – при образовании мейоспор (у фукуса – при образовании гамет). У улотрикса все взрослые поколения – только гапобионты, диплобионты у него во взрослой фазе отсутствуют.

Таким образом, многие низшие и все высшие растения характеризуются чередованием не только гапло- и диплофаз, но и более сложным процессом смены поколений гапло- и диплобионтов. В этом случае каждое последующее поколение отличается от предыдущего не только числом хромосом, но нередко и внешним видом, размерами и способом размножения. Эта закономерная смена в жизненном цикле организмов генераций и называется *чередованием поколений*.

Фаза в жизненном цикле, которая связана с образованием органов бесполого размножения – спорангиев и спор, называется бесполом поколением, или *спорофитом*.

Фаза, связанная с образованием органов полового размножения и гамет, называется половым поколением, или *гаметофитом*.



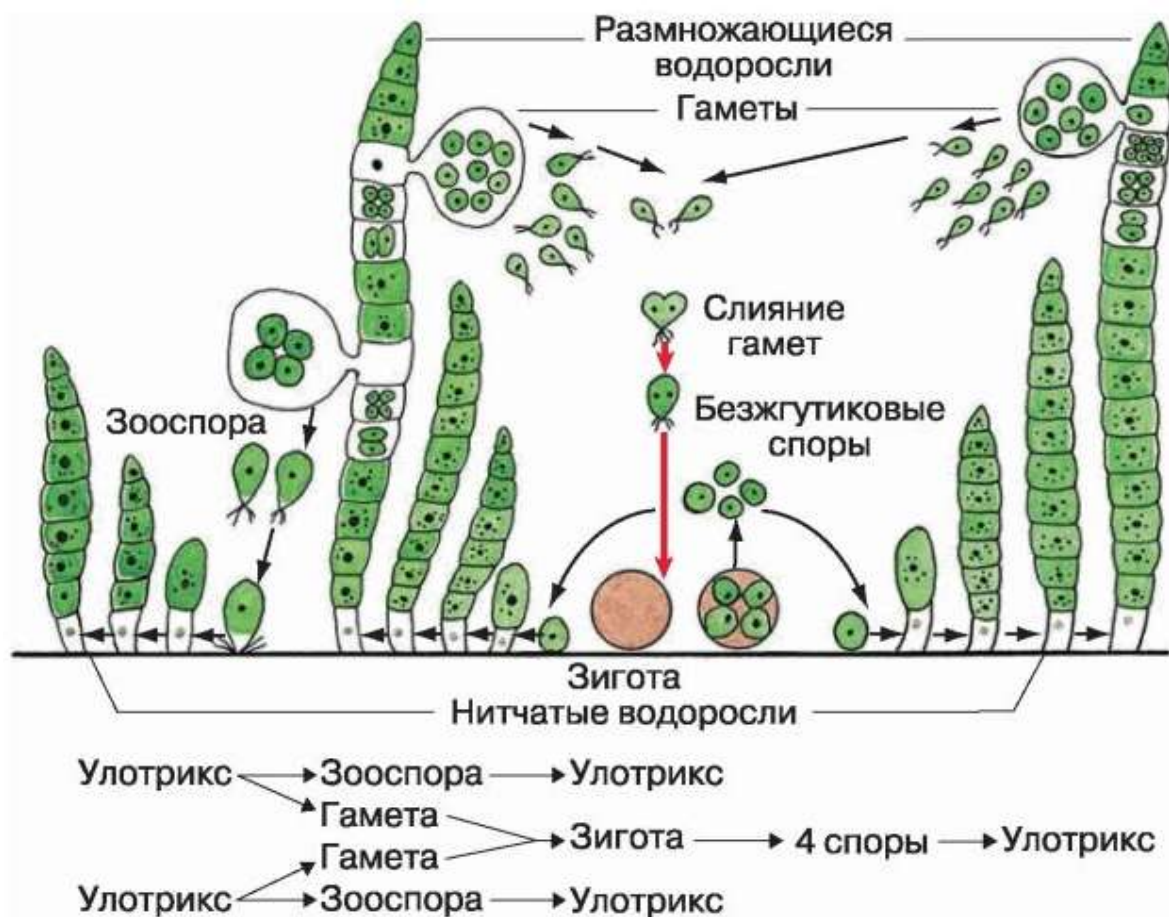


Рисунок 109 – Смена ядерных фаз улотрикса

Спорофит всегда диплоиден. У всех высших растений редукционное деление происходит при образовании спор в спорангии. Спора гаплоидна и от нее начинается развитие гаметофита. Гаметофит всегда гаплоиден. Переход от гаплоидного состояния к диплоидному наблюдается при оплодотворении. Зигота диплоидна. В дальнейшем из нее развивается спорофит.

## 6.2. Рост и развитие цветковых растений

### Понятие о росте

*Ростом* называется процесс увеличения размеров и массы тела, связанный с новообразованием элементов структуры организма. Рост происходит на субклеточном, клеточном, тканевом, органном и организменном уровнях биологической организации.

В растениях существуют образовательные ткани с активно делящимися клетками, которые называются меристемами. Апикальная меристема – верхушечная образовательная ткань стеблей и корней;

латеральная меристема – ткань, расположенная параллельно боковой поверхности того или иного органа, в котором она находится (камбий, феллоген); интеркалярная меристема – ткань, расположенная на некотором расстоянии от апикальной меристемы стебля, чаще всего в междоузлиях и в основании листьев злаков. Рост боковых побегов или корней тормозится под влиянием верхушки побега или корня. Это явление носит название *апикального доминирования*.

На уровне клетки выделяют три фазы роста: *эмбриональную, растяжения и дифференцировки*.

Рост растения и его отдельных органов происходит неравномерно: скорость этого процесса увеличивается сначала медленно, затем все быстрее и быстрее, достигает максимального значения и постепенно уменьшается. Кривая большого периода роста (рис. 110) носит S-образный характер, на ней различают следующие отдельные участки: *лаг-фазу, экспоненциальную фазу, фазу замедления роста и стационарную фазу*. Во времени происходит регулярное чередование процессов интенсивного и замедленного роста, т. е. имеет место *ритмичность роста*. Существует суточная ритмичность роста, которая обусловлена изменением светового режима днем и ночью, и сезонная ритмичность роста, связанная в умеренном поясе с ходом температуры окружающей среды.



Рисунок 110 – Кривая большого периода роста

Растения способны к изменению положения органов в пространстве, или *движению*. Оно обусловлено разными причинами: измене-

нием осмотического давления (сейсмонастические и автономные локоторные движения), различиями в росте разных частей органа (тропизмы, настии) или изменением положения всего организма в пространстве (таксисы). Движения могут происходить в результате воздействия различных внешних раздражителей: света, температуры, силы земного тяготения, химических агентов.

Движения органов неподвижно прикрепленных растений в ответ на одностороннее действие внешних факторов называются *тропизмами*. При фототропической реакции (согласно гормональной теории Холодного-Вента) происходит: 1) восприятие светового раздражения в результате поглощения света каротином, рибофлавином, фитохромом; 2) возбуждение, вследствие которого ауксин переходит с освещенной стороны верхушки побега на затененную; 3) передача возбуждения – отток ауксина по затененной стороне; 4) реакция, выражающаяся в более быстром росте затененной стороны, которая вызывает изгиб органа. Под действием силы тяжести наблюдается геотропизм стеблей и корней, а также листьев. Механизм геотропизма обусловлен также неравномерным ростом клеток разных сторон органа, который вызван неравномерным распределением ауксина.

Движения органов относительно оси неподвижно прикрепленных растений в ответ на изменение во времени равномерно и ненаправленно действующих внешних факторов называются *настиями*. К условиям, инициирующим настические движения, относятся смена температуры (тепло – холод), освещенности (свет – темнота), влажности воздуха в течение суток. Быстрый рост (либо увеличение тургора клеток) верхней стороны листа или лепестка, в результате которого орган изгибается книзу, называется *эпинастией*; соответственно, если орган изгибается кверху, – *гипопинастией*.

Процессы роста регулируются *фитогормонами* – биологически активными химическими соединениями, образующимися в малых количествах в одной части растения, транспортирующимися в другую его часть и вызывающими специфический ростовой или формообразовательный эффект. Фитогормоны запускают не одну биохимическую реакцию, а целую физиологическую программу.

К *эндогенным фитогормонам* относятся: ауксин, гиббереллин, цитокинин, абсцизовая кислота, этилен. Для того чтобы вызвать ответную реакцию клетки, необходимо, чтобы: 1) молекула фитогормона образовала комплекс с рецепторной частью сенсорного белка;

2) произошло усиление сигнала и 3) его передача на системы клеточного ответа. В конечном итоге происходит активация определенного гена и запуск образования кодируемого им белка. Последнее инициирует либо начало роста, либо его прекращение, либо дифференцировку клетки.

К *ауксинам* относятся вещества индольной природы: индолилуксусная кислота (ИУК) и ее производные. Они активируют рост стеблей и корней, стимулируют образование корней у черенков растений, усиливают поступление воды в клетки, повышая их тургор, и др.

*Гиббереллины* индуцируют или активируют рост стеблей растений, вызывают прорастание семян и образование партенокарпических плодов, нарушают период покоя у многих растений, индуцируют цветение растений длиннодневных видов и др.

*Цитокинины* активируют процессы деления клеток и прорастания семян, способствуют заложению почек, задерживают процессы старения. Цитокинины синтезируются в основном в кончиках корней, в том числе боковых и придаточных, в корневой шейке.

*Абсцизовая кислота* – фитогормон «стресса», имеющий терпеноидную природу, тормозящий все процессы роста, вызывающий покой у семян и почек, приводящий к закрыванию устьиц. Синтез АБК является одной из самых ранних ответных реакций растений на водный дефицит.

К *синтетическим аналогам фитогормонов – стимуляторам роста* – относятся нафтилуксусная кислота, индолилмасляная кислота, кинетин, дихлорфеноксисукусная кислота, бензиламинопурин.

Рост зависит от внешних факторов, на кривой этой зависимости выделяют три кардинальные точки: минимум, оптимум и максимум. При оптимальном значении какого-либо фактора окружающей среды наблюдается наибольшая интенсивность роста.

У растений может отсутствовать видимый рост, при этом они впадают в *состояние покоя*. Различают несколько типов покоя, основными из них являются:

1. *Глубокий покой*, вызванный внутренними причинами – недоразвитием зародыша, накоплением ингибиторов роста в зародыше, особенностями строения семенной кожуры. Он имеет приспособительное значение и является наследственно закрепленным состоянием, которое сохраняется даже при наступлении благоприятных внешних условий для роста.

2. *Вынужденный покой*, вызванный отсутствием в окружающей среде необходимых условий для ростовых процессов. Как только создаются нормальные условия для роста, вынужденный покой прекращается. Внешним сигналом для перехода растений в состояние вынужденного покоя является уменьшение продолжительности дня.

### Понятие о развитии

*Развитие* – качественные изменения в новообразовании элементов структуры и функций растения и его отдельных частей, возникающие в процессе его онтогенеза, т. е. комплекс последовательных и необратимых изменений жизнедеятельности и структуры растений от его возникновения из оплодотворенной яйцеклетки или вегетативной почки и до естественной смерти. Выделяют пять этапов онтогенеза: *эмбриональный, ювенильный, зрелости, размножения и старости*. На протяжении онтогенеза происходит последовательный процесс закладки и появления новых органов – *органогенез*. Для одно- и двулетних растений в течение индивидуального развития выделяются 12 различных этапов органогенеза.

**Ранние этапы развития высшего растения. Прорастание семян.** Семя прорастает при наличии влаги, благоприятной температуры и хорошей аэрации. Вода необходима для осуществления биохимических процессов, так как семена во время хранения имеют влажность в пределах 10–14 %. Тепло стимулирует начало ростовых процессов, наиболее активное прорастание наблюдается при температурах 25–35 °С, хотя семена многих растений прорастают и при более низких температурах (1–4 °С). Кроме того, тепло определяет скорость биохимических реакций. Воздух необходим для дыхания, так как при прорастании семя интенсивно дышит. Свет не является фактором, абсолютно необходимым для прорастания: у большинства растений семена прорастают в темноте.

Поглощение семенем воды приводит к его сильному набуханию, сопровождающемуся активизацией ферментативной деятельности, способствующей растворению питательных веществ, хранящихся в запасающих тканях.

Из зародыша развивается *проросток*. Сначала растет зародышевый корень, который, прорвав семенную кожуру, выходит на поверхность семени и затем внедряется в почву. Степень развития гипокотыля определяет тип прорастания – подземный или надземный.

При *подземном* прорастании, свойственном, например, семенам дуба, миндаля, гороха, гипокотиль и семядоли остаются в почве, а над ее поверхностью появляется побег, развившийся из почечки. Первые листья побега обычно мелкие, часто почти чешуйчатые (рис. 111, А).

При *надземном* прорастании после выхода зародышевого корня начинается рост гипокотилия, который сначала петлеобразно изгибается, а затем, выпрямляясь, выносит над поверхностью почвы семядоли (рис. 111, Б). Они становятся первыми фотосинтезирующими листьями. Так развиваются проростки клена, огурца, подсолнечника, клецвины и других растений.

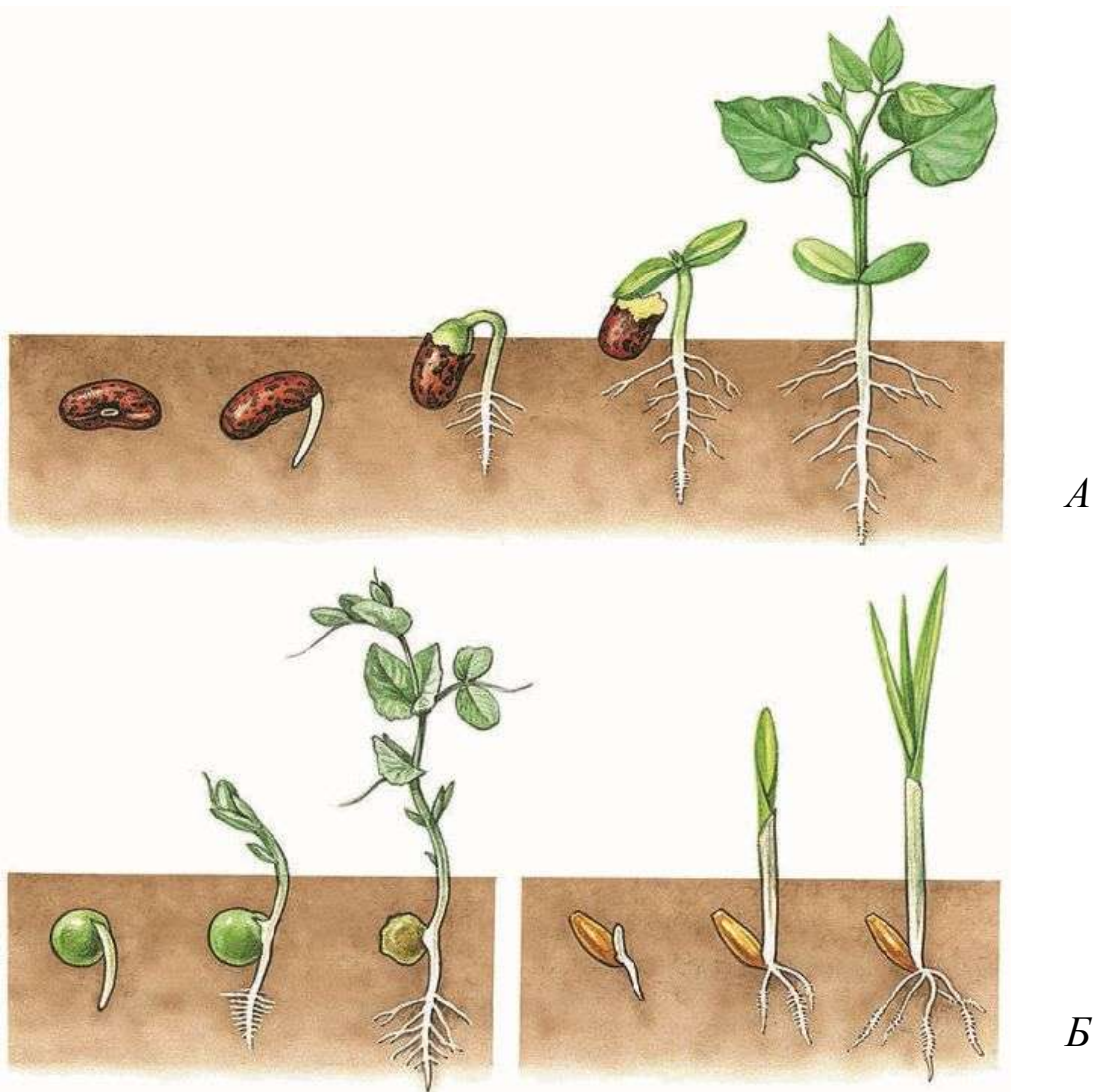


Рисунок 111 – Прорастание семян:  
А – подземное; Б – надземное

Отмеченная последовательность прорастания биологически целесообразна, так как появляющийся в первую очередь корешок не только прикрепляет семя к субстрату, но и снабжает водой с растворенными в ней веществами развивающееся растение.

В отличие от гетеротрофных зародышей, проросток представляет собой самостоятельный организм с гетеротрофным и автотрофным питанием. Гетеротрофен он потому, что для своего развития использует питательные вещества, сосредоточенные в запасающей ткани семени или семядолях, а автотрофен потому, что имеет уже специальные ассимилирующие органы – листья, снабжающие его органическими веществами, и корневую систему, ответственную за минеральное питание.

Корень, развившийся из зародышевого корешка и характеризующийся положительным геотропизмом, называют главным, его ответвления, обычно растущие горизонтально, – боковыми корнями. Корни образуют корневую систему, а стебель, листья и почки – побег.

На корневой шейке, а также на гипокотиле у многих растений рано появляются придаточные корни, увеличивающие мощность корневой системы.

Из почечки зародыша развивается побег, называемый главным. Он заканчивается верхушечной почкой, осуществляющей его нарастание в длину. В стебле различают узлы и междоузлия. Первое междоузлие, находящееся над семядольным узлом, называют *эпикотилем*. В листовых пазухах формируются пазушные почки, из которых впоследствии развиваются боковые побеги. Листья побегов формой и размерами отличаются от семядольных листьев. У большинства растений семядоли рано опадают, но у некоторых растений, например, у кофе, они остаются в течение нескольких лет.

**Влияние условий внешней среды на развитие растительного организма.** Развитие организма обусловлено его генетической программой и может изменяться под влиянием различных внешних условий. В онтогенезе клеткой, тканью, органом или организмом приобретает способность к реализации определенных наследственных свойств, т. е. процессы развития детерминированы. Выбор той или иной стратегии развития организма происходит с помощью фитогормонов. Они репрессируют одни гены и дерепрессируют другие. При этом вначале возникают различные наборы ферментов в разных клет-

ках, т. е. происходит их биохимическая дифференцировка. Последняя является причиной образования физиологической и структурной дифференцировки клеток.

Реакция растений на соотношение длины дня и ночи называется *фотопериодизмом*. Рецептором в фотопериодической реакции является листовая пластинка, которая воспринимает длину дня и ночи с помощью пигмента фитохрома. Это соединение поглощает красный свет, переходит в активное состояние и вызывает образование гормонов в листе. В меристеме под действием притекающих в нее фитогормонов идут изменения, в результате которых начинается процесс закладки цветков.

Кроме заложения цветков, длина фотопериода оказывает влияние на процесс листопада. Растения, которые способны зацвести при продолжительности дня не менее 16–18 часов в сутки, относятся к *длиннодневным*. Из культурных видов длиннодневными растениями являются: пшеница, ячмень, овес, лен, горчица, свекла, шпинат, редис. Растения, которые способны зацвести при длине дня 8–12 часов в сутки, относят к *короткодневным*. К ним принадлежит ряд южных сельскохозяйственных культур: кукуруза, рис, просо, соя, хлопчатник, сорго, сахарный тростник. Если эти виды все время находятся в условиях более длинного дня, то способны только интенсивно расти, формируя вегетативные органы. Им необходим не просто короткий день, а темный период суток определенной продолжительности.

### ***Вопросы для самопроверки***

#### *Размножение растений*

1. Что такое размножение? Какие основные способы размножения вам известны?
2. Какие способы бесполого размножения известны?
3. В чем состоят положительные и отрицательные стороны вегетативного размножения?
4. Чем отличается естественное вегетативное размножение от искусственного? Перечислите основные способы естественного и искусственного вегетативного размножения.
5. Можно ли назвать размножение картофеля клубнями, которое производится человеком, искусственным вегетативным размножением?



6. Какой способ искусственного вегетативного размножения позволяет получить растения с новыми свойствами?
7. Какие способы прививки вы знаете?
8. На чем основан метод культуры тканей? В чем его положительные и отрицательные стороны?
9. Что такое спора? В результате какого процесса возникают споры у высших растений?
10. В чем разница между равноспоровыми и разноспоровыми растениями?
11. Опишите процесс образования спор в спорангиях. Чем отличаются спорангии низших и высших растений?
12. В чем суть полового размножения? Для каких организмов оно характерно?
13. Какова биологическая роль полового процесса? Какие типы полового процесса вам известны?
14. Почему оогамия считается наиболее совершенным типом полового процесса?
15. Опишите строение гаметангиев высших растений.
16. Имеются ли, по вашему мнению, отрицательные стороны у процесса полового размножения?
17. Что такое жизненный цикл? Нарисуйте схему жизненного цикла фукуса, улотрикса, высших растений. Чем различаются жизненные циклы перечисленных организмов?
18. Почему в жизненном цикле всех организмов происходит чередование ядерных фаз?
19. Чем отличаются спорофит и гаметофит?

### *Рост и развитие цветковых растений*

1. Какие фазы выделяют на кривой Сакса?
2. Чем отличаются процессы роста от развития?
3. В чем разница между вынужденным покоем и глубоким?
4. Каковы отличия фитогормонов от ферментов?
5. Какие известны синтетические регуляторы роста? Для чего их используют?
6. Каков механизм фототропизма?
7. Каков механизм настических движений?
8. Чем отличаются растения однолетние от монокарпических?
9. В чем состоит разница между онтогенезом и органогенезом?

10. Какова роль фитохрома в растениях?
11. Что длится дольше у пшеницы: период вегетации или онтогенез?
12. Где сосредоточены у растения процессы роста?
13. Как можно ускорить или затормозить созревание плодов?
14. Почему температура окружающей среды влияет на скорость роста?
15. Как действуют на ростовые процессы качество и интенсивность света?
16. В чем отличия фотонастии от фототропизма?
17. На какие группы делят растения по продолжительности онтогенеза?
18. Чем отличаются растения однолетние от монокарпических?
19. В чем заключается отличие онтогенеза от органогенеза?
20. Чем отличаются яровые растения от озимых?
21. На какие группы подразделяются растения по фотопериодической реакции?
22. Перечислите процессы, характеризующие старение листа.
23. Что такое покой и каковы его причины?
24. Опишите основные этапы прорастания семени.
25. Какие условия необходимы для прорастания семян?

## ПЕРЕЧЕНЬ ЛАБОРАТОРНЫХ РАБОТ И КОНТРОЛЬНЫХ ВОПРОСОВ К НИМ

**Лабораторная работа № 1. Микроскопирование ботанических объектов. Строение и деление растительной клетки. Плазмолиз и деплазмолиз.**

*Цель работы:* ознакомиться с устройством микроскопа и правилами работы в лаборатории ботаники; с основными структурными элементами растительной клетки, освоить методику изготовления временных препаратов.

*Контрольные вопросы:*

Назовите основные части светового микроскопа.

Какие элементы входят в состав механической и осветительной частей микроскопа и каково их значение?

Назовите значение оптической части микроскопа и ее составляющих. Дайте характеристику объективов.

Что такое разрешающая способность микроскопа и каковы способы ее увеличения?

Каков порядок работы с микроскопом?

Каковы правила оформления результатов наблюдений?

Назовите последовательность этапов приготовления временных препаратов.

Какие реактивы используют при окраске растительных образцов?

Назовите основные структурные элементы растительной клетки.

Каковы химический состав и функции гиалоплазмы клетки?

Назовите одномембранные органеллы клетки, охарактеризуйте их строение, основные функции.

Какую роль играют митохондрии в функционировании клетки?

Какие типы пластид вы знаете? Охарактеризуйте их строение и выполняемые функции.

Назовите основные элементы клеточной оболочки, охарактеризуйте их строение, роль в придании механической прочности. Укажите отличительные особенности первичной и вторичной оболочки.

Каково значение плазмодесм и пор в функционировании растительной клетки?

Назовите типы цитоплазматических включений растительной клетки. Охарактеризуйте их локализацию, строение и значение.

Опишите строение клеточного ядра, его локализацию в клетке, морфологическое строение, функции.

Какие типы деления растительной клетки существуют? Дайте определения митоза и мейоза, охарактеризуйте стадии данных типов деления, укажите биологическое значение и место в онтогенезе растения.

### **Лабораторная работа № 2–3. Растительные ткани и их функции.**

*Цель работы:* ознакомиться со строением тканей различных типов.

*Контрольные вопросы:*

У каких растений впервые появилось тканевое строение? Дайте определение растительных тканей.

Какие типы меристем вы знаете? Охарактеризуйте локализацию, строение клеток меристем. Назовите основные типы делений меристематических клеток.

Какие ткани относят к группе основных? Назовите особенности их строения, выполняемые функции, определите локализацию в теле растения.

Назовите основные функции эпидермиса. Укажите типы клеток, входящих в его состав, и выполняемые ими функции. Назовите типы устьичного аппарата.

Опишите строение перидермы и корки, укажите их локализацию, основные функции.

Какие ткани относят к секреторным? Охарактеризуйте наружные и внутренние секреторные ткани.

Какие типы механических тканей вы знаете? Назовите отличительные особенности колленхимы и склеренхимы.

Какова функция проводящих элементов? Какими общими чертами обладают ксилема и флоэма?

Опишите строение трахеальных элементов. Чем отличаются трахеиды и членики сосудов? Почему появление сосудов считается крупным ароморфозом в эволюции растений?

Назовите ткани, входящие в состав ксилемы.

Опишите строение ситовидных элементов. Чем отличаются ситовидные клетки от ситовидных трубок?

Назовите основные этапы формирования ситовидной трубки.

Какую функцию выполняют клетки-спутницы?

Назовите основные типы проводящих пучков.

## **Лабораторная работа № 4–6. Строение и функции вегетативных органов растений.**

*Цель работы:* ознакомиться с морфологическим и анатомическим строением вегетативных органов растений.

*Контрольные вопросы:*

Какие функции выполняет корень?

Назовите и опишите строение зон молодого корня.

Каковы особенности апикального нарастания корня у однодольных и двудольных растений? Укажите гистогены корня и ткани, формируемые ими.

Опишите первичное строение корня. Какую функцию выполняют пояски Каспари?

Назовите основные этапы формирования вторичных элементов в корне.

Опишите вторичное строение корня. Какие ткани относят к вторичной коре? Для каких корней каких растений характерна поликамбиальность?

Какие типы корней вы знаете? Назовите отличительные особенности боковых и придаточных корней.

Что такое корневая система и какие типы систем вам известны?

Какие органы входят в состав побега, и какие функции они выполняют?

Назовите основные типы ветвления побега. Почему симподиальный тип считается эволюционно продвинутым?

Каковы основные функции стебля?

Какие морфологические классификации типов стеблей вам известны?

Опишите первичное строение стебля.

Назовите основные типы стелы высших растений. В каком направлении шла их эволюция?

Какие типы вторичных утолщений стеблей вам известны?

Каковы особенности функционирования камбия древесных растений?

Опишите строение древесины покрытосеменных растений на примере липы.

В чем особенности строения луба древесного растения?

Назовите особенности строения стеблей однодольных растений.

Какие функции выполняет лист?

Назовите основные типы листьев. Для каких растений они характерны?

Какие типы листорасположения существуют?

Чем отличаются друг от друга простые и сложные листья? Назовите основные типы сложных листьев.

Какие признаки положены в основу морфологических классификаций листьев?

Опишите анатомическое строение листа.

Каковы особенности строения эпидермиса растений засушливых мест произрастания?

Назовите различия в строении листа свето- и тенелюбивых растений.

Каково биологическое значение листопада?

**Лабораторная работа № 7–9. Генеративные органы цветковых растений. Размножение, рост и развитие растений.**

*Цель работы:* изучить морфологическое строение генеративных органов растений; ознакомиться с особенностями размножения, роста и развития растений.

*Контрольные вопросы:*

Из каких основных элементов состоит цветок?

Назовите основные морфологические типы цветков.

Каково строение и основные функции частей околоцветника?

Опишите морфологическое и анатомическое строение тычинки. Где происходят процессы микроспорогенеза, формирования мужского гаметофита, микрогаметогенеза у покрытосеменных растений?

Какие типы гинецея вы знаете? Назовите основные части пестика. Какое значение имеет появление завязи в эволюции растений?

Опишите строение семязачатка. Где происходят процессы мегаспорогенеза у покрытосеменных растений? Какое строение имеет женский гаметофит?

Какое биологическое значение имеет двойное оплодотворение у покрытосеменных растений?

Каково биологическое значение соцветий?

Какие признаки используют при классификации соцветий?

Назовите основные типы простых, сложных и составных соцветий.

В чем преимущества перекрестного опыления перед самоопылением? Как приспособляются растения для предотвращения самоопыления?

Какие агенты могут выступать в качестве переносчиков пыльцы?

Чем характеризуются цветки энтомофильных растений?

Опишите строение цветка анемофильного растения.

Из каких основных частей состоит семя покрытосеменного растения? Какие элементы семязачатка участвуют в формировании семени?

Опишите строение зародыша двудольного и однодольного растений.

Какие условия необходимы для прорастания семян?

Что такое покой семян и каковы его причины?

Опишите основные этапы прорастания семени.

Из каких элементов развивается плод покрытосеменных растений и каково его строение?

Какие признаки положены в основу морфологических классификаций плодов?

Назовите основные типы апокарпных, синкарпных, паракарпных и лизикарпных плодов.

Какие способы распространения плодов и семян вам известны?

Понятие «вегетативное размножение». Естественное вегетативное размножение семенных растений специализированными и неспециализированными органами.

Покажите процесс смены ядерных фаз на примере споровых растений. Составьте схему.

Опишите процесс оплодотворения у цветковых. В чем заключается биологическое значение оплодотворения у цветковых по сравнению с таковым у голосеменных?

Заполните таблицу «Сравнительная характеристика органов бесполого и полового размножения семенных растений».

<i>Органы размножения</i>	<i>Голосеменные (на примере сосны)</i>	<i>Покрытосеменные</i>
1. Семязачаток: – расположение; – число покровов; – назначение микропиле; – наличие пыльцевой камеры; – наличие семяножки		
2. Пыльцевое зерно – мужской гаметофит: – оболочки; – количество клеток и их название		
3. Женский гаметофит: – особенности строения		

Что такое диаспора? Приведите примеры вегетативных и генеративных диаспор растений.

## САМОСТОЯТЕЛЬНАЯ РАБОТА

Учебным планом по программе бакалавриата для направления подготовки 35.03.07 «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции» в рамках дисциплины «Ботаника с основами физиологии растений», кроме лекционных и лабораторных занятий, предусмотрена самостоятельная работа студента.

Рабочей программой дисциплины предусмотрены следующие виды контроля: текущий контроль успеваемости в виде тестирований, выполнения контрольных работ, защиты лабораторных работ; и промежуточный контроль в форме экзамена.

Изучаемый материал дисциплины разбит на модули. Освоение каждого модуля завершается проведением тестирования или контрольной работой. При подготовке к занятию обучающемуся следует обратиться к литературе библиотеки ФГБОУ ВО Красноярский ГАУ. При изучении дисциплины недопустимо ограничиваться только лекционным материалом. Ряд тем курса может быть вынесен преподавателем на самостоятельное изучение, с обсуждением соответствующих вопросов на занятиях. Поэтому подготовка к экзамену и групповой работе на занятиях подразумевает самостоятельную работу обучающихся в течение всего семестра по материалам рекомендуемых источников.

### Перечень вопросов для самостоятельного изучения и видов самоподготовки к текущему контролю знаний

Номер модуля и модульной единицы	Перечень рассматриваемых вопросов для самостоятельного изучения и видов самоподготовки к текущему контролю знаний
<b>Модуль 1. Анатомо-морфологические и физиологические особенности растений</b>	
<b>Модульная единица 1.1. <i>Анатомия и физиология растительной клетки</i></b>	<b>Самостоятельное изучение тем и разделов</b> Строение и функции органоидов растительной клетки. Клеточная стенка: химический состав, структурная организация, ультраструктура и физические свойства. Функции и эволюция клеточной стенки. Образование и рост клеточной стенки. Движение гиалоплазмы. Деление клетки. Митоз. Мейоз. Клеточный цикл.
<b>Самоподготовка к текущему контролю знаний</b>	
<b>Тестирование</b>	



<b>Номер модуля и модульной единицы</b>	<b>Перечень рассматриваемых вопросов для самостоятельного изучения и видов самоподготовки к текущему контролю знаний</b>
<b>Модульная единица 1.2. <i>Рас- тительные ткани и их функции</i></b>	<b>Самостоятельное изучение тем и разделов</b> Эволюция проводящих тканей
	<b>Самоподготовка к текущему контролю знаний</b>
	<b>Тестирование</b>
<b>Модульная единица 1.3. <i>Строение и функции вегетативных органов растений</i></b>	<b>Самостоятельное изучение тем и разделов</b> Эволюция развития вегетативных органов. Поглощение воды растениями. Транспирация и ее регулирование растением. Почва как источник минеральных элементов. Минеральное питание растений. Органогенные элементы, зольные элементы (макро- и микроэлементы), их физиологическая роль. Фотосинтез как основа продуктивности сельскохозяйственных культур
	<b>Самоподготовка к текущему контролю знаний</b>
	<b>Тестирование</b>
<b>Модульная единица 1.4. <i>Размножение, рост и развитие растений</i></b>	<b>Самостоятельное изучение тем и разделов</b> Физиология вегетативного размножения. Чередование ядерных фаз в жизненном цикле. Опыление. Оплодотворение. Двойное оплодотворение покрытосеменных. Физиология формирования плодов и семян. Влияние факторов на урожай. Покой. Типы покоя. Тропизмы. Насии
	<b>Самоподготовка к текущему контролю знаний</b>
	<b>Тестирование</b>

Самостоятельная работа рекомендуется в следующих формах: организация и использование электронного курса дисциплины, размещенного на платформе LMS Moodle для СРС; работа над теоретическим материалом, прочитанным на лекциях; самостоятельное изучение отдельных разделов дисциплины; подготовка к лабораторным занятиям; выполнение домашних заданий; подготовка к выполнению контрольных работ; выполнение контрольных заданий при самостоятельном изучении дисциплины; самотестирование по контрольным вопросам (тестам).

## ТЕСТОВЫЕ ЗАДАНИЯ

### Анатомия и физиология растительной клетки

1. К первичным производным протопласта относится:

- а) вакуоль с клеточным соком;
- б) экскреторные вещества;
- в) лейкопласты;
- г) цитоплазма.

2. Основу клеточной стенки составляют:

- а) целлюлоза;
- б) суберин;
- в) пектиновые вещества;
- г) лигнин.

3. Хлоропласты – это пластиды:

- а) бесцветные;
- б) зеленые;
- в) желтые;
- г) оранжевые.

4. Формы растительных клеток:

- а) перциклические;
- б) паренхимные;
- в) нервные;
- г) униполярные.

5. Движение цитоплазмы:

- а) хаотичное;
- б) струйчатое;
- в) нутации;
- г) настии.

6. Процесс поступления воды в клетку через полупроницаемую мембрану:

- а) осмос;
- б) фотосинтез;
- в) тургор;
- г) плазмолиз.

7. В растительной клетке крахмал откладывается:

- а) в хромопластах;
- б) лейкопластах;
- в) хлоропластах;
- г) цитоплазме.

8. В вакуолях соли кальция откладываются в виде:

- а) рафидов;
- б) друз;
- в) цитокинов;
- г) цистолитов.

9. К одномембранным органеллам клетки относятся:

- а) ядро;
- б) митохондрии;
- в) пластиды;
- г) лизосомы.

10. Цитоплазма в клетке:

- а) выполняет защитную функцию;
- б) участвует в делении клетки;
- в) придает клетке форму;
- г) осуществляет связь между частями клетки.

11. Лизосомы образуются:

- а) в ядре;
- б) эндоплазматической сети;
- в) комплексе Гольджи;
- г) рибосомах.

12. Митохондрии принимают участие в процессе:

- а) фотосинтеза;
- б) дыхания;
- в) запаса жиров;
- г) запаса углеводов.

13. Дополните предложение:

\_\_\_\_\_ является поверхностной мембраной, которая отграничивает мезоплазму от клеточной стенки.

14. Дополните предложение:

\_\_\_\_\_ является внутренним слоем цитоплазмы, который отграничивает мезоплазму от клеточного сока.

15. Дополните предложение:

При \_\_\_\_\_ происходит пропитывание стенок клеток жироподобным веществом кутином.

16. Дополните предложение:

Стенки клеток могут пропитываться минеральными солями, чаще всего карбонатом кальция и \_\_\_\_\_.

17. Дополните предложение:

Одревеснение наблюдается в стенках клеток растений при пропитывании их особым веществом \_\_\_\_\_.

18. Дополните предложение:

При опробковении стенки клеток пропитываются особым веществом \_\_\_\_\_.

19. Дополните предложение:

\_\_\_\_\_ оказывают влияние на сложные химические процессы, происходящие в клетке, и действуют как специфические катализаторы.

20. Дополните предложение:

Клетка теряет состояние тургора при недостаточном количестве в ней воды, при этом цитоплазма постепенно начинает отходить от клеточной стенки, содержимое ее сильно сжимается и образует внутри клетки небольшой комочек, в котором находится ядро, пластиды и другие части клетки, такое состояние клетки носит название \_\_\_\_\_.

21. Дополните предложение:

Хлоропласт имеет \_\_\_\_\_ мембранную оболочку, которая отделяет его от цитоплазмы.

22. Дополните предложение:

\_\_\_\_\_ являются сложными органическими соединениями, в состав которых входит глюкоза и несхаранная часть.

23. Дополните предложение:

Фитонциды – летучие органические вещества растений, обладающие выраженным \_\_\_\_\_ действием.

24. Дополните предложение:

В виде сплошной бесцветной пленки \_\_\_\_\_ покрывает листья и молодые стебли, встречается на частях цветка, плодах и препятствует испарению влаги с поверхности эпидермы.

25. Дополните предложение:

При \_\_\_\_\_ клеточные оболочки поглощают большое количество воды и сильно разбухают.

26. Дополните предложение:

При \_\_\_\_\_ стенки клеток пропитываются особым веществом – суберином.

27. Дополните предложение:

При \_\_\_\_\_ стенки растительных клеток пропитываются особым веществом – лигнином.

28. Дополните предложение:

При \_\_\_\_\_ стенки растительных клеток пропитываются карбонатом кальция и кремнеземом.

29. Дополните предложение:

Давление растянутой стенки клетки на ее содержимое называется \_\_\_\_\_.

30. Дополните предложение:

Часть клеток растения остается все время в меристематическом состоянии и называется \_\_\_\_\_ клетками.

31. Установите соответствие:

- а) Морфология растений      1. Раздел ботаники, изучающий строение растений на уровне тканей и клеток, закономерности развития и размещения тканей в отдельных органах.

- |                         |   |
|-------------------------|---|
| б) Анатомия растений    | 2. Раздел ботаники, наука о закономерностях строения и процессах формообразования растений. |
| в) Физиология растений  | 3. Раздел ботаники, изучающий функциональную активность растительных организмов.            |
| г) Систематика растений | 4. Раздел ботаники, занимающийся естественной классификацией растений.                      |

32. Установите соответствие:

- |                |   |
|----------------|---|
| а) Автотрофы   | 1. Организмы, способные преобразовывать энергию света в энергию химических связей, используемую затем для синтеза органических веществ из неорганических.   |
| б) Фототрофы   | 2. Организмы, получающие энергию в результате окислительно-восстановительных реакций, в которых они окисляют химические соединения, богатые энергией.   |
| в) Хемотрофы   | 3. Организмы, синтезирующие органические вещества из неорганических.  |
| г) Гетеротрофы | 4. Организмы, которые не способны синтезировать органические вещества из неорганических путем фотосинтеза или хемосинтеза. Для синтеза органических веществ им требуются экзогенные органические вещества, то есть произведенные другими организмами. |

33. Установите соответствие:

- |                                     |  |
|-------------------------------------|--|
| а) Тубус микроскопа                 | 1. Осветитель, состоящий из двух, трех линз в металлическом цилиндре.                      |
| б) Конденсор микроскопа             | 2. Перемещает тубус на сравнительно большие расстояния (см), видимые невооруженным глазом. |
| в) Макрометрический винт микроскопа | 3. Полый цилиндр, в который сверху вставляется окуляр, а снизу объектив.                   |
| г) Подставка                        | 4. Основание микроскопа.   |

### 34. Установите соответствие:

- |                |  |
|----------------|--|
| а) Тонопласт   | 1. Однородная бесструктурная гиалоплазма, в которой находятся и взаимодействуют между собой все органоиды. |
| б) Плазмалемма | 2. Наружная мембрана, отграничивающая цитоплазму от клеточной стенки.                                      |
| в) Протопласт  | 3. Внутренняя мембрана, соприкасающаяся с вакуолью.  |
| г) Мезоплазма  | 4. Все живое содержимое клетки.  |

### 35. Установите соответствие:

- |                |  |
|----------------|--|
| а) Митохондрия | 1. Окруженная мембраной клеточная органелла, в полости которой поддерживается кислая среда и находится множество растворимых гидролитических ферментов, отвечает за внутриклеточное переваривание макромолекул.                    |
| б) Вакуоль     | 2. Играет роль энергетической станции клеток, где протекают процессы окислительного фосфорилирования (ферментативного окисления различных веществ с последующим накоплением энергии в виде молекул аденозинтрифосфата – АТФ).      |
| в) Хлоропласт  | 3. Структура, в которой осуществляются фотосинтетические процессы, приводящие в конечном итоге к связыванию углекислоты, к выделению кислорода и синтезу сахаров.  |
| г) Лизосома    | 4. Одномембранный органоид, содержащийся в некоторых эукариотических клетках, регулирующий водно-солевой обмен, поддерживающий тургорное давление, накапливающий низкомолекулярные водорастворимые метаболиты и запасные вещества. |

### 36. Установите соответствие:

- |                 |  |
|-----------------|--|
| а) Одревеснение | 1. Отложения с внутренней стороны клеточной стенки гидрофобных полимеров суберина и воска. |
| б) Опробковение | 2. Клеточная стенка пропитывается веществом лигнином.                                      |

- в) Кутинизация 3. Стенки клеток пропитываются солями: карбонатом кальция и кремнеземом.
- г) Минерализация 4. Отложение на клеточной стенке воска чередующимися слоями в виде пленки.

### 37. Установите соответствие:

- а) Брахисклереиды 1. Звездчатой формы клетки, часто встречающиеся в листьях двудольных.
- б) Остеосклереиды 2. Ветвистые тонкостенные клетки, напоминающие волоски растений, ответвления которых проникают в межклеточное пространство.
- в) Трихосклереиды 3. Короткие каменистые изодиаметрические клетки, напоминающие по форме паренхимные, широко распространены в коре, лубе и сердцевине стеблей.
- г) Астросклереиды 4. По форме напоминают трубчатую кость, присутствуют в листьях многих двудольных и семенной кожуре.

### 38. Установите соответствие:

- а) Кристаллы оксалата кальция 1. Жидкие или летучие вещества, продуцируемые растениями и обладающие бактерицидным, антифунгальным и протистоцидным действием.
- б) Танины 2. Белки, входящие в состав цитоплазмы, ядра и пластид, составляющие основу протопласта, и являются конституционными.
- в) Алейроновые зерна 3. Дубильные вещества, вяжущие на вкус, обладающие бактерицидным действием, используются для лечения желудочно-кишечных заболеваний.
- г) Фитонциды 4. В зависимости от формы бывают: одиночные призматические, друзы, рафиды, являются важным диагностическим признаком, по которому можно определить лекарственное сырье.



39. Установите соответствие:

- |                |   |
|----------------|---|
| а) Ядро        | 1. Двумембранная энергетическая органелла клетки, содержащая большое количество ферментов, в особенности тех, при помощи которых происходит дыхание клеток. |
| б) Лизосома    | 2. Двумембранная наследственная органелла клетки, содержащая ДНК.   |
| в) Рибосома    | 3. Одномембранная органелла клетки, содержащая ферменты, способные расщеплять органические вещества.  |
| г) Митохондрия | 4. Немембранные органеллы, являющиеся центром синтеза белка.  |

### **Растительные ткани и их функции**

1. Образовательные ткани (меристемы) обладают способностью:

- а) к активному делению клеток;
- б) транспорту органических веществ;
- в) транспорту воды и минеральных солей;
- г) газообмену и транспирации.

2. К первичным меристемам относятся:

- а) перидерма;
- б) феллоген;
- в) камбий;
- г) верхушечные меристемы.

3. Механические ткани выполняют следующие функции:

- а) проводят воду и растворимые минеральные вещества;
- б) проводят органические вещества;
- в) придают прочность органам растений;
- г) обеспечивают сопротивление динамическим нагрузкам.

4. К механическим тканям относятся:

- а) колленхима;
- б) паренхима;
- в) корка;
- г) ксилема.

5. Клетки колленхимы:

- а) живые;
- б) мертвые;
- в) содержат масла;
- г) тонкостенные.

6. Растительная ткань, участвующая в процессе испарения:

- а) механическая;
- б) покровная;
- в) основная;
- г) образовательная.

7. В царство растений объединяют организмы, способные создавать органические вещества из неорганических с использованием энергии:

- а) тепловой;
- б) солнечной;
- в) механической;
- г) химической.

8. Роль, которую играет камбий в жизни древесного растения:

- а) переносит питательные вещества;
- б) способствует росту стебля в толщину;
- в) защищает стебель от повреждений;
- г) придает стеблю прочность и упругость.

9. К системе образовательных тканей относятся (отметить лишнее):

- а) интеркалярная меристема;
- б) латеральная меристема;
- в) терапевтическая меристема;
- г) апикальная меристема.

10. Компонент, относящийся к вторичной покровной ткани:

- а) устьичные аппараты;
- б) кутикула;
- в) пробка;
- г) волоски.

11. Отметьте гистологические элементы, отсутствующие в ксилеме:

- а) сосуды;
- б) трахеиды;
- в) ситовидные трубки;
- г) древесинная паренхима.

12. Пробковый камбий – феллоген – однослойная вторичная образовательная ткань, которая образует:

- а) наружу – клетки феллодермы, внутрь – клетки феллемы;
- б) наружу – клетки эпидермы, внутрь – клетки паренхимы;
- в) наружу – клетки феллемы, внутрь – клетки феллодермы;
- г) наружу – клетки перидермы, внутрь – клетки феллодермы.

13. Комплекс тканей, присущий только вторичному строению стебля:

- а) флоэма;
- б) ксилема;
- в) перидерма;
- г) закрытый пучок.

14. Эпидерма имеет:

- а) плотно прилегающие друг к другу хлорофиллоносные клетки;
- б) включает сосуды и трахеиды;
- в) включает ситовидные трубки;
- г) имеет устьица и чечевички.

15. Образование перидермы происходит при возникновении ткани:

- а) феллемы;
- б) феллодермы;
- в) камбия;
- г) феллогена.

16. По характеру утолщения клеточных стенок различают два типа колленхимы:

- а) ксилемная и экстраксиллярная;
- б) периваскулярная и флоэмная;
- в) макросклерейдная и трихосклерейдная;
- г) уголковая и пластинчатая.

17. Клетки-спутницы, имеющие ферменты, сопровождают:

- а) ситовидные трубки;
- б) трахеиды;
- в) сосуды;
- г) ксилему.

18. Тип выделительной ткани – вместилища выделений по происхождению, образующийся на месте межклеточного пространства:

- а) лизигенное вместилище;
- б) млечники;
- в) схизогенное вместилище;
- г) сосудисто-волокнистый пучок.

19. Древесина прилегает к лубу лишь с одной стороны, такой тип сосудисто-волокнистого пучка называется:

- а) концентрический;
- б) коллатеральный;
- в) биколлатеральный;
- г) радиальный.

20. Склерейды, имеющие удлиненную палочкообразную форму, встречающиеся в семенах бобовых растений (классификация К. Эзау):

- а) астросклерейды;
- б) трихосклерейды;
- в) остеосклерейды;
- г) макросклерейды.

21. Склерейды, имеющие ветвистые, тонкостенные, напоминающие волоски растений, ответвления которых проникают в межклеточные пространства (классификация К. Эзау):

- а) трихосклерейды;
- б) брахисклерейды;
- в) остеосклерейды;
- г) макросклерейды.

22. Меристемы по происхождению вторичные, расположенные в осевых органах растений:

- а) интеркалярные;
- б) апикальные;
- в) латеральные;
- г) раневые.

23. Либриформ – древесинные волокна, относятся к ткани:

- а) образовательной;
- б) механической;
- в) проводящей;
- г) покровной.

24. Ритидом древесных растений:

- а) колленхима;
- б) корка;
- в) чечевички;
- г) паренхима.

25. Восходящий ток веществ от корня к осевым органам растения проходит:

- а) по ксилеме;
- б) флоэме;
- в) ситовидным трубкам;
- г) млечникам.

26. Склерейды, имеющие паренхимную форму и короткие изодиаметрические клетки (классификация К. Эзау):

- а) трихосклерейды;
- б) астросклерейды;
- в) макросклерейды;
- г) брахисклерейды.

27. Нисходящий ток веществ от осевых органов растений к корням растения проходит:

- а) по ксилеме;
- б) флоэме;
- в) сосудам;
- г) трахеидам.

28. Столбчатый и губчатый мезофилл листьев растения:

- а) проводящая ткань;
- б) паренхимная ткань;
- в) выделительная ткань;
- г) механическая ткань.

29. Дополните предложение:

Главной функцией \_\_\_\_\_ ткани является активное деление клеток.

30. Дополните предложение:

\_\_\_\_\_ слой клеток, который расположен между первичной корой и проводящими тканями.

31. Дополните предложение:

\_\_\_\_\_ покрывает все части однолетних растений и молодые побеги многолетних древесных растений с весны до осени текущего года.

32. Дополните предложение:

Восходящий ток воды с растворенными в ней минеральными солями проходит по \_\_\_\_\_ части сосудисто-волокнистого пучка.

33. Дополните предложение:

Нисходящий ток воды с органическими веществами проходит по \_\_\_\_\_ части сосудисто-волокнистого пучка.

34. Дополните предложение:

В \_\_\_\_\_ сосудисто-волокнистом пучке ксилема прилегает к флоэме лишь с одной стороны.

35. Дополните предложение:

В \_\_\_\_\_ сосудисто-волокнистом пучке флоэма прилегает с обеих сторон к ксилеме.

36. Дополните предложение:

\_\_\_\_\_ вместилища выстланы изнутри разрушенными клетками и возникают в результате растворения группы клеток, в которых накапливаются экскреторные вещества в виде капель.

37. Дополните предложение:

Млечный сок – \_\_\_\_\_, представляет собой непрозрачную жидкость, образующуюся в нечленистых млечных трубках.

38. Дополните предложение:

Клетка-спутница является своеобразной кладовой \_\_\_\_\_, которые через поры выделяются в членик ситовидной трубки и стимулируют передвижение органических веществ по ним.

39. Установите соответствие:

- |                             |  |
|-----------------------------|--|
| а) Латеральные меристемы    | 1. Обеспечивают рост побегов и корней в длину.   |
| б) Апоикальные меристемы    | 2. Обуславливают нарастание стеблей и корней в толщину.  |
| в) Интеркалярные меристемы  | 3. Образуют защитный слой каллюс.  |
| г) Травматические меристемы | 4. Обеспечивают рост участков у основания стеблевых междоузлий между зонами дифференцированных тканей. |

40. Установите соответствие:

- |                |  |
|----------------|--|
| а) Перидерма   | 1. Либриформ, коровые, периваскулярные и флоэмные. |
| б) Меристема   | 2. Сосуды и трахеиды.                              |
| в) Склеренхима | 3. Пробка, феллоген и феллодерма.                  |
| г) Ксилема     | 4. Интеркалярные, латеральные, апоикальные.        |

41. Установите соответствие:

- |                           |  |
|---------------------------|--|
| а) Биколлатеральный пучок | 1. Проводящая ткань одного типа полностью окружает проводящую ткань другого типа.                                      |
| б) Коллатеральный пучок   | 2. Флоэмные и ксилемные участки чередуются, причем центральная часть принадлежит ксилеме и располагается в виде лучей. |
| в) Радиальный пучок       | 3. Флоэма прилегает с двух сторон к ксилеме.   |

- г) Концентрический пучок 4. Ксилема прилегает к флоэме лишь с одной стороны, причем пучок расположен так, что ксилема в нем обращена к центру, а флоэма наружу.

42. Установите соответствие:

- а) Проводящая ткань 1. Представлена колленхимой, склеренхимой, склереидами.
- б) Паренхимная ткань 2. Представлена млечниками и тканями наружной и внутренней секреции.
- в) Выделительная ткань 3. Представлена ситовидными трубками, сосудами и трахеидами.
- г) Механическая ткань 4. Представлена хлорофиллоносными клетками правильной формы.

43. Установите соответствие:

- а) Проводящая ткань 1. Укрепляет стебли в пространстве.
- б) Паренхимная ткань 2. Осуществляет связь между корнями и листьями и наоборот.
- в) Меристематическая ткань 3. В запас откладываются питательные вещества.
- г) Арматурная ткань 4. Обеспечивает рост стебля в длину и толщину.

44. Установите соответствие:

- а) Механическая ткань 1. Ксилема, флоэма.
- б) Выделительная ткань 2. Эпидерма, перидерма.
- в) Покровная ткань 3. Лизигенное и схизогенное вместилища.
- г) Проводящая ткань 4. Колленхима, склеренхима, склереиды.



## **Вегетативные органы высших растений. Строение и функции**

1. К метаморфозам побегов относятся:

- а) корнеплоды, корнеклубни;
- б) корневища, клубни;
- в) микориза;
- г) азотофиксирующие клубеньки.

2. Типы корней:

- а) мочковатые;
- б) стержневые;
- в) главный, боковые;
- г) придаточные.

3. Побегом называют:

- а) часть стебля;
- б) почки и листья;
- в) стебель, с листьями и почками;
- г) цветок.

4. Расположение почек на стебле:

- а) листовые;
- б) верхушечные, боковые;
- в) цветочные;
- г) тычиночные.

5. Функция листовой пластинки:

- а) придает окраску растениям;
- б) поддерживает растение в пространстве;
- в) автотрофная ассимиляция;
- г) орган защиты.

6. Видоизменение, к которому относят клубнелуковицу:

- а) корень;
- б) стебель;
- в) лист;
- г) цветок.

7. Метаморфозы корня:

- а) луковица, усы;
- б) клубни, усики;
- в) корнеплоды, микориза;
- г) корневища, клубнелуковицы.

8. Типы корневых систем:

- а) главный;
- б) мочковатые, стержневые;
- в) боковые;
- г) придаточные.

9. «Ловчие аппараты» относятся к видоизменениям:

- а) корня;
- б) стебля;
- в) листа;
- г) цветка.

10. К вегетативным органам относят:

- а) цветок, плод;
- б) корень, стебель, лист;
- в) лепестки и тычинки;
- г) чашелистики и пестики.

11. Конус нарастания корня защищен:

- а) зоной роста;
- б) зоной всасывания;
- в) корневым чехликом;
- г) зоной проведения.

12. Бактериальные клубеньки на корнях бобовых способны служить в качестве:

- а) органов, защищающих растение от болезнетворных бактерий;
- б) дополнительного источника химически связанного азота;
- в) органов, увеличивающих ассимиляционную поверхность тела растения;
- г) органов вегетативного размножения растений.

13. Совокупность стебля, листьев и почек:

- а) побег;
- б) вегетативная ось;
- в) генеративная ось;
- г) стебель.

14. Лист выполняет следующие функции:

- а) закладка цветочных почек и плодоношения;
- б) закоривание растения в почве и выделение избытка органических веществ;
- в) автотрофная ассимиляция, транспирация и газообмен;
- г) осуществление полового размножения с оплодотворением и партеногенезом.

15. Листорасположение, при котором в каждом узле находится по два листа:

- а) очередное;
- б) мутовчатое;
- в) супротивное;
- г) прикорневая розетка.

16. Листорасположение, при котором в каждом узле находится более двух листьев:

- а) очередное;
- б) мутовчатое;
- в) супротивное;
- г) многорядное.

17. Корневые волоски обеспечивают:

- а) рост корня в толщину;
- б) рост корня в длину;
- в) защиту корня от соприкосновения с почвой;
- г) поглощение воды и минеральных солей из почвы.

18. Функция, отсутствующая у листьев растений:

- а) образование органических веществ;
- б) испарение воды;
- в) поглощение воды и минеральных солей;
- г) поглощение кислорода и углекислого газа.

19. Дополните предложение:

По форме различают два типа корневой системы – \_\_\_\_\_ и мочковатую.

20. Дополните предложение:

У растений из семейства бобовых на корнях развиваются \_\_\_\_\_, которые способны усваивать азот из воздуха.

21. Дополните предложение:

Корни многих травянистых и древесных растений образуют с \_\_\_\_\_ симбиоз, который полезен для обоих компонентов и носит название «микориза».

22. Дополните предложение:

\_\_\_\_\_ называется стебель с расположенными на нем листьями и почками.

23. Дополните предложение:

В стебле первичного строения различают следующие части: покровную ткань, \_\_\_\_\_, центральный осевой цилиндр.

24. Дополните предложение:

Вторичная образовательная ткань называется \_\_\_\_\_.

25. Дополните предложение:

Если в узле расположено по три листа или более, то такое листовое расположение на стебле называется \_\_\_\_\_.

26. Дополните предложение:

Ловчие аппараты встречаются у \_\_\_\_\_ растений.

27. Дополните предложение:

В мякоти листа различают два типа паренхимной ткани – столбчатая и \_\_\_\_\_ паренхима.

28. Дополните предложение:

Клетки губчатой паренхимы расположены рыхло, между ними имеются межклеточные пространства, что обеспечивает процесс \_\_\_\_\_ между внешней и внутренней средой листа.

29. Дополните предложение:

Клетки \_\_\_\_\_ паренхимы листа плотно прилегают друг к другу и содержат большое количество хлоропластов.

30. Установите соответствие:

- |                             |   |
|-----------------------------|---|
| а) Формы листовых пластинок | 1. Тупая, острая, заостренная, остроко-<br>нечная.            |
| б) Формы верхушки листа     | 2. Овальная, продолговатая, линейная,<br>округлая.            |
| в) Формы края листа         | 3. Клиновидное, сердцевидное, закруг-<br>ленное, копьевидное. |
| г) Формы основания листа    | 4. Зубчатый, пильчатый, городчатый,<br>выемчатый.             |

31. Установите соответствие:

- |   |   |
|---|---|
| а) Анатомическое строение стеб-<br>ля однодольного травянистого<br>растения | 1. Ризодерма, экзодерма, паренхима,<br>эндодерма, перицикл, флоэма и ксиле-<br>ма.                          |
| б) Анатомическое строение стеб-<br>ля двудольных травянистых рас-<br>тений  | 2. Эпидерма, столбчатый мезофилл,<br>губчатый мезофилл, сосуристо-<br>волокнистый пучок.                    |
| в) Анатомическая структура пер-<br>вичного строения корня                   | 3. Эпидерма, кора, камбий, сосуристо-<br>волокнистый пучок открытого<br>типа, сердцевинный луч, сердцевина. |
| г) Анатомическая структура лис-<br>товой пластинки                          | 4. Эпидерма, склеренхима, основная<br>паренхимная ткань, сосуристо-<br>волокнистый пучок закрытого типа.    |

32. Установите соответствие:

- |                                  |  |
|----------------------------------|--|
| а) Корневая зона погло-<br>щения | 1. Предохраняет делящиеся клетки корневой<br>меристемы от разрушения.  |
| б) Корневой чехлик               | 2. Клетки вытягиваются в длину, увеличива-<br>ются в размерах, в них появляются вакуоли.                                   |
| в) Зона боковых корней           | 3. Поверхность корня в этой зоне густо по-<br>крыта корневыми волосками, которые явля-<br>ются выростами клеток ризодермы. |

г) Корневая зона роста 4. В этом участке извлеченная корневыми волосками из почвы вода с минеральными солями передвигается от корня вверх по стеблю к осевым органам растения.

### 33. Установите соответствие:

- |                       |   |
|-----------------------|---|
| а) Корневые клубеньки | 1. Корни многих травянистых и древесных растений образуют с грибами симбиоз, который полезен для обоих компонентов. |
| б) Корнеплоды         | 2. Симбиоз азотфиксирующих бактерий с корнями бобовых растений, что приводит к образованию наростов.                |
| в) Корнеклубни        | 3. Отложение питательных веществ в главном корне, за счет чего он сильно утолщается и изменяет форму.               |
| г) Микориза           | 4. Отложение ассимиляционного крахмала в придаточных или боковых корнях.  |

### 34. Установите соответствие:

- |                  |  |
|------------------|--|
| а) Узел          | 1. Стебель с листьями и почками.                             |
| б) Пазуха листа  | 2. Располагаются в пазухах листьев у семенных растений.      |
| в) Боковые почки | 3. Угол между листом и идущим вверх от него участком стебля. |
| г) Побег         | 4. Участок стебля, несущий лист.                             |

### 35. Установите соответствие:

- |                        |  |
|------------------------|--|
| а) Спиральное          | 1. Листорасположение, в узле по три или более листа.                               |
| б) Супротивное         | 2. Листорасположение, все листья расположены в нижней части на укороченном стебле. |
| в) Мутовчатое          | 3. Листорасположение, в каждом узле только один лист.                              |
| г) Прикорневая розетка | 4. Листорасположение, в узле по два листа на противоположных сторонах.             |

36. Установите соответствие:

- |                          |   |
|--------------------------|---|
| а) Кактус (Cactaceae)    | 1. Прилистники видоизменились в колючки.    |
| б) Акация (Acacia)       | 2. Листья видоизменились в ловчие аппараты. |
| в) Горох (Pisum sativum) | 3. Листья видоизменились в колючки.         |
| г) Росянка (Drosera)     | 4. Листья видоизменились в усики.           |

37. Установите соответствие:

- |                                |  |
|--------------------------------|--|
| а) Столбчатый мезофилл         | 1. Поставляет минеральные соли и транспортирует ассимиляционный крахмал. |
| б) Колленхима и склеренхима    | 2. Ассимиляционная функция.  |
| в) Губчатый мезофилл           | 3. Газообмен и транспирация.   |
| г) Сосудисто-волокнистый пучок | 4. Придает прочность листу.  |

### **Генеративные органы цветковых растений**

1. Андроцей состоит:

- а) из рыльца, завязи и столбика;
- б) количества тычинок;
- в) количества плодолистиков в пестике;
- г) пыльника, тычиночной нити.

2. Гинецей состоит:

- а) из рыльца, завязи и столбика;
- б) количества тычинок;
- в) количества плодолистиков в пестике;
- г) пыльника, тычиночной нити.

3. Укажите, к каким соцветиям относится колос:

- а) простое неопределенное;
- б) сложное неопределенное;
- в) определенное;
- г) простое определенное.

4. Растения, которые называются двудомными:  
а) мужские цветки на одном растении;  
б) женские цветки на одном растении;  
в) мужские и женские раздельнополые цветки на одном растении;  
г) мужские и женские раздельнополые цветки на разных растениях.

5. Плод ягода относится к плодам:

- а) ложным;
- б) сочным;
- в) односемянным;
- г) сухим.

6. Пестик состоит:

- а) из пыльника, тычиночной нити;
- б) рыльца, столбика, завязи;
- в) околоцветника, прилистников;
- г) столбика, завязи, прилистников.

7. К сухим раскрывающимся плодам относятся:

- а) семянка, зерновка, орех;
- б) костянка, ягода;
- в) крылатка, тыква;
- г) стручок, боб, коробочка.

8. Зародыш с запасом питательных веществ входит в состав:

- а) споры;
- б) семени;
- в) почки;
- г) заростка.

9. Сросшиеся в трубочку прилистники называются:

- а) листовым влагалищем;
- б) раструбом;
- в) черешками;
- г) листовой пластинкой.



10. К сухим невскрывающимся плодам относится:

- а) стручок, листовка, коробочка;
- б) орех, семянка, зерновка;
- в) боб, стручочек;
- г) тыква, померанец.

11. Растения, которые называются однодомными:

- а) мужские цветки на одном растении;
- б) женские цветки на одном растении;
- в) мужские и женские раздельнополые цветки на одном растении;
- г) мужские и женские раздельнополые цветки на разных растениях.

12. Развилья относится к соцветию:

- а) неопределенному;
- б) определенному;
- в) простому неопределенному;
- г) сложному определенному.

13. Односемянной плод с сочным мезокарпием:

- а) ягода;
- б) яблоко;
- в) сочная костянка;
- г) земляника.

14. Репродуктивные части цветка включают:

- а) андроцей и гинецей;
- б) околоцветник и прилистники;
- в) чашечку и венчик;
- г) околоцветник, чашечку и венчик.

15. Пестик в процессе эволюции возник в результате смыкания и срастания:

- а) тычиночных нитей;
- б) базальных частей чашелистиков;
- в) краев плодолистика;
- г) базальных частей лепестков.

16. Цветок:

- а) видоизмененный побег;
- б) яркий венчик;
- в) околоцветник;
- г) часть стебля.

17. Главные части цветка:

- а) лепестки и чашелистики;
- б) пестик и тычинки;
- в) цветоножка и цветоложе;
- г) столбик и рыльце.

18. Плод образуется:

- а) из тычинки;
- б) пестика;
- в) завязи пестика;
- г) рыльца пестика.

19. Плодом нельзя назвать:

- а) боб;
- б) клубень картофеля;
- в) ягоду;
- г) стручок.

20. Пыльца цветковых растений формируется:

- а) в семязачатке;
- б) рыльце пестика;
- в) тычинках;
- г) завязи пестика.

21. Плод покрытосеменных образуется:

- а) из семязачатков;
- б) завязи пестика;
- в) околоплодника;
- г) пыльцевых зерен.

22. Запасные вещества семени кукурузы находятся:

- а) в эндосперме;
- б) семядоле;

- в) зародышевом побеге;
- г) зародышевом корне;

23. Дополните предложение:

Совокупность \_\_\_\_\_ в цветке носит название андроцей.

24. Дополните предложение:

Совокупность плодолистиков в \_\_\_\_\_ носит название гинецей.

25. Дополните предложение:

Пыльник снаружи покрыт однослойной \_\_\_\_\_, под которой расположен фиброзный слой.

26. Дополните предложение:

В пыльнике имеется \_\_\_\_\_ гнезда, где и развивается пыльца.

27. Дополните предложение:

Среди \_\_\_\_\_ венчиков встречаются: колокольчатый, воронковидный, трубчатый.

28. Дополните предложение:

Среди цветков, имеющих \_\_\_\_\_ венчик, часто встречаются следующие формы: двугубый, язычковый, мотыльковый.

29. Установите соответствие:

- |            |  |
|------------|--|
| а) Кисть   | 1. Главная ось сильно укорочена, цветки имеют цветоножки почти одинаковой длины и прикрепляются к верхушке главной оси почти в одной точке. Расходятся цветки лучами в разные стороны. |
| б) Колос   | 2. Соцветие с укороченной и булавовидной, расширенной вверх осью. Цветки сидячие или на коротких цветоножках.  |
| в) Зонтик  | 3. Цветки к главной оси прикрепляются в очередном порядке при помощи цветоножек более или менее одинаковой длины.  |
| г) Головка | 4. Сидячие цветки прикреплены к главной оси.   |

30. Установите соответствие:

- |                  |                                |
|------------------|--------------------------------|
| а) Анемофильные  | 1. Насекомоопыляемые растения. |
| б) Энтомофильные | 2. Водоопыляемые растения.     |
| в) Орнитофильные | 3. Ветроопыляемые растения.    |
| г) Гидрофильные  | 4. Птицеопыляемые растения.    |

31. Установите соответствие:

- |                         |  |
|-------------------------|--|
| а) Андроцей             | 1. Цветок правильной формы.              |
| б) Гинецей              | 2. Совокупность плодолистиков в пестике. |
| в) Зигоморфный венчик   | 3. Цветок неправильной формы.            |
| г) Актиноморфный венчик | 4. Совокупность тычинок в цветке.        |

32. Установите соответствие:

- |            |               |
|------------|---------------|
| а) Чашечка | 1. Corolla    |
| б) Пестик  | 2. Calix      |
| в) Тычинки | 3. Gynoecium  |
| г) Венчик  | 4. Androceum. |

33. Установите соответствие:

- |   |                               |
|---|-------------------------------|
| а) Крылатка, орешек, зерновка             | 1. Плоды сочные.              |
| б) Стручок, боб, коробочка                | 2. Плоды сухие односемянные.  |
| в) Костянка, тыква, померанец             | 3. Плоды сухие многосемянные. |
| г) Многолистровка, многоорешек, земляника | 4. Сложные (сборные) плоды.   |

## Размножение, рост и развитие растений

1. Рост растений происходит благодаря делению, росту и дифференциации клеток ткани:

- а) покровной;
- б) механической;
- в) фотосинтезирующей;
- г) образовательной.

2. В процессе дыхания растения обеспечиваются:

- а) энергией;
- б) водой;
- в) органическими веществами;
- г) минеральными веществами.

3. В процессе жизнедеятельности растения используют органические вещества, которые они:

- а) поглощают из воздуха;
- б) всасывают из почвы;
- в) получают от других организмов;
- г) создают в процессе фотосинтеза.

4. На развитие растений используется энергия, которую организм получает в результате:

- а) роста и деления клеток;
- б) транспорта воды и минеральных веществ;
- в) расщепления органических веществ, при дыхании;
- г) поглощения веществ из окружающей среды.

5. К фитогормонам – стимуляторам роста относятся следующие вещества:

- а) цитокинин;
- б) витамин;
- в) абсцизин;
- г) ауксин;
- д) проламин.

6. Дополните предложение:

Физиологическое состояние растений, когда видимый рост не происходит по причине отсутствия в окружающей среде необходимых условий для ростовых процессов, называется \_\_\_\_\_ покоем.

7. Внешним сигналом для перехода растений (умеренной зоны) в состояние покоя являются:

- а) длительные осадки;
- б) продолжительность дня;
- в) активность солнца;
- г) фаза луны;
- д) расположение звезд на небе.

8. Отрицательным геотропизмом обладает:

- а) боковой корень;
- б) центральный осевой корень;
- в) центральный побег;
- г) боковой побег;
- д) черешок листа.

9. Гибберелловая кислота относится к классу биологически активных веществ:

- а) витамины;
- б) фитогормоны;
- в) коферменты;
- г) апоферменты;
- д) ферменты.

10. Движение всего организма в пространстве под действием раздражителя относят:

- а) к тропизмам;
- б) настиям;
- в) таксисам;
- г) локомоторным движениям;
- д) периодизмам.

11. Рост стеблей растений подавляет обработка:

- а) десикантами;
- б) дефолиантами;

- в) ретардантами;
- г) гиббереллином;
- д) калийной селитрой.

12. Способность клетки, органа, организма воспринимать индуцирующее воздействие и специфически реагировать на него изменением развития называется:

- а) компетенция;
- б) компиляция;
- в) координация;
- г) корреляция;
- д) осцилляция.

13. Растения, которые плодоносят только один раз в жизни, а затем умирают, называются:

- а) однодомные;
- б) короткодневные;
- в) двудомные;
- г) монокарпические.

14. Движения органов относительно оси неподвижно прикрепленных растений под действием равномерно и ненаправленно изменяющихся во времени факторов относятся:

- а) к тропизмам;
- б) таксисам;
- в) настиям;
- г) периодизмам;
- д) локомоторным движениям.

15. Полный комплекс последовательных и необратимых изменений жизнедеятельности и структуры растений от зиготы до естественной смерти называется:

- а) онтогенез;
- б) морфогенез;
- в) вегетационный период;
- г) гаметогенез.

16. В фотопериодических реакциях растений активно участвует пигмент:

- а) хлорофилл;
- б) лютеин;
- в) каротин;
- г) фитохром;
- д) антоциан.

17. Применение азотных удобрений в конце вегетации у овощных культур приведет:

- а) к уменьшению концентрации сахаров в биомассе;
- б) увеличению концентрации сахаров в биомассе;
- в) снижению содержания крахмала в биомассе;
- г) повышению содержания нитратов в биомассе;
- д) повышению содержания крахмала в биомассе.

18. Если обрезать кончик главного корня, то вследствие этой хирургической операции:

- а) рост всего корня прекратится;
- б) корень погибнет;
- в) начнут расти боковые и придаточные корни;
- г) все растение погибнет;
- д) растение выживет, но будет ослаблено.

19. Абсцизовая кислота относится к классу биологически активных веществ:

- а) витамины;
- б) фитогормоны;
- в) коферменты;
- г) апоферменты;
- д) ферменты.

20. Для процесса прорастания семян необходимы следующие внешние условия:

- а) свет, тепло, кислород;
- б) вода, свет, кислород; тепло, вода, кислород;
- в) тепло, свет, вода;
- г) только вода и кислород.



21. К физиологически активным веществам, которые применяют для борьбы с сорняками, относятся:

- а) фунгициды;
- б) фитонциды;
- в) гербициды;
- г) инсектициды;
- д) антибиотики.

22. Реакция растений на соотношение продолжительности дня и ночи, которая вызывает изменение процессов роста и развития и связана с приспособлением к сезонным вариациям внешних условий, называется:

- а) фототропизмом;
- б) фотонастией;
- в) фотопериодизмом;
- г) фототаксисом;
- д) термопериодизмом.

23. Выдерживание семян труднопрорастающих древесных пород во влажном торфе, песке, мхе при температурах 1–5 °С или под снегом с целью ускорения их прорастания называется:

- а) скарификацией;
- б) выгонкой;
- в) стратификацией;
- г) сеникацией;
- д) регенерацией.

24. Фитогормоны – это химические вещества, которые:

- а) запускают цепь физиологических реакций;
- б) ускоряют течение какой-либо одной химической реакции;
- в) ингибируют течение какой-либо одной химической реакции;
- г) понижают растворимость неорганических веществ в клеточном соке;
- д) повышают растворимость органических веществ в клеточном соке.

25. Распространение зачатков растений ветром:

- а) анемохория;
- б) эпизохория;
- в) эндозоохория.

26. Адаптации растений к анемохории:

- а) наличие на семенах и плодах аэродинамических приспособлений;
- б) наличие у плодов и семян приспособлений, позволяющих прикрепляться к шерсти животных;
- в) крупные семена и плоды.

27. Перенос пыльцы птицами, использующими для питания нектар:

- а) энтомофилия;
- б) хироптерофилия;
- в) орнитофилия.

28. Опыление растений насекомыми:

- а) энтомофилия;
- б) хироптерофилия;
- в) орнитофилия.

29. Семена и плоды, разносимые на поверхности тела животных и имеющие соответствующие приспособления для закрепления и удержания:

- а) эпизоохорные;
- б) эндозоохорные;
- в) синзоохорные.

30. Семена и плоды с сочным околоплодником, поедаемые птицами и животными:

- а) эпизоохорные;
- б) эндозоохорные;
- в) синзоохорные.

## ВОПРОСЫ ДЛЯ ПОДГОТОВКИ К ЭКЗАМЕНУ

1. Ботаника – наука о растениях и растительном покрове земли. Разделы ботаники, методы.
2. Физиология растений как наука (предмет, задачи, методы).
3. Клетка как основная структурная единица живой материи. Форма и размеры растительных клеток, отличие от животных клеток.
4. Понятие о протопласте и его производных. Основные оргanelлы клетки, их строение, функции.
5. Значение дыхания в жизнедеятельности растений.
6. Пассивный и активный транспорт веществ через мембрану. Мембранные переносчики.
7. Состояние и активность воды в клетке.
8. Ядро, его строение и функции. Деление клетки, роль ядра в этом процессе.
9. Запасные вещества клетки.
10. Понятие о растительных тканях, их классификация.
11. Морфологические особенности строения образовательных и покровных тканей, расположение.
12. Строение, функции проводящих и механических тканей.
13. Основные и выделительные ткани, функции и значение.
14. Зависимость дыхания растительных тканей от внешних факторов (температура, влажность, концентрация кислорода и углекислоты) и возраста.
15. Общие закономерности строения вегетативных органов.
16. Морфологическое строение корня, классификация корневых систем.
17. Влияние внутренних и внешних факторов на поглотительную деятельность корневой системы.
18. Особенности анатомического строения корней одно- и двудольных растений.
19. Видоизменения корней. Корнеплоды, значение их в жизни растений и в природе.
20. Поглощение минеральных веществ корнями растений.
21. Роль в жизни растений азота, калия, фосфора и их усвояемые формы.
22. Роль в жизни растений кальция, магния, серы и их усвояемые формы.
23. Понятие о побеге. Развитие побега из семени.

24. Почки, их строение и классификация.
25. Стебель, его функции. Способы ветвления. Метаморфозы.
26. Особенности анатомического строения стеблей одно-, двудольных растений.
27. Лист, его функции. Форма, величина, расположение листьев. Жилкование.
28. Транспирация как физиологический процесс. Факторы, определяющие ее величину.
29. Лист как орган фотосинтеза. Строение хлоропластов.
30. Световая фаза фотосинтеза.
31. Темновая фаза фотосинтеза. Цикл Кальвина.
32. Особенности фотосинтеза у  $C_3$ - и  $C_4$ -растений.
33. Фотосинтез по типу толстянковых.
34. Зависимость фотосинтеза от внешних и внутренних факторов.
35. Анатомическое строение листьев однодольных и двудольных травянистых растений. Строение хвои сосны.
36. Основные видоизменения стеблей и листьев.
37. Влияние экологических факторов на рост и развитие вегетативных органов.
38. Биологическое значение бесполого и полового размножения. Понятие о чередовании поколений.
39. Вегетативное размножение, его значение для использования в сельском хозяйстве.
40. Влияние почвенно-климатических условий на химический состав сельскохозяйственных растений.
41. Понятие о росте растений. Принципы регуляции роста.
42. Влияние параметров окружающей среды (температура, свет, влажность, минеральное питание и др.) на рост растений. Значения оптимумов основных внешних факторов.
43. Природа различных тропизмов и их значение для растений.
44. Понятие о развитии растений. Принципы регуляции развития.
45. Способы и практические приемы ускорения созревания плодов.
46. Влияние внутренних факторов и условий внешней среды на качество плодов и семян.
47. Пути улучшения питательной ценности и качественного состава белков, липидов, углеводов.
48. Изменение качества урожая сельскохозяйственных культур в зависимости от условий минерального питания.

49. Влияние природно-климатических факторов и погодных условий на качество урожая культурных растений.
50. Систематика, ее разделы, задачи и история.
51. Основные таксоны и сущность бинарной номенклатуры.
52. Особенности филогенетических систем растений.
53. Общая характеристика представителей Ц. Дробянки. Бактерии, их классификация.
54. Общая характеристика Ц. Грибы. Классификация.
55. Особенности строения и размножения лишайников. Значение лишайников в народном хозяйстве.
56. Понятие о водорослях, их происхождении, местообитании. Планктон и бентос.
57. Особенности строения клеток водорослей разных отделов. Способы размножения. Использование в хозяйственной практике.
58. Происхождение и пути развития высших растений, классификация.
59. Отличие высших растений от низших. Среда обитания и практическое значение.
60. Характеристика Отдела Моховидные. Понятие о гаметофите и спорофите (на примере мха Кукушкин лен).
61. Характеристика Отдела Плауновидные.
62. Характеристика Отдела Хвощевидные.
63. Характеристика Отдела Папоротниковидные.
64. Возникновение и биологическое преимущество семенных растений.
65. Характеристика Отдела Голосеменные, происхождение и классификация.
66. Характерные особенности растений Отдела Покрытосеменные.
67. Происхождение, эволюция и строение цветка.
68. Соцветия, их биологическая роль. Типы соцветий.
69. Цветение и опыление растений. Биологический смысл двойного оплодотворения.
70. Развитие и строение семени. Типы семян.
71. Классификация плодов, их значение и использование в процессе переработки сельскохозяйственной продукции.
72. Сравнительная характеристика Класса Двудольных и Однодольных растений.
73. Флористические Царства Земли. Понятие о флористическом районировании Земли.

74. Учение об экологических факторах, их классификация.
75. Классификация жизненных форм растений, их эволюция.
76. Защитно-приспособительные реакции растений в ответ на действие повреждающих факторов.
77. Нарушение физиологических процессов у растений при засухе и совместном действии недостатка влаги и высокой температуры.
78. Адаптация растений к недостатку влаги в почве.
79. Физиологические и анатомо-морфологические особенности засухоустойчивых растений.
80. Приспособление растений к засолению. Типы галофитов.

## ТЕРМИНОЛОГИЧЕСКИЙ СЛОВАРЬ

**АБАКСИАЛЬНАЯ ПОВЕРХНОСТЬ** – нижняя поверхность листового органа (пластинки, черешка).

**АБСЦИЗОВАЯ КИСЛОТА (АБК)** – фитогормон терпеноидной природы, тормозящий все процессы роста, вызывающий покой у семян и почек, приводящий к закрыванию устьиц, способствующий улучшению водного баланса растений в условиях засухи. Синтез АБК является одной из самых ранних ответных реакций растений на водный дефицит. Поскольку абсцизовая кислота образуется при воздействии неблагоприятных экологических факторов, ее называют гормоном стресса.

**АВТОГАМИЯ** – самоопыление и самооплодотворение у высших растений, состоящее в попадании пыльцы на рыльце того же цветка и в последующем слиянии половых клеток (гамет), принадлежащих одному и тому же растению.

**АВТОТРОФНОСТЬ** – способность зеленых растений и сине-зеленых водорослей (в процессе фотосинтеза) и некоторых бактерий (в процессе хемосинтеза) создавать органические вещества из неорганических – углекислоты, воды и минеральных солей.

**АВТОХОРИЯ** – распространение диаспор (плодов, семян, спор и вегетативных частей растений) с помощью приспособления самого растения, без воздействия внешних агентов.

**АДАКСИАЛЬНАЯ ПОВЕРХНОСТЬ** – верхняя поверхность уплощенного органа (напр., листа).

**АДВЕНТИВНЫЕ ОРГАНЫ** – придаточные органы, происходящие не из эмбриональных тканей точки роста, а из более старых частей растения и развивающиеся в необычных местах (напр., придаточные почки на корнях, листьях, стеблях).

**АДДИТИВНОСТЬ ИОНОВ** – тип взаимодействия минеральных элементов с растением, при котором общее влияние смеси минеральных элементов в питательном растворе равно сумме действия каждого отдельного элемента.

**АЗОТ** – минеральный элемент, который необходим растениям в наибольшем количестве. Растения поглощают азот из почвы в форме аниона  $\text{NO}_3^-$  и катиона  $\text{NH}_4^+$ . Азот входит в состав важнейших для жизни растений химических соединений – белков, нуклеиновых кислот, хлорофилла. Недостаток азота в первую очередь тормозит рост побегов и листовой поверхности. Поскольку этот элемент относится к

реутилизируемым, т. е. повторно используемым, его дефицит приводит к хлорозу листьев нижнего яруса. Окраска листовых пластинок вначале становится бледно-зеленой, затем желтой, иногда местами красновато-фиолетовой, и листья начинают засыхать.

**АКВАПОРИНЫ** – специальные встроенные в мембраны белки, образующие в липидном бислое селективные для воды каналы, которые облегчают процесс трансмембранного передвижения воды в клетках. Транспортная активность аквапоринов регулируется посредством их фосфорилирования. Эти мембранные белки подразделяются на аквапорины плазмалеммы и аквапорины тонопласта.

**АКРОПЕТАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ** – развитие боковых побегов или других частей осевых органов растения от основания к верхушке, при котором молодые структуры расположены ближе к ней, а старые – к основанию.

**АКТИВНОСТЬ ВОДЫ** – способность воды совершать работу, например, выступать в качестве растворителя или агента гидролитической диссоциации. Чем выше содержание в клетке связанной (химически, физически) воды, тем ниже показатель ее активности. Максимальная активность характерна для дистиллированной воды.

**АКТИВНЫЙ ТРАНСПОРТ** – процесс переноса химических веществ через биологическую мембрану против концентрационного градиента, происходящий с затратой метаболической энергии. Примером активного транспорта веществ является поглощение корневыми волосками из почвенного раствора основных элементов минерального питания растений.

**АКТИНОМОРФНЫЙ ЦВЕТОК** – правильный цветок, через который можно провести несколько плоскостей симметрии.

**АКТИНОСТЕЛА** – тип строения осевого цилиндра с древесной, расположенной в виде звезды (на поперечном разрезе), между лучами которой имеются участки луба. Встречается у плаунов, папоротников.

**АЛЕЙРОНОВЫЕ ЗЕРНА** – твердые отложения запасных белков в клетках эндосперма злаков или семядолях других растений, используемые зародышем при прорастании семян.

**АЛЛОГАМИЯ** – опыление одного цветка пыльцой другого того же или другого индивидуума. Термин объединяет понятия гейтеногамии и ксеногамии.

**АМФИВАЗАЛЬНЫЕ ПРОВОДЯЩИЕ ПУЧКИ** – концентрические проводящие пучки, в которых ксилема окружает флоэму.



**АМФИМИКСИС** – обычный, широко распространенный тип полового процесса, при котором происходит слияние (копуляция) двух неродственных половых клеток (гамет), происходящих от двух особей. У цветковых растений амфимиксис происходит в форме двойного оплодотворения.

**АНАТРОПНЫЙ СЕМЯЗАЧАТОК** – семязачаток, обращенный своим микропиле к семенной ножке (напр., у представителей сем. *Violaceae*, *Euphorbiaceae* и др.).

**АНЕМОФИЛИЯ** – ветроопыление, приспособленность растений к перекрестному опылению с помощью ветра.

**АНЕМОХОРЫ** – растения, семена, споры и др., зачатки которых распространяются воздушными течениями.

**АНИЗОТРОПНЫЕ ПОБЕГИ** – побеги, изменяющие направление роста в процессе своего развития (напр., от плагиотропного к ортотропному).

**АНИЗОФИЛИЯ** – различие в форме, величине, структуре листьев, сидящих на одном и том же узле побега (при супротивном или мутовчатом расположении). Свойственна главным образом тропическим растениям.

**АНТАГОНИЗМ ИОНОВ** – случай взаимодействия минеральных элементов с растением, когда физиологический эффект влияния смеси солей меньше, чем эффект от действия каждой соли, взятой в отдельности. Например, к ионам, оказывающим антагонистическое действие на растения, относятся калий и кальций.

**АНТЕРИДИЙ** – мужской половой орган водорослей, мхов, папоротников, хвощей, плаунов, в котором образуются мужские половые клетки, чаще всего сперматозоиды.

**АНТИКЛИНАЛЬНОЕ ДЕЛЕНИЕ** – деление клеток с образованием перегородок, перпендикулярных к поверхности конуса нарастания. При этом происходит увеличение числа поверхностных клеток и их площади.

**АНТИКЛИНАЛЬНЫЙ** – перпендикулярный к поверхности.

**АНТИПОДЫ** – клетки в халазальном конце зародышевого мешка покрытосеменных растений, противоположном тому концу, где находится яйцеклетка.

**АНТИПОРТ** – процесс одновременного транспорта через биологическую мембрану двух химических веществ в противоположных направлениях.

**АНТРОПОХОРИЯ** – распространение плодов и семян растений при участии человека.

**АПЕКС** – верхушка стебля или кончик корня, где расположена апикальная меристема.

**АПИКАЛЬНАЯ МЕРИСТЕМА** – см. *Верхушечная меристема*.

**АПИКАЛЬНОЕ ДОМИНИРОВАНИЕ** – торможение роста боковых побегов или корней под влиянием верхушки побега (корня). Тормозящее действие верхушечной почки на рост боковых почек может выражаться: полным подавлением ветвления, замедлением роста боковых побегов, подавлением вертикального роста боковых побегов. Так, если верхушку главного побега у сосны или ели удалить, то из верхней пазушной почки возникает побег, растущий вертикально.

**АПОГАМИЯ** – развитие зародыша без оплодотворения из синергиды или антиподы.

**АПОКАРПНЫЙ ГИНЕЦЕЙ** – гинецей, состоящий из нескольких свободных пестиков.

**АПОМИКСИС** – развитие нового организма, не сопровождающееся половым процессом.

**АПОПЛАСТ** – совокупность взаимосвязанной системы всех клеточных стенок и межклетников, по которым осуществляется свободная диффузия веществ.

**АПОСПОРИЯ** – развитие зародыша из клеток нуцеллуса или интегументов.

**АППОЗИЦИЯ** – процесс роста клеточной стенки в толщину за счет последовательного наложения ее новых слоев с внутренней стороны клетки.

**АРИЛЛУС** – крупные выросты, развивающиеся вокруг семени; способствуют его распространению с помощью птиц, поедающих семена с такими яркоокрашенными лопастями.

**АРМАТУРНЫЕ ТКАНИ** – см. *механические ткани*

**АРХЕГОНИЙ** – многоклеточный женский половой орган мохообразных, папоротникообразных и голосеменных растений.

**АРХЕСПОРИЙ** – специальная образовательная ткань (меристема), возникающая в спорангиях мхов и папоротникообразных растений, или группа клеток (в семязачатках цветковых растений – одна клетка), из которых в результате редукционного деления образуются споры (у цветковых растений – пыльца и материнские клетки зародышевого мешка).

**АРХИТЕКТОНИКА РАСТЕНИЙ** – внешний облик, пространственное расположение органов, форма растений или фитоценоза. Она характеризуется рядом морфологических параметров, важнейшие из которых: высота растений, количество и площадь поверхности фитоэлементов (междоузлий, листьев и др.) на стебле, углы наклона листовых пластинок, наличие боковых побегов. Архитектоника растений имеет важное значение для эффективного улавливания ими лучистой энергии. К примеру, у высокопродуктивных зерновых культур листья на стебле снизу вверх располагаются под все уменьшающимся углом и в плотном фитоценозе не затеняют друг друга.

**АССИМИЛЯЦИОННАЯ ТКАНЬ** – см. *Хлоренхима*.

**АССИМИЛЯЦИОННОЕ ЧИСЛО** – отношение количества поглощенного в результате фотосинтеза углекислого газа листом (растением) к количеству хлорофилла, содержащемуся в этом листе (растении).

**АСТРОСКЛЕРЕИДЫ** – склереиды ветвистой или звездчатой формы, имеющие многочисленные длинные отростки, обычно заостренные.

**АТАКТОСТЕЛЬ** – тип осевого цилиндра однодольных и некоторых двудольных растений, состоящий из множества проводящих пучков, которые равномерно распределены по поперечному сечению стебля.

**АТРИХОБЛАСТЫ** – поверхностные клетки молодого участка корня, из которых не образуются корневые волоски.

**АУКСИНЫ** – группа фитогормонов преимущественно индольной природы: индолилуксусная кислота и ее производные. Эти гормоны активируют рост отрезков колеоптилей, стеблей и корней, вызывают тропические изгибы, а также стимулируют образование корней у черенков растений. Кроме того, к физиологическому действию ауксинов относится усиление поступления воды в клетки, положительное влияние на скорость фотосинтеза и дыхания, аттрагирующее действие и др. Индолилуксусная кислота может переходить в неактивное состояние, например, в случае образования комплексов с моно- и дисахаридами, аминокислотами и другими химическими веществами. При распаде таких комплексов ее активность быстро восстанавливается.

**АЭРЕНХИМА** – воздухоносная ткань у водных и болотных растений, характеризующаяся наличием большого числа межклетников. Состоит из тонкостенных паренхимных или звездчатых клеток,

образующих перемишки между более-менее крупными воздушными полостями.

**АЭРОПОНИКА** – бессубстратный метод выращивания растений, когда корни находятся во влажном воздушном пространстве. При этом обеспечение водой и минеральными элементами растений происходит путем периодического опрыскивания питательным раствором корней.

**БАЗАЛЬНЫЙ** – 1. Относящийся к основанию, расположенный у основания, обращенный к нему. 2. Морфологически нижний.

**БАРОХОРИЯ** – распространение плодов и семян под влиянием силы тяжести, без участия других факторов.

**БЕЛКИ-ПЕРЕНОСЧИКИ** – транспортные мембранные белки, имеющие специальные участки для связывания переносимого через мембрану химического вещества. Соединение белка-переносчика с транспортируемой молекулой или ионом осуществляется по принципу комплементарности, аналогично тому, как фермент связывается с субстратом в процессе химической реакции. Белки-переносчики обратимо изменяют свою пространственную структуру и открывают участки для связывания переносимой молекулы или иона то с одной стороны мембраны, то с другой. На осуществление указанного процесса изменения конформации белка-переносчика в большинстве случаев затрачивается метаболическая энергия.

**БЕСПОЛОЕ ПОКОЛЕНИЕ** (спорофит) – одно из двух поколений растений, на котором образуются споры – органы бесполого размножения.

**БЕСПОЛОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ** – процесс воссоздания новых организмов без участия половых клеток и оплодотворения.

**БИОМОРФА, ЭКОБИОМОРФА** – см. *Жизненная форма*.

**БИОСИНТЕЗ** – совокупность ферментативных реакций в клетке, приводящих к образованию определенного вещества. Как правило, при этом происходит процесс химического восстановления соединений.

**БИОСИНТЕЗ БЕЛКА** – процесс, состоящий из активации аминокислоты за счет энергии АТФ, взаимодействия ее с конкретной транспортной РНК, перемещения в рибосому образовавшегося комплекса тРНК-аминокислота, последующей трансляции и процессинга полипептидной цепи. В растениях существует дополнительный путь образования разнообразных белков, который выполняется с помощью транспептидаз. Эти ферменты переносят пептиды от одной белковой

молекулы к другой. При этом синтезируются новые белки, но последовательность аминокислот у них сохраняется от молекул-доноров, которые синтезировались ранее на рибосомах. В итоге образуются новые белки без значительных затрат метаболической энергии и материала – сложных химических структур (полисом, молекул РНК). При помощи транспептидаз в растениях образуются некоторые запасные белки.

**БИОЭЛЕКТРИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ** – электрический заряд клетки, поддерживаемый активным транспортом ионов через биологические мембраны. Разность потенциалов (электрические поля) между отдельными клетками, тканями, органами растения создается различной величиной электрического заряда соответствующих клеток (органов). Разность электрических потенциалов между протопластом растительной клетки и внешней средой может колебаться от 50 до 200 мВ. Обычно по отношению к наружной поверхности клетки протопласт заряжен отрицательно.

**БИСЛОЙ МЕМБРАН** – упорядоченный двойной слой молекул фосфолипидов, гидрофобные группы которых направлены друг к другу, т. е. внутрь бислоя, а полярные (гидрофильные) – обращены наружу, в водный раствор. Бимолекулярные слои липидов составляют основу всех клеточных мембран. Главное свойство липидного бислоя заключается в его текучести. Липиды способны находиться в жидкокристаллическом состоянии или состоянии геля. В последнем случае могут затормозиться или даже вовсе остановиться процессы трансмембранного переноса веществ, а также снизиться активность ферментов, структурно связанных с мембраной. Способность липидного слоя сохранять текучесть при действии стрессоров зависит от его химического состава.

**БОБ** – одногнездный плод, образованный одним плодолистиком и раскрывающийся по двум швам, без перегородок внутри, реже – односемянный плод, без швов. Характерен для бобовых.

**БОКОВАЯ ПОЧКА** (пазушная почка) – почка, развивающаяся сбоку побега, в пазухе стеблевого листа.

**БОКОВЫЕ КОРНИ** – корни, развивающиеся сбоку главного корня (боковые корни первого порядка) или сбоку придаточных корней и боковых корней первого порядка (боковые корни второго и последующих порядков).

**БОКОВЫЕ МЕРИСТЕМЫ** – меристемы, расположенные цилиндрическим слоем между корой и древесиной стебля и корней у двудольных растений, обуславливающие рост их в толщину.

**БОЛЬШОЙ ПЕРИОД РОСТА** – закономерность, описывающая во времени ростовой процесс, т. е. кривая изменения длины, объема и массы клетки, ткани, органа, целого организма или популяции растений. Рост растения и его отдельных органов происходит неравномерно: скорость этого процесса увеличивается сначала медленно, затем все быстрее и быстрее, достигает максимального значения и постепенно уменьшается. Кривая носит универсальный S-образный характер, на ней различают следующие отдельные участки: фазу очень медленного роста (лаг-фазу, начальную), фазу ускоренного роста (логарифмическую, экспоненциальную), фазу замедления роста и стационарную фазу (выход на плато).

**БОР** – незаменимый для жизнедеятельности микроэлемент. В растениях он может находиться в свободной форме или в виде комплексов с органическими соединениями. Большая часть этого элемента связана с полисахаридами клеточной стенки. Дефицит бора в растениях в первую очередь сказывается на процессах формирования репродуктивных органов, созревания семян и плодоношения. В этом минеральном элементе особенно нуждаются двудольные растения. Поскольку бор относится к нереутилизируемым элементам, его недостаток сказывается в молодых тканях: отмирают конусы нарастания и подавляется рост корней.

**БОТРИЧЕСКОЕ СОЦВЕТИЕ** – соцветие с моноподиальным ветвлением и зацветанием в восходящем порядке, поэтому верхние цветки самые молодые. При этом главная ось заканчивает свой рост нескоро, число боковых ветвей неопределенное. Сюда относятся кисть, щиток, колос, початок, сережка, зонтик, головка, корзинка.

**БРАХИБЛАСТЫ** – укороченные побеги. Обычно у древесных растений.

**БРАХИСКЛЕРЕИДЫ** – склереиды, имеющие форму, близкую к изодиаметрической, и расположенные обычно в виде массивов или отдельных групп. Образуют каменистую ткань скорлупы ореха, желудя, косточек сливы, твердые скопления в плодах айвы.

**ВАЙЯ** – лист папоротника.

**ВАКУОЛЬ** – органелла, крупное образование в центре клетки, окруженное специфической мембраной тонопластом. У взрослой клетки вакуоль может занимать до 90% ее объема. Эта органелла яв-

ляется осмотическим резервуаром, содержащим различные водорастворимые химические вещества (неорганические ионы, низкомолекулярные белки, сахара, кислоты, пигменты и др.). В ней накапливаются продукты обмена веществ, от которых освобождается цитоплазма (при старении клетки или при действии стрессора). Кроме этого, вакуоль служит огромным депо, в котором хранится резерв, запас ценных питательных веществ, например, сахароза, белки. Высокая концентрация клеточного сока создает необходимый градиент водного потенциала для осуществления процесса поступления воды в клетку. По мере роста клетки вакуоль постепенно возникает из цистерн эндоплазматического ретикулума.

**ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ** – размножение растений неполовым (бесполом) путем, при котором новый организм образуется из отдельных участков тела материнской особи.

**ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ** – органы, выполняющие функции, поддерживающие индивидуальную жизнь растения и служащие прежде всего для его питания и роста (корень, стебель, лист), а также для вегетативного размножения.

**ВЕГЕТАЦИОННО-КЛИМАТИЧЕСКИЕ УСТАНОВКИ** – оборудование для создания контролируемых условий внешней среды (величины облученности, значения температуры, уровня влажности, концентрации углекислоты и др.) при выращивании растений. К ним относятся климатические камеры, вегетационные шкафы, установки ускоренного выращивания растений, которые, как правило, имеются на вооружении крупных селекционных центров, НИИ биологического профиля и обязательно входят в состав фитотронных комплексов.

**ВЕГЕТАЦИОННЫЙ МЕТОД** – способ выращивания растений в искусственных условиях в специальных вегетационных сосудах. Если сосуды заполнены почвой, то это почвенная культура; если в них находится песок, то такой способ выращивания называется песчаной культурой; при использовании в сосудах только растворов получается водная культура. Обычно в сосуды вносят определенные удобрения или особые питательные смеси, включающие необходимые макро- и микроэлементы.

**ВЕГЕТАЦИОННЫЙ ПЕРИОД** – часть онтогенеза, временной промежуток, в течение которого растение проходит полный цикл развития. Этот период длится от посева семян до созревания растений (как правило, в фазе технической спелости).

**ВЕЛАМЕН** – особая ткань на поверхности воздушных корней некоторых тропических растений-эпифитов (орхидных и ароидных), обладающая способностью всасывать и конденсировать дождевую воду и росу.

**ВЕРХУШЕЧНАЯ МЕРИСТЕМА** – меристема, находящаяся на окончаниях (верхушках) главных и боковых стеблей, а также на окончаниях многочисленных корней.

**ВЕРХУШЕЧНАЯ ПОЧКА** – почка, образующаяся на верхушке побега и представляющая собой зачаток нового побега как продолжение главной оси.

**ВЕТРООПЫЛЕНИЕ** – см. *Анемофилия*.

**ВИСЛОПЛОДНИК** – см. *Двусемянка*.

**ВМЕСТИЛИЩА ВЫДЕЛЕНИЙ** – специфические пространства в тканях растений, в которых образуются и находятся конечные продукты обмена веществ (напр., смолы и эфирные масла).

**ВОДНЫЕ КАНАЛЫ** – см. *Аквапорины*.

**ВОДНЫЙ ДЕФИЦИТ** – степень ненасыщенности растительных тканей (обычно листьев) водой, разность между содержанием воды в полностью тургесцентной ткани и ее содержанием в данное время. Этот физиологический показатель выражается в процентах от максимального содержания воды в ткани. Водный дефицит появляется в то время, когда выход водяных паров из листьев существенно превосходит по интенсивности поглощение влаги корневой системой. В ночной период при отсутствии транспирации и активной работе нижнего концевое двигателя водного тока рассматриваемый дефицит, как правило, исчезает. Не покрываемый к утру водный дефицит при отсутствии восстановления водного баланса растения называется остаточным водным дефицитом. Значение водного дефицита растительной ткани, при котором еще не происходит негативного воздействия на процессы жизнедеятельности, составляет 15–20 процентов.

**ВОДНЫЙ ОБМЕН** – процессы, складывающиеся из поглощения воды корневой системой, ее транспорта, распределения по растению и выделения воды за счет транспирации или гуттации. Характер водообмена обусловлен состоянием воды в клетках (тканях) и параметрами внешней среды.

**ВОДНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ** – свободная энергия молекул воды, мера активности воды в клетке, ткани, любой содержащей воду среде. Условно потенциал чистой воды равен нулю. Водный потенциал любого водного раствора является отрицательной величиной, так как



присутствие растворенного вещества понижает свободную энергию молекул воды. Водный потенциал клетки, ткани представляет собой сумму осмотического потенциала, потенциала давления, гравитационного потенциала и потенциала набухания (матричного потенциала). Градиент водного потенциала между клеткой и окружающим пространством создает движущую силу потока воды через мембрану. Водный потенциал выражается в единицах давления – атмосферах, барах, Паскалях. Значения водного потенциала травянистых растений составляют: для корневых систем – 100–200 кПа; для листьев – 400–600 кПа.

**ВОДНЫЙ РЕЖИМ** – см. *Водный обмен*.

**ВОДОУДЕРЖИВАЮЩАЯ СПОСОБНОСТЬ** – величина, которая характеризуется скоростью потери влаги отделенным побегом или листом. На нее влияет физическое вододержание цитоплазмы клеток, анатомическое строение кутикулы эпидермиса, степень открытия устьиц.

**ВОСПРИЯТИЕ СИГНАЛА КЛЕТКОЙ** – слаженный много-ступенчатый процесс, определенная последовательность физических и биохимических процессов, во время которых рецептор (белковая молекула), расположенный на плазматической мембране, принимает сигнал, трансформирует его и передает через систему вторичных посредников в геном. В конечном итоге происходит активация того или иного гена и запуск синтеза определенных молекул белка.

**ВСТАВОЧНАЯ МЕРИСТЕМА** – см. *Интеркалярная меристема*.

**ВТОРИЧНАЯ КЛЕТОЧНАЯ ОБОЛОЧКА** – совокупность параллельных слоев целлюлозных микрофибрилл на внутренней поверхности первичной оболочки.

**ВТОРИЧНАЯ КОРА** – совокупность тканей корня и стебля, лежащих снаружи от камбия.

**ВТОРИЧНАЯ КСИЛЕМА** – ксилемные элементы, образуемые деятельностью камбия в процессе вторичного роста и наслаиваемые поверх первичной ксилемы

**ВТОРИЧНАЯ ФЛОЭМА** – флоэма, сформированная камбием в процессе вторичного роста.

**ВТОРИЧНОЕ УТОЛЩЕНИЕ** – увеличение диаметра стебля за счет деятельности камбия, образующего в сторону оси новые слои древесины и слои луба к периферии органа. Характерно для двудольных, голосеменных.

**ВТОРИЧНЫЕ МЕРИСТЕМЫ** – меристемы, возникающие из других тканей на более поздних этапах жизни растения, при вторичном утолщении (например, феллоген).

**ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ** – ткани растений, в которых собирается избыточное количество воды, образуются и сосредотачиваются конечные продукты обмена веществ растений в виде различных смол, масел, слизей и других веществ.

**ВЫНУЖДЕННЫЙ ПОКОЙ** – физиологическое состояние растений, во время которого видимый рост не происходит по причине отсутствия в окружающей среде необходимых условий для ростовых процессов. К примеру, на растения воздействуют низкие температуры, сказывается отсутствие доступной влаги и др. Как только создаются нормальные условия для роста, вынужденный покой прекращается. В естественной природе в качестве внешнего сигнала для перехода растений в состояние вынужденного покоя является продолжительность дня. В умеренной зоне с наступлением коротких дней в клетках изменяется химический состав мембран, падает их проницаемость, увеличивается вязкость цитоплазмы, снижается скорость обмена веществ, нарушается транспорт и связь между клетками. В результате у растений повышается устойчивость к действию неблагоприятных факторов внешней среды на клеточном, тканевом и организменном уровнях биологической организации. В этом и заключается приспособительное значение вынужденного покоя.

**ВЫСОКООСМОТИЧЕСКИЕ РАСТВОРЫ** – концентрированные водные растворы, имеющие большую величину осмотического давления или низкий водный потенциал. Например, применяющиеся в экспериментах с растениями для создания искусственной почвенной засухи растворы сахарозы, маннита, полиэтиленгликоля являются высокоосмотическими.

**ГАБИТУС** – внешний вид, облик растительного организма.

**ГАМЕТАНГИИ** – половые органы растений, в которых развиваются гаметы.

**ГАМЕТОФИТ** – половое поколение у растений, имеющих чередование поколений. Г. чередуется в цикле развития с бесполом поколением, или спорофитом. Для клеточных ядер Г. характерно половинное число хромосом (гаплоидное) по сравнению с клеточными ядрами у спорофита.

**ГАПЛОБИОНТ** – организм, характеризующийся гаплоидным числом хромосом в клетках.

**ГАУСТОРИИ** – 1. Присоски, с помощью которых растения-паразиты высасывают питательные вещества из растения-хозяина. 2. Многоклеточные тяжи или отдельные клетки, служащие для извлечения питательных веществ из нуцеллуса и покровов семяпочки и передвижения их к растущим зародышу и эндосперму; могут возникнуть из различных частей семяпочки (из эндосперма, подвеска, зародышевого мешка и т. д.); встречаются у многих покрытосеменных. 3. Нижняя часть ножки спорогония мхов, внедряющаяся в ткань гаметофита.

**ГЕЙТЕНОГАМИЯ** – опыление и оплодотворение в пределах одного растения.

**ГЕМ** – циклическая структура, состоящая из четырех пиррольных колец, в центре которой находится атом железа. Гем входит в состав некоторых ферментов, например, каталазы, пероксидазы.

**ГЕМИЦЕЛЛЮЛОЗЫ** – высокомолекулярные полисахариды, отличающиеся от целлюлозы тем, что легко гидролизуются слабыми растворами минеральных кислот. Являются структурными и запасными полисахаридами. Откладываются как запасной питательный материал на клеточных стенках, образуют иногда мощные слои, как, например, в семенах кофе, финиковой пальмы, многих видов люпина.

**ГЕНЕРАТИВНОЕ (ПОЛОВОЕ) РАЗМНОЖЕНИЕ** – воспроизведение потомства половым путем, в результате слияния половых клеток двух родительских форм. У цветковых растений генеративное размножение осуществляется в процессе цветения и последующего образования семян.

**ГЕНЕРАТИВНЫЕ ОРГАНЫ** – органы, связанные с функцией полового размножения.

**ГЕОТРОПИЗМ** – ориентировка осевых органов растения – стеблей и корней, а также листьев, вызванная односторонним действием силы земного притяжения. Положительный Г. корня вызывает его направленный рост к центру земли, отрицательный Г. стебля – от центра.

**ГЕОФИТЫ** – одна из жизненных форм многолетних травянистых растений, почки возобновления которых находятся в почве.

**ГЕРБИЦИДЫ** – химические препараты, которые резко тормозят рост растений и приводят к их повреждению. Различают гербициды общего действия, уничтожающие всю растительность, и селективные гербициды, предназначенные для борьбы с сорняками в посевах сельскохозяйственных культур. Под действием этих химических препаратов вначале возникают нарушения полярности, наблюдаются

утолщения побегов, эпинастия, происходит опадение листьев, морфозы, в результате дезорганизуется жизнедеятельность отдельных органов и наступает гибель всего растения.

**ГЕТЕРОГАМИЯ** – тип полового процесса, при котором сливающиеся гаметы различаются морфологически.

**ГЕТЕРОСТИЛИЯ** – наличие цветков с различной длиной столбиков пестиков и нитей тычинок у разных экземпляров одного и того же вида растений.

**ГЕТЕРОФИЛИЯ** – развитие листьев различной формы на одной и той же особи.

**ГИАЛИНОВЫЕ КЛЕТКИ** – бесцветные широкие мертвые клетки со спиральными, кольчатыми утолщениями и порами в наружных стенках (напр., у листьев сфагновых мхов).

**ГИББЕРЕЛЛИНЫ** – большая группа фитогормонов, индуцирующих или активирующих рост стеблей растений, вызывающих прорастание семян и образование партенокарпических плодов, нарушающих период покоя у многих растений, индуцирующих цветение растений длиннодневных видов, а также усиливающих нециклическое фотосинтетическое фосфорилирование и активность нижнего концевой двигателя водного тока. Наиболее широко распространен в растениях гиббереллин ГК<sub>3</sub> – гибберелловая кислота (C<sub>19</sub>H<sub>22</sub>O<sub>6</sub>).

**ГИДАТОДЫ** – своеобразные устьица, приспособленные для выделения растением капельно-жидкой влаги (гуттация). Чаще встречаются у растений, обитающих во влажных условиях.

**ГИДРАТАЦИЯ** – процесс формирования слоя молекул-диполей воды, связанных с ионом. При гидратации катиона молекулы воды ориентируются отрицательными полюсами (атомами кислорода) внутрь комплекса. Если же гидратируется анион, то внутрь направлены положительные полюсы молекул-диполей воды (атомы водорода).

**ГИДРОПОНИКА** – метод выращивания растений без почвы с использованием питательных растворов для обеспечения минерального питания, содержащих, как правило, необходимые макро- и микроэлементы. Гидропоника подразделяется на агрегатопонику (выращивание на твердых инертных или ионообменных субстратах) и аэропонику (культивирование растений в условиях, при которых их корни находятся во влажной воздушной среде).

**ГИДРОТРОПИЗМ** – изгибание растущих частей растения под влиянием неравномерного распределения в окружающей среде влаги. Это направленное движение растений характерно прежде всего для

корневых систем. При недостаточном количестве воды в почве корни направляются к более влажным участкам (положительный гидротропизм). Гидротропическая чувствительность сосредоточена в самом кончике корня растений.

**ГИДРОФИЛЬНЫЕ СОЕДИНЕНИЯ** – вещества, имеющие высокое сродство к воде, определяемое их полярностью и количеством электрических зарядов. Эти химические соединения активно присоединяют воду за счет водородных связей и способствуют поддержанию определенного уровня оводненности растительной клетки.

**ГИДРОФОБНОСТЬ** – свойство вещества, основанное на низком его сродстве к воде. Гидрофобность (плохая растворимость в воде) присуща неполярным незаряженным химическим соединениям. К таким веществам относятся, например, липиды.

**ГИДРОХОРИЯ** – распространение диаспор (плодов, семян и др. зачатков) водными течениями.

**ГИНЕЦЕЙ** – совокупность плодолистиков (мегаспорофиллов) в цветке, образующих один или несколько пестиков.

**ГИПЕРТОНИЧЕСКИЙ РАСТВОР** – раствор, имеющий более высокое осмотическое давление (более низкую величину водного потенциала) по отношению к раствору с меньшим осмотическим давлением. Помещение живых растительных клеток в гипертонический раствор приводит к их плазмолизу.

**ГИПОДЕРМА** – один или несколько слоев клеток, расположенных под эпидермой стеблей, листьев или корней.

**ГИПОКОТИЛЬ** (подсемядольное колено) – часть стебля у проростка цветковых между корешком и семядолями.

**ГИПОТОНИЧЕСКИЙ РАСТВОР** – раствор, имеющий меньшую величину осмотического давления (более высокую величину водного потенциала) по отношению к другому раствору. Помещение живых растительных клеток в гипотонический раствор повышает степень их тургесцентности, либо (если клетка находится в состоянии плазмолиза) сопровождается явлением деплазмолиза.

**ГИСТОГЕНЫ** – слои или зоны меристематических клеток точек роста растения, предопределяющие формирование первичной структуры растения или образование каких-либо конкретных тканевых зон.

**ГЛАВНЫЙ КОРЕНЬ** – первичный, стержневой корень, развивающийся после прорастания семени из зародышевого корня. Отли-

чается от всех других корней крупными размерами и вертикальным направлением роста.

**ГЛИКОЛИЗ** – ферментативный процесс окисления и постепенного превращения глюкозы в пировиноградную кислоту, в результате которого запасается энергия. Гликолиз представляет первую анаэробную фазу дыхания и происходит в цитозоле, пластидах. Этот химический процесс состоит из трех стадий: 1) активирование глюкозы, 2) расщепление гексозы и 3) окисление и восстановление с образованием АТФ и пирувата. Во время начальной стадии гликолиза происходит фосфорилирование и превращение глюкозы в неустойчивое соединение фруктозо-1,6-дифосфат, которое во второй стадии процесса распадается на две молекулы триоз: 3-фосфоглицериновый альдегид  $\text{CHO-CHOH-CH}_2\text{O(P)}$  и фосфодиоксиацетон  $\text{CH}_2\text{O(P)-CO-CH}_2\text{OH}$ . Последний затем превращается в 3-ФГА. Третья стадия гликолиза начинается с окисления двух молекул 3-ФГА до двух молекул 1,3-дифосфоглицериновой кислоты  $\text{CH}_2\text{O(P)-CHOH-COO(P)}$ . От этого соединения остаток фосфата передается на молекулу АДФ. В результате такого так называемого субстратного фосфорилирования возникает макроэргическое соединение АТФ. Образовавшаяся в реакции 2-ФГК  $\text{COOH-CHO(P)-CH}_2\text{OH}$  при участии фермента енолазы превращается в 2-фосфоенолпируват  $\text{COOH-CO(P)=CH}_2$ . При этом происходит выделение воды, а в остатке фосфорной кислоты возникает высокоэнергетическая связь. Заканчивается третья стадия гликолиза переносом фосфатной группы на АДФ (второе субстратное фосфорилирование) и образованием молекулы пирувата. Суммарное уравнение реакций гликолиза можно выразить следующим образом:  $\text{C}_6\text{H}_{12}\text{O}_6 + 2\text{НАД}^+ + 2\text{АДФ} + 2\text{Н}_3\text{РО}_4 \rightarrow 2\text{СН}_3\text{-СО-СООН} + 2\text{НАДН} + \text{Н}^+ + 2\text{АТФ}$ .

**ГЛУБОКИЙ ПОКОЙ** – неспособность к прорастанию или активному росту семян либо вегетативных органов растения, обусловленная определенными внутренними факторами, под влиянием которых не могут быть использованы внешние условия, благоприятные для перехода растений к активной жизнедеятельности. Может продолжаться нередко в течение многих месяцев и даже лет.

**ГОЛОГАМИЯ** – простейший тип полового процесса у одноклеточных организмов, при котором специальные половые клетки – гаметы – не образуются, а сливаются целые особи (например, у одноклеточных жгутиковых зеленых водорослей).

**ГОЛЬДЖИ КОМПЛЕКС (АППАРАТ)** – органелла, участвующая в секреторной деятельности клетки. Комплекс Гольджи накапливает в себе ядовитые вещества и различные отходы жизнедеятельности клетки, подлежащие удалению из нее. Он состоит из 5–10 диктиосом (цистерн) и везикул (пузырьков). Комплекс Гольджи принимает активное участие в организации мембран эндоплазматического ретикулума, плазмалеммы, образовании и росте клеточной стенки. Эта органелла не возникает в клетках заново, а строится из материала материнской клетки, равномерно распределенного в виде отдельных частиц – диктиосом при митотическом образовании дочерних клеток. Комплекс Гольджи имеет два полюса: на одном образуются новые диктиосомы, на другом – везикулы. В одной растительной клетке может находиться до 30 аппаратов Гольджи.

**ГОМЕОСТАЗ** – фундаментальное свойство любых живых систем – органеллы, клетки, организма сохранять и поддерживать постоянство значений химических и физических параметров своей внутренней среды. К примеру, внутренней средой растительной клетки является цитозоль, а внешней – свободное пространство клеточной стенки.

**ГРАВИТАЦИОННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ** – величина, отражающая влияние на активность воды силы тяжести и заставляющая воду двигаться вниз до тех пор, пока силе гравитации не будет противостоять равная ей по величине другая сила. Он зависит от веса поглощенной воды. Гравитационный потенциал заметно сказывается на водном потенциале при поднятии воды на относительно большую величину (например, в кроны высоких деревьев).

**ГРАДИЕНТ У РАСТЕНИЙ** – постепенное количественное изменение морфологических, биохимических или функциональных показателей и свойств вдоль одной из осей всего растения или его отдельного органа. Различают градиенты физиологические, структурные, концентрационные, электрофизиологические, давления, газообмена и др. Наличие градиентов определяет существование полярности и главной оси растения.

**ГУБЧАТАЯ ПАРЕНХИМА** – слой ассимиляционной паренхимы, расположенный с нижней стороны листа и отличающийся рыхлостью расположения клеток вследствие образования больших межклеточных пространств. Служит главным образом для эффективного газообмена, транспирации и в меньшей степени – для фотосинтеза.

**ГУТТАЦИОННАЯ ЖИДКОСТЬ (ГУТТАТ)** – водный раствор, выделяющийся растением через гидатоды. Поскольку гуттат профильтровывается через клетки эпитемы, он имеет значительно меньшую (почти на порядок) концентрацию органических веществ и минеральных солей, чем пасока.

**ГУТТАЦИЯ** – процесс выделения капель воды через гидатоды, обусловленный работой нижнего концевой двигателя (корневым давлением). Гуттация регистрируется, как правило, в условиях высокой влажности воздуха, когда «выключен» верхний концевой двигатель водного тока – транспирация. В естественных условиях умеренной зоны этот процесс можно наблюдать на листьях или семядолях молодых растений ранним утром. Интенсивно гуттируют пшеница, ячмень, огурец, земляника.

**ДВИЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ** – изменение положения органов растений в пространстве. Механизм движения обусловлен разными факторами: 1) изменением осмотического давления клеток (сейсмонастические и автономные локомоторные движения); 2) различиями в росте разных частей органа (настии, тропизмы) или 3) изменением положения всего организма в пространстве (таксисы). Движения могут происходить в результате воздействия таких внешних раздражителей, как свет, температура, сила земного тяготения, химические агенты, но могут быть вызваны и внутренними, эндогенными причинами.

**ДВИЖЕНИЯ МЕХАНИЧЕСКИЕ** – форма движения, в которой протоплазма или не участвует совсем, или участвует косвенно. Движения механические возникают, как правило, в результате набухания и обезвоживания, например, в процессе прорастания или созревания семян.

**ДВИЖЕНИЯ УЛАВЛИВАНИЯ И ЗАХВАТЫВАНИЯ** – движения у насекомоядных растений, направленные на улавливание добычи. Такие движения производят листовые пластинки ловушки у растения мухоловки, реснички у росянки, ловчие пузырьки у пузырчатки или другие органы. Механизм улавливания у мухоловки и росянки складывается из быстрых настических движений, связанных с потенциалом действия, возникающим в чувствительных волосках, и более медленных тропических движений, контролируемых фитогормонами.

**ДВОЙНОЕ ОПОДОТВОРЕНИЕ** – тип оплодотворения, свойственный покрытосеменным растениям, при котором один из



спермиев сливается с яйцеклеткой с образованием диплоидной зиготы, дающей начало зародышу семени, а второй спермий сливается с диплоидным ядром зародышевого мешка с образованием клетки, дающей начало эндосперму семени.

**ДВОЙНОЙ ОКОЛОЦВЕТНИК** – околоцветник, состоящий из б. м. зеленой чашечки и венчика иной окраски (напр., сем. *Rosaceae*).

**ДВУДОЛЬНЫЕ (*Magnoliopsida*)** – класс цветковых растений, характерной чертой которых является наличие в зародыше семени двух супротивных боковых семядолей. Преобладает спиральное расположение элементов цветка, чашечка и венчик обособлены. Листья простые и сложные с перистым жилкованием. В стеблях Д. есть типичный камбий и вторичное утолщение древесины, сосудисто-волокнистые пучки открытые.

**ДВУДОМНЫЕ РАСТЕНИЯ** – растения, имеющие мужские (с тычинками) и женские (с пестиками) цветки на разных особях. В связи с этим самоопыление отсутствует (напр., у видов родов *Salix*, *Populus*).

**ДВУЛЕТНИЕ РАСТЕНИЯ** – растения, проходящие полный жизненный цикл от прорастания семени до образования новых плодов и семян за два года. В первый год обычно развивается прикорневая розетка листьев на укороченном стебле, во второй – генеративный побег и семена, после чего растение отмирает. Запасные питательные вещества у многих растений откладываются в корнях – корнеплоды (напр., у моркови).

**ДВУСЕМЯНКА** – сухой плод, состоящий из двух семян на ножках.

**ДЕГИДРОГЕНАЗЫ** – ферменты класса оксидоредуктаз, которые катализируют окислительно-восстановительные реакции в растениях, протекающие путем дегидрирования окисляемых субстратов. В качестве коферментов в состав дегидрогеназ входят НАД<sup>+</sup>, НАДФ<sup>+</sup>, ФАД, ФМН. Дегидрогеназы катализируют химические реакции окисления разнообразных субстратов: при гликолизе, в цикле трикарбонных кислот, при β-окислении жиров и др.

**ДЕДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ** – упрощение структуры клеток, связанное с временной потерей признаков их специализации, когда дифференцированная клетка вновь становится эмбриональной.

**ДЕНАТУРАЦИЯ** – изменение или потеря нативной, природной конформации (пространственной структуры, формы) молекулы биополимера – белка или нуклеиновой кислоты под действием физиче-

ских либо химических агентов. Этот процесс сопровождается разрывом слабых связей и, как правило, потерей функциональной активности макромолекул. В зависимости от степени жесткости действующего на клетку стресс-фактора денатурацию разделяют на обратимую и необратимую. Первая соответственно наблюдается при временной потере нативной конформации биомолекулы, а вторая – при окончательной ее утрате.

**ДЕПОЛЯРИЗАЦИЯ МЕМБРАНЫ** – явление потери клеточной мембраной электрического заряда или изменения его знака на противоположный. Деполяризация мембраны, как правило, обусловлена выходом ионов хлора из клетки и является обычной ответной реакцией мембраны на воздействие любого раздражителя. Она вызывает медленный выход ионов калия из клетки, в результате величина мембранного потенциала восстанавливается, при этом наступает так называемая реполяризация биологической мембраны.

**ДЕРМАТОГЕН** – клетки наружного слоя меристемы кончиков корней, из которых антиклинальными делениями образуются корневой чехлик и эпиблема.

**ДЕСИКАЦИЯ** – искусственное высушивание листьев сельскохозяйственных культур за счет применения специальных химических веществ – десикантов (например, хлората магния). Агротехнический прием десикации используется для облегчения механизированной уборки, ускорения процесса созревания или подсушивания зерна.

**ДЕТЕРМИНАЦИЯ** – генетическое направление развития отдельной клетки, органа или целого организма по определенному типу. Д. зависит от действия генов во времени и от внешней среды, в которой происходит онтогенетическое развитие особи.

**ДЕТЕРМИНАЦИЯ РАЗВИТИЯ** – приобретение клеткой, тканью, органом или организмом способности к реализации определенных наследственных свойств, т. е. вступление в состояние готовности идти по конкретному пути развития. Взятый растением курс, направление развития сопровождается одновременным ограничением возможностей развития по другим путям. Выбор конкретной стратегии развития растений происходит с помощью индукторов, которые переводят процесс развития с одной подпрограммы на другую. Роль индукторов, вероятно, играют фитогормоны. Они репрессируют одни гены и дерепрессируют другие. Благодаря запуску процесса синтеза ферментов, которые нужны для следующего этапа развития, в период детерминации создаются необходимые внутренние условия для по-

следующей морфологической реализации нового направления развития. После завершения фазы растяжения одинаковые до этого момента клетки начинают развиваться в разных направлениях, так как возникает способность реализовать ими детерминированные наследственные признаки.

**ДЕФОЛИАЦИЯ** – искусственное удаление листьев у растений при помощи специальных химических препаратов – дефолиантов. Этот агротехнический прием применяется на практике для ускорения созревания коробочек хлопчатника и облегчения механической уборки растений.

**ДИАСПОРА** – общий экологический термин для любой споры (половой или бесполой), семени, плода, почки или какой-либо другой части растения, которая представляет собой стадию распространения организма и способна воспроизвести новый организм.

**ДИПЛОБИОНТЫ** – особи, возникающие в результате слияния двух гамет, каждая из которых несет гаплоидный набор хромосом.

**ДИПЛОИДНОЕ ПОКОЛЕНИЕ** – см. *Бесполое поколение*.

**ДИПОЛЬ** – совокупность двух разноименных зарядов, расположенных на некотором расстоянии друг от друга. В молекуле воды со стороны кислорода образуется отрицательный заряд, а со стороны каждого атома водорода – положительный. В результате при общей электронейтральности вода является полярной молекулой – диполем. Слабые электростатические взаимодействия между атомами водорода и кислорода в соседних молекулах воды обеспечиваются за счет водородных связей.

**ДИССЕМИНАЦИЯ** – рассеивание семян. В результате этого естественного процесса происходит распространение особей данного вида по территории.

**ДИСТАЛЬНЫЙ КОНЕЦ** – наиболее удаленная от центральной точки часть органа. Обычно это верхний конец положительно геотропного органа (напр., побега) или нижний конец отрицательно геотропного (напр., корня).

**ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНОЕ ЦЕНТРИФУГИРОВАНИЕ** – метод ступенчатого последовательного выделения органелл, различающихся по своему размеру и массе, с помощью центрифугирования гомогената клеточного содержимого при различных скоростях. По мере увеличения скорости вращения в осадок выделяются все менее тяжелые органеллы: ядра, хлоропласты, митохондрии, микросомы и другие клеточные частицы.

**ДИФФЕРЕНЦИАЦИЯ** – процесс возникновения различий между однородными клетками и тканями, приводящий к их специализации и происходящий преимущественно в период зародышевого развития.

**ДИФФУЗИЯ** – процесс пассивного транспорта растворенных веществ через биологическую мембрану по градиенту электрохимического потенциала, осуществляемый без затраты метаболической энергии. При так называемой облегченной диффузии трансмембранный перенос веществ по градиенту электрохимического потенциала происходит с участием молекулы белка-переносчика.

**ДИХАЗИЙ** – тип симподиального ветвления, когда из двух супротивных боковых почек под недоразвитой верхушечной образуются два равноценных боковых побега (напр., у видов рода *Syringa*).

**ДИХОГАМИЯ** – одновременное созревание в одном цветке тычинок и пестиков (протандрия и протогиния). Д. препятствует самоопылению.

**ДИХОТОМИЧЕСКОЕ ВЕТВЛЕНИЕ** – ветвление, при котором главная ось на верхушке разделяется на две, обычно одинаково развитые оси, а сама прекращает свой рост. Древний способ ветвления побегов, присущий немногим современным высшим растениям.

**ДОЗА ОБЛУЧЕНИЯ** – количество падающей на объект лучистой энергии, равное произведению интенсивности облучения на время его действия.

**ДОНОР ЭНЕРГИИ** – молекула, поглощающая свет и миграционным путем передающая энергию электронного возбуждения молекуле акцептора. Например, донорами энергии являются хлорофиллы, каротиноиды.

**ДОРСИВЕНТРАЛЬНОЕ СТРОЕНИЕ** – строение, когда имеется лишь одна плоскость симметрии вдоль продольной оси, в результате чего обе боковые стороны зеркально одинаковы, а спинная и брюшная стороны различны.

**ДОСКОВИДНЫЕ КОРНИ** – придаточные корни некоторых тропических древесных растений (напр., у отдельных видов рода *Ficus*), отходящие от основания ствола, имеющие уплощенную по вертикали форму и служащие для опоры дерева.

**ДРЕВЕСИНА (КСИЛЕМА)** – совокупность тканей, главной составной частью которой являются элементы проводящей ткани и элементы механической ткани в виде древесинных волокон (либриформа), обычно окруженные клетками древесинной паренхимы. Для

Д. характерны толстые, одревесневшие оболочки и отсутствие живого содержимого (в проводящих и механических элементах). Различают Д. первичную, образованную из прокамбия, и Д. вторичную, образованную камбием.

**ДРЕВЕСИННЫЕ ВОЛОКНА** – см. *Либриформ*.

**ДРЕВЕСИННЫЕ ЛУЧИ** – группы живых клеток древесинной паренхимы, расположенные в виде щелевидных радиальных туннелей в стебле по направлению от сердцевины к периферии и продолжающиеся в его коровую часть, переходя во флоэмные лучи. Клетки Д. л. осуществляют радиальный транспорт и запасание веществ. На поперечных срезах стеблей наблюдаются в виде радиальных, прямых полосок.

**ДЫХАНИЕ** – универсальный биологический процесс постепенного окисления сложных органических веществ при участии кислорода, в результате которого освобождается энергия и образуются предельно окисленные вещества – углекислый газ и вода. Суммарное уравнение дыхания выглядит так:  $C_6H_{12}O_6 + 6O_2 \rightarrow 6CO_2 + 6H_2O$ . Выделяемая в этом процессе энергия (в уравнении не показана) запасается в форме макроэргических связей молекул АТФ. Окисляемые в химических реакциях дыхания вещества называются дыхательными субстратами. В растениях последние представлены в основном углеводами. Главным путем ферментативного окисления углеводов в клетках является гликолиз и цикл трикарбоновых кислот (цикл Кребса). Дыхание поставляет клетке не только энергию в форме АТФ, но и является одновременно источником промежуточных веществ, химически активных метаболитов, необходимых для жизнедеятельности клетки. Дыхание, являясь центральным процессом обмена веществ, объединяет обмен углеводов, жиров и белков.

**ДЫХАТЕЛЬНАЯ (ЭЛЕКТРОННО-ТРАНСПОРТНАЯ) ЦЕПЬ** – ансамбль молекул-переносчиков электронов, который встроен во внутреннюю мембрану митохондрий. Порядок расположения компонентов в дыхательной цепи зависит от величины их окислительно-восстановительного потенциала: НАДН  $\rightarrow$  ФМН (ФАД)  $\rightarrow$  убихинон  $\rightarrow$  цит.  $b$   $\rightarrow$  цит.  $c_1$   $\rightarrow$  цит.  $c$   $\rightarrow$  цит.  $a$   $\rightarrow$  цит.  $a_3$   $\rightarrow$   $O_2$ . Движущей силой транспорта электронов по этой дыхательной цепи является разность окислительно-восстановительных потенциалов между донором электронов НАДН и их терминальным акцептором – кислородом воздуха. Перенос электронов по цепи начинается от НАДН, при этом образуется НАД<sup>+</sup>, а гидрид-ион превращается в про-

тон и два электрона. Два электрона и два протона (один от НАДН и один из матрикса митохондрии) передаются на ФМН. Далее, пройдя всю цепь переносчиков, электроны оказываются на цитохроме  $a_3$ , который, связывая кислород, переносит на него эти электроны. К кислороду присоединяются еще два протона, и в результате образуется вода. Сопряженно с передачей электронов по ЭТЦ на трех ее участках происходит биосинтез молекул АТФ – процесс окислительного фосфорилирования.

**ДЫХАТЕЛЬНЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ** – отношение количества выделенного растениями углекислого газа к количеству поглощенного ими кислорода. Этот коэффициент является качественным показателем процесса дыхания, так как его величина зависит от химической природы окисляемого субстрата. Когда окисляются углеводы, дыхательный коэффициент равен единице. Если дыхательным субстратом являются более окисленные вещества – органические кислоты, то дыхательный коэффициент выше единицы, если в качестве субстрата выступают более восстановленные соединения, чем углеводы – белки и жиры, то дыхательный коэффициент ниже единицы.

**ЖЕЛЕЗИСТЫЕ ВОЛОСКИ** – многоклеточные выросты эпидермиса листьев многих растений, характеризующиеся секреторной деятельностью.

**ЖЕЛЕЗО** – необходимый для жизнедеятельности растений минеральный элемент. Большая часть железа в клетке присутствует в простетических группах ферментов. Этот элемент в виде так называемого гема входит в состав цитохромов, каталазы, пероксидазы. Ряд ферментов содержит железо в негеминовой форме. Недостаток элемента в растениях вызывает типичный хлороз листьев. Поскольку железо относится к нереутилизируемым элементам, то процесс пожелтения листьев начинается с верхних ярусов. Основное количество железа запасается в хлоропластах в форме фосфопротеида фитоферритина. В этой белковой молекуле содержится около 6 000 атомов железа в форме оксидов, которые покрыты белковой оболочкой.

**ЖИЗНЕННАЯ ФОРМА** – см. *Габитус*.

**ЖИЗНЕННЫЙ ЦИКЛ** – совокупность фаз развития, пройдя которые, организм достигает зрелости и становится способным дать начало следующему поколению.

**ЖИЛКОВАНИЕ ЛИСТА** – характер расположения жилок с проводящими пучками в листовой пластинке.

**ЗАБОЛОНЬ** – наружный, более молодой слой древесины в стволе дерева.

**ЗАВИТОК** – симподиальное соцветие (монохазий), состоящее из направленных в одну сторону боковых одноцветковых осей, перерастающих друг друга.

**ЗАВЯЗЬ** – нижняя, б. м. расширенная часть пестика цветка покрытосеменных растений, содержащая семязачатки. Разрастаясь, З. образует плод.

**ЗАКОН ЗАЛЕНСКОГО** – существование строгой ярусной изменчивости анатомического строения листа. Чем выше расположен лист на стебле (дальше от корневой системы), тем сильнее у него выражены признаки ксероморфности, повышающие уровень засухоустойчивости.

**ЗАКРЫТЫЕ ПРОВОДЯЩИЕ ПУЧКИ** – пучки, в которых отсутствует камбий. Стебли, содержащие такие пучки (напр., у однодольных растений), неспособны к вторичному утолщению.

**ЗАМЫКАЮЩАЯ ПЛЕНКА ПОРЫ** – неутолщенный участок клеточной оболочки, образующей пору, разделяющий каналы пор смежных клеток.

**ЗАПАСАЮЩАЯ ПАРЕНХИМА** – форма основной ткани, приспособленная к накоплению запасов питательных веществ, таких как крахмал, инулин, сахара, жиры и др. Имеется во всех органах цветковых растений.

**ЗАРОДЫШ** – комплекс дифференцированных клеток и тканей, образующийся из делящейся зиготы и дающий начало новой особи. У большей части покрытосеменных растений зигота приступает к делению только после начала формирования эндосперма.

**ЗАРОДЫШЕВЫЙ МЕШОК** – женский гаметофит покрытосеменных растений. Размещен в середине нуцеллуса семязачатка. Развивается из мегаспоры, образовавшейся из субэпидермальной клетки нуцеллуса в результате редукционного деления. Наиболее распространенный З. м. состоит из семи клеток: яйцеклетки, двух синергид, трех антипод и центральной клетки с двумя полярными ядрами, которые, сливаясь, образуют вторичное ядро зародышевого мешка.

**ЗАРОСТОК** – половое поколение (гаметофит) у папоротников, хвощей, плаунов, развивающееся из споры и образующее половые органы (мужские – антеридии и женские – архегонии). После оплодотворения на З. вырастает из яйцеклетки бесполое поколение (спорофит), на котором образуются споры – клетки бесполого размножения.

**ЗЕРНОВКА** – сухой односемянный невскрывающийся плод, образующийся из одного плодолистика в результате срастания семенной кожуры с пленчатым околоплодником (напр., у злаков).

**ЗИГОМОРФНЫЙ ВЕНЧИК** – венчик, через который можно провести только одну плоскость симметрии.

**ЗОЛА** – смесь нелетучих минеральных веществ, остающихся после сжигания растительной биомассы. Количество золы в разных органах растения неодинаково. В древесине ее содержится меньше всего – приблизительно один процент, максимальное количество золы характерно для семян (до 30 %). В листьях содержание зольных веществ составляет 10–15 %, в стеблях и корнях – около 5 %. В золе находятся почти все известные на планете элементы. Основное количество минеральных элементов приходится на фосфор и калий (семена), кремний и кальций (стебли), калий (корни).

**ЗООФИЛИЯ** – опыление растений с помощью животных – насекомых, птиц и др.

**ЗООХОРИЯ** – распространение плодов, семян и спор животными.

**ИДИОБЛАСТЫ** – одиночные клетки, включенные в какую-либо ткань и отличающиеся от клеток этой ткани размером, формой, функцией или внутренним содержимым (напр., склереиды в листьях камелии).

**ИЗВИЛИНА** – сложное симподиальное соцветие, у которого боковые оси одноцветковые и отходят последовательно в две взаимно противоположные стороны (напр., у видов рода *Geum*).

**ИЗМЕНЧИВОСТЬ** – присущее растениям свойство уклоняться в своих признаках и в особенностях индивидуального развития от родительских форм. Качественная (альтернативная) изменчивость связана с изменчивостью по качественным признакам, когда особи могут быть сгруппированы в соответствии с наличием или отсутствием у них данного признака. Количественная (непрерывная) изменчивость основана на изменчивости по количественным признакам, она контролируется полигенно (т. е. не одним геном) и в сильной мере зависит от условий окружающей среды. Как качественная, так и количественная изменчивость разделяется: 1) на генотипическую изменчивость, вызванную изменениями генных и хромосомных структур (мутациями) или же возникающую в результате новой комбинации родительских генов в дочернем организме; 2) фенотипическую (модификационную) изменчивость проявления генов при реализации наслед-



ственной информации в разных внешних условиях. Первая наследуется в поколениях, а вторая нет.

**ИЗОТОНИЧЕСКИЕ РАСТВОРЫ** – растворы, имеющие одинаковую величину осмотического давления (равные значения водного потенциала).

**ИМИТАТОРЫ ФИТОГОРМОНОВ** – органические химические соединения бактериального или грибного происхождения, проявляющие на биотестах эффект одного или нескольких растительных гормонов. К имитаторам фитогормонов могут быть отнесены фузикоцин, который вызывает эффекты ауксинов и цитокининов, и гельминтоспоровые кислоты, проявляющие эффекты гиббереллинов.

**ИНГИБИТОРЫ РОСТА ПРИРОДНЫЕ** – химические вещества, подавляющие ростовые процессы, прорастание семян и распускание почек. К природным ингибиторам относятся соединения гормонального типа: абсцизовая кислота и ее аналоги, этилен, а также негормональные ингибиторы фенольной природы (кумарин, салициловая кислота и др.) и терпеноидной природы (портулал, кукурбитацин).

**ИНГИБИТОРЫ РОСТА СИНТЕТИЧЕСКИЕ** – химические препараты, используемые в агротехнических приемах обработки растений с целью задержки их роста: ретарданты, подавляющие рост стеблей; антиауксины; морфактины, нарушающие процессы морфогенеза; парализаторы роста (гидразид малеиновой кислоты).

**ИНДЕКС ЛИСТОВОЙ ПОВЕРХНОСТИ (ИЛП)** – отношение площади всех листьев растений к поверхности почвы, занимаемой этими растениями. Средние значения этого показателя составляют для сельскохозяйственных культур умеренной зоны 3–5, а для растений южных широт с влажным климатом 8–10. Оптимальная для продуктивности фитоценоза величина ИЛП зависит от расположения листьев на стебле. У растений с вертикальным расположением листьев (злаки) по сравнению с горизонтальными (розеточные формы) верхние листья в меньшей степени затеняют нижние ярусы, поэтому значение оптимального ИЛП может быть существенно выше.

**ИНДУЗИЙ** – покрывальце, вырост на поверхности листа у папоротников, прикрывающий группы спорангиев (сорусы).

**ИНДУКЦИЯ РАЗВИТИЯ** – влияние внешних факторов или одной части растения на другую, которое приводит к детерминации развития организма, органа или ткани. Индуцированное развитие рас-

тений характеризуется первоначальной зависимостью и последующей независимостью от вызвавшего его воздействия (индуктора).

**ИНИЦИАЛЬНЫЕ КЛЕТКИ** – клетки меристем, которые после деления остаются неизменно меристематическими. Производные И. к. дифференцируются в разнообразные тканевые элементы.

**ИНТЕГУМЕНТ** – часть семязачатка (семяпочки) у голосеменных и покрытосеменных растений. И. окружает центральную часть семязачатка (нуцеллус) от основания до верхушки, где остается небольшое отверстие (микропиле, или пыльцевход), через которое вращает пыльцевая трубочка.

**ИНТЕНСИВНОСТЬ ДЫХАНИЯ** – количество кислорода, поглощенного за один час одним граммом растительного материала (в расчете на сухую или свежую массу), а также количество углекислого газа, выделенное за один час одним граммом растительной массы. На интенсивность дыхательного процесса влияют как внешние факторы (влажность, температура, химический состав среды, газовый состав атмосферы), так и внутренние – физиологическое состояние организма или органа, возраст растений и др.

**ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА** – количество  $\text{CO}_2$ , усваиваемое (или  $\text{O}_2$  выделяемое) единицей листовой поверхности в единицу времени. Интенсивность фотосинтетического процесса обычно выражается в  $\text{мг CO}_2/\text{дм}^2$  в час или  $\text{мкмоль CO}_2/\text{м}^2$  в секунду. Один  $\text{мкмоль CO}_2/\text{м}^2$  в секунду =  $1,58 \text{ мг CO}_2/\text{дм}^2$  в час.

**ИНТЕРКАЛЯРНАЯ МЕРИСТЕМА** – образовательная ткань, расположенная не на верхушке органа, а между постоянными тканями (напр., в основании каждого междоузлия злаков). В отличие от апикальной, И. м. функционирует определенное, непродолжительное время.

**ИНТИНА** – внутренний слой оболочки пыльцевого зерна (у семенных) или микроспоры (у споровых растений).

**ИОНОФОРЫ** – небольшие молекулы гидрофобных веществ, способные растворяться в липидных бислоях клеточных мембран. Ионофоры повышают проницаемость мембран для большинства ионов и осуществляют их трансмембранный перенос. Ионофоры разделяются на подвижные и каналобразующие. Примером первых может выступать антибиотик валиномицин, который переносит ионы калия. К каналобразующему типу ионофоров относится антибиотик грамицидин А, который обеспечивает клеточный транспорт ионов натрия, калия и водорода по их электрохимическому градиенту.

**КАЛИЙ** – необходимый для жизнедеятельности растений макроэлемент. Большая часть калия в клетке сосредоточена в вакуоли, он присутствует там в свободной форме – в виде катионов. Около трети калия адсорбировано на поверхности молекул белков. Изменяя конформацию белковых молекул, этот элемент активирует ряд важнейших ферментов и, таким образом, играет регуляторную роль. Калий является основным осмолитом: поддерживая внутри высокую концентрацию элемента, клетка создает градиент водного потенциала, необходимый для поглощения ею воды. Калий транспортируется из стареющих листьев в молодые, он способен к многократной реутилизации. При его дефиците снижается образование сахарозы и ее транспорт, подавляется синтез белка. Это сопровождается уменьшением скорости роста и повышением аммиачной формы азота в листьях. Последнее может вызвать отравление растений.

**КАЛЛОЗА** – полисахарид из остатков глюкозы, соединенных в спиральную цепочку. К. выстилает соединительные каналы ситовидных элементов, образует тонкий слой на поверхности ситовидной пластинки или ситовидного поля при нормальной деятельности флоэмных элементов. При ранениях или патологических процессах К. в виде аморфной массы закупоривает поры и перфорации флоэмы, что прекращает деятельность такого ситовидного элемента.

**КАЛЛУС** – новообразование из паренхимных недифференцированных клеток на раневых поверхностях растения. Возникает в местах надрезов, трещин на концах черенков, в культуре клеток и тканей. Каллусная ткань способствует зарастанию ран, срастанию прививок, образованию корней при вегетативном размножении растений. Может возникать на любом органе семенных растений; у споровых образуется редко.

**КАЛЬЦИЙ** – необходимый для жизнедеятельности растений макроэлемент. Самая важная его роль состоит в стабилизации структуры клеточных мембран за счет соединения белковых глобул с фосфо- и гликолипидами. Кальций участвует в передаче сигналов, полученных клеточными рецепторами, к геному. При недостатке этого минерального элемента в растении в сильной степени страдает корневая система: корневые волоски не образуются, клеточные стенки ослизняются. По мере старения клеток кальций переходит в вакуоль, где он присутствует в виде кристаллов щавелевокислого (оксалата) кальция. Многие внешние воздействия приводят к локальному повышению концентрации кальция в цитоплазме и взаимодействию его с

различными кальций-связывающими белками. При этом одни белки сами изменяют свою активность, другие передают эффект катиона на молекулярные мишени. В клетках растений Са-модулируемые белки представлены белком кальмодулином, протеинкиназой С и др.

**КАМБИЙ** – вторичная образовательная ткань голосеменных и покрытосеменных растений. Расположен между ксилемой и флоэмой по всей длине стебля и корня в виде тонкого цилиндрического слоя клеток. Образуется К. из прокамбия, а в корнях – из паренхимных клеток на границе протофлоэмы и протоксилемы. В умеренных и северных широтах периодическая деятельность К. обуславливает у древесных растений образование годичных колец древесины.

**КАНАЛЫ ИОННЫЕ** – молекулы специфических интегральных белков, которые встроены в мембрану и проходят через липидный бислой, образуя гидрофильные поры. Через такие каналы осуществляется транспорт растворенных химических веществ через биологические мембраны. Изнутри ионные каналы являются гидрофильными. Снаружи их поверхность обладает гидрофобными свойствами, она контактирует с липидным бислоем мембраны. В клетке наиболее широко представлены каналы, проницаемые для ионов калия и кальция. Процесс транспорта через такие каналы является пассивным, движение ионов происходит в один ряд по так называемому эстафетному механизму. Ионные каналы могут открываться и закрываться. Открывание и закрывание каналов осуществляется с помощью воротного механизма и является результатом конформационных изменений молекул белков. Селективность ионного канала обеспечивается диаметром просвета канала и распределением электрически заряженных групп на белковой молекуле. Темп переноса ионов через такой канал в сотни раз быстрее, чем скорость их транспорта с помощью ионных насосов и белков-переносчиков.

**КАПИЛЛЯРНО СВЯЗАННАЯ ВОДА** – вода, находящаяся в межклеточном пространстве или клеточных стенках. Последние обладают высокой гигроскопичностью и удерживают воду за счет большой гидрофильности целлюлозных и пектиновых компонентов.

**КАРДИНАЛЬНЫЕ ТОЧКИ** – три точки на оси абсцисс в графиках зависимости процессов роста, развития и других физиологических процессов от изменения какого-либо внешнего фактора – минимум, оптимум и максимум. При оптимальном значении какого-либо фактора окружающей среды наблюдается наибольшая интенсивность роста, развития или другого физиологического процесса.

**КАРОТИНОИДЫ** – жирорастворимые желтые, оранжевые или красные пигменты растений. Они содержат в своей структуре длинные полиизопреноидные цепи, включающие систему сопряженных (чередующихся) двойных связей. Исходным продуктом биосинтеза каротиноидов выступает ацетил-КоА. Спектры их поглощения характеризуются максимумами в фиолетово-синей области (от 400 до 500 нм). Каротиноиды входят в состав хлоропластов и хромопластов. В хлоропластах они участвуют в поглощении света и защите молекул хлорофилла от фотоокисления. Каротиноиды подразделяются на каротины и ксантофиллы.

**КАРОТИНЫ** – жирорастворимые пигменты оранжевого цвета, углеводороды, имеющие формулу  $C_{40}H_{56}$ . При гидролизе  $\beta$ -каротина по центральной двойной связи образуются две молекулы витамина А (ретинола). Каротины входят в состав фотосистемы I.

**КАУЛИФЛОРИЯ** – образование цветков непосредственно на одревесневшем стволе (напр., у *Theobroma cacao L.*).

**КВАНТОВЫЙ ВЫХОД ФОТОСИНТЕЗА** – отношение количества ассимилированных молекул углекислого газа в процессе фотосинтеза к количеству поглощенных при этом квантов лучистой энергии.

**КВАНТОВЫЙ РАСХОД ФОТОСИНТЕЗА** – отношение количества поглощенных квантов лучистой энергии к количеству ассимилированных молекул углекислого газа в процессе фотосинтеза.

**КЛАДОДИЙ** – видоизмененный стебель, имеющий сплюсненную листообразную форму и выполняющий функцию листа (напр., у представителей сем. *Cactaceae*). Настоящие листья редуцированы или превращены в колючки.

**КЛЕЙСТОГАМИЯ** – самоопыление и самооплодотворение растений с нераскрывающимися (клеистогамными) цветками.

**КЛЕТКА** – структурная и функциональная единица организма, своего рода «квант» жизни. Она представляет собой сложный комплекс органелл, расположенных в определенном порядке, связанных друг с другом и выполняющих жизненно важные функции согласно заданной наследственной программе. Клетка – это целостная открытая система, которая обменивается с окружающей средой веществом, энергией и информацией. Она обладает всеми свойствами живой материи: обменом веществ, движением, ростом, размножением, раздражимостью, способностью приспосабливаться к изменениям окружающей среды. Растительная клетка в отличие от животной имеет

клеточную стенку, большую центральную вакуоль, пластиды и плазмодесмы.

**КЛЕТКИ-СПУТНИЦЫ** – специальные клетки (одна или несколько), прилегающие к длинной боковой стороне клетки ситовидной трубки, образовавшиеся из одной материнской клетки с ними. Характерны для цветковых растений. В отличие от ситовидных трубок, содержат ядро, рибосомы и митохондрии. К.-с. управляют всей деятельностью лишенных ядер ситовидных трубок и обеспечивают последние фитогормонами и АТФ.

**КЛЕТОЧНАЯ ОБОЛОЧКА** – продукт деятельности живого протопласта, защищающий содержимое клетки от повреждения, придающий ей определенную форму. Каркас оболочки состоит из фибрилл целлюлозы, погруженных в аморфную массу (матрикс) из пектиновых веществ и гемицеллюлоз. В последующем К. о. подвергается одревеснению, минерализации и др. Различают К. о. первичные и вторичные.

**КЛЕТОЧНАЯ СТЕНКА** – особое образование, сформированное на поверхности протопласта и являющееся продуктом его деятельности. Клеточная стенка состоит из рыхлого однородного матрикса и жесткого скелета. В составе матрикса находятся пектиновые вещества и гемицеллюлозы. Арматура, прочный каркас стенки представлен микрофибриллами целлюлозы. Вторичная клеточная стенка, в отличие от первичной, пропитана лигнином и суберином. Клеточная стенка характеризуется рядом важных функций. Таковыми являются: опорная, защитная, транспортная, буферная функция по отношению к воде.

**КЛЕТОЧНЫЙ СОК** – жидкость, заполняющая вакуоли растительных клеток. В химическом отношении представляет собой раствор минеральных солей, аминокислот, углеводов, органических кислот, пигментов и др.

**КЛУБЕНЬ** – видоизмененный побег, стебель которого сильно разрастается и накапливает запасные вещества, преимущественно крахмал (напр., у картофеля).

**КЛУБНЕЛУКОВИЦА** – видоизмененный подземный побег, внешне похожий на луковичу, но накапливающий запасные вещества в стебле, как у клубня. Обычно покрыта остатками оснований отмерших листьев (напр., у представителей родов *Gladiolus*, *Crocus* и др.).

**КОБАЛЬТ** – необходимый для жизнедеятельности растений микроэлемент. Он нужен для фиксации молекулярного азота бакте-

роидами и находится в основном в клубеньках. В растениях кобальт встречается в ионной форме, а также в качестве порфиринового соединения – цианкобаламина (витамина В<sub>12</sub>). Растения не способны синтезировать этот витамин. Он вырабатывается бактероидами клубеньков бобовых и небобовых растений. Симптомы проявления недостатка кобальта внешне похожи на картину азотного голодания.

**КОЛЕОПТИЛЬ** – видоизмененный первый лист проростков злаков, имеющий вид бесцветного или окрашенного плотного колпачка, прикрывающего следующие листья при прохождении проростка через слой почвы.

**КОЛЛЕНХИМА** – одна из первых механических тканей растений, состоящая из живых, обычно паренхимного типа клеток с неравномерно утолщенными целлюлозными оболочками. Клетки К. свойственны молодым растущим органам и частям двудольных растений (черешкам и жилкам листьев, молодым стеблям и т. п.). В корнях К. отсутствует.

**КОЛЛОИДНО СВЯЗАННАЯ ВОДА** – вода, связанная с биомолекулами, коллоидами. Вода, находящаяся внутри коллоидной системы, называется интрамицеллярная, а вода, расположенная на поверхности коллоидов и между ними, относится к интермицеллярной. Таким способом вода связывается с белками и полисахаридами.

**КОЛЬЧАТЫЕ СОСУДЫ** – сосуды, у которых утолщения вторичной оболочки представлены в виде валиков – колец, повторяющихся в сосуде через то или иное расстояние; такие сосуды могут легко растягиваться, так как утолщенная площадь стенок невелика. К. с. свойственны сосудистым пучкам молодых, еще растущих органов.

**КОМПЕТЕНТНОСТЬ КЛЕТКИ** – принципиальная возможность клетки отреагировать на воздействие определенного раздражителя путем изменения своего метаболизма. Эта способность клетки обусловлена присутствием в ней в данный момент конкретного рецептора, воспринимающего действующий фактор среды. Компетентность клетки может изменяться с ее возрастом и физиологическим состоянием.

**КОМПЕТЕНЦИЯ** – способность клетки, ткани, органа, организма воспринимать индуцирующее воздействие и специфически реагировать на него изменением развития.

**КОНТРАКТИЛЬНЫЕ КОРНИ** – мясистые корни с резко выраженной способностью к сокращению в продольном направлении. Характерны для видов сем. *Liliaceae*, *Amaryllidaceae* и др.

**КОРКА** – третичная покровная ткань, образующаяся в результате деятельности новых слоев феллогена, закладывающихся глубже ранее образованных. В результате изоляции пробковыми прослойками наружные ткани первичной, а затем и вторичной коры отмирают и растрескиваются при увеличении диаметра стебля, образуя при этом толстый поверхностный ребристый слой (виды родов *Quercus*, *Pyrus*), крупные чешуи (виды родов *Pinus*, *Platanus*) либо продольные полосы (виды родов *Vitis*, *Eucalyptus*).

**КОРНЕВИЩЕ** – видоизмененный многолетний побег, как правило, подземный. Служит для накопления питательных веществ, вегетативного возобновления и размножения. Несет почки, придаточные корни, чешуевидные, иногда малозаметные листья.

**КОРНЕВОЕ ДАВЛЕНИЕ** – механизм, обеспечивающий поглощение корневой системой и поднятие воды по растению. Этот осмотический процесс происходит пассивно, но косвенно зависит от энергии дыхания. Поэтому на поглощение воды корнем из внешних факторов основное влияние оказывает температура и газовый состав корнеобитаемой среды (содержание кислорода и углекислого газа), из внутренних – обеспечение корней ассимилятами, активность ростовых процессов и мощность развития поверхности корневой системы.

**КОРНЕВОЙ ЧЕХЛИК** – колпачковидное образование, прикрывающее снаружи кончик корня и каждое из его ответвлений. Составляет из живых клеток, межклеточное вещество которых растворяется, вследствие чего К. ч. предохраняет нежные клетки кончиков корней от повреждения и разрушения при трении о почвенные частицы.

**КОРНЕВЫЕ ВОЛОСКИ** – волосковидные отростки живых эпидермальных клеток всасывающей зоны молодых корней, служащие растению для увеличения площади контакта с почвой, всасывания из нее воды и растворимых минеральных соединений.

**КОРНЕОБЕСПЕЧЕННОСТЬ** – отношение массы корневой системы растения к общей биомассе или надземной ее части. Этот показатель имеет большое значение в приспособлении растений к почвенной засухе. Корнеобеспеченность увеличивается при воздействии этого стрессора, особенно у засухоустойчивых видов и сортов.

**КОРНЕПЛОД** – видоизменение корня, характерное для двулетних растений. Служит для накопления запасных питательных веществ, которые откладываются в главном корне и гипокотиле.

**КОРРЕЛЯЦИЯ** – согласованное взаимодействие органов растения, регулируемое метаболитами общего типа (трофическая корре-



ляция) и обеспечивающее гармоничный рост и развитие растительного организма в целом. Корреляции бывают стимулирующими и тормозящими. Так, корень стимулирует рост побега, формирующиеся семена стимулируют рост околоплодника. Примером коррелятивного торможения роста является апикальное доминирование. Корреляции обусловлены присутствием определенного сочетания фитогормонов (стимуляторов и ингибиторов) и передвижением по растению питательных веществ.

**КОСТЯНКА** – плод, у которого околоплодник из твердого деревянистого эндокарпия, сочного (*Cerasus*) или сухого (*Amygdalus*) мезокарпия и очень тонкой кожицы (экзокарпия).

**КОТРАНСПОРТ** – одновременный перенос через мембрану двух химических веществ. Процесс одновременного транспорта двух веществ в одном направлении называется симпортом. Если одновременный перенос двух веществ через мембрану происходит в разных (противоположных) направлениях, то такой процесс носит название антипорта.

**КОЭФФИЦИЕНТ ВОДОПОТРЕБЛЕНИЯ** – отношение эвапотранспирации к созданной биомассе или хозяйственно полезному урожаю. Этот коэффициент зависит от вида растений и почвенно-климатических условий. Например, коэффициент водопотребления основных зерновых культур составляет 400–600 во влажные годы и 2 000–2 500 в засушливые.

**КОЭФФИЦИЕНТ ХОЗЯЙСТВЕННОЙ ЭФФЕКТИВНОСТИ ФОТОСИНТЕЗА** – доля хозяйственно полезной части урожая (зерна, клубней, плодов и др.) в общей биомассе убранных растений (сокращенно обозначается  $K_{xoz}$ ). Величина  $K_{xoz}$  зависит от вида и сорта сельскохозяйственных растений. Так, у зерновых культур она составляет от 0,25 до 0,45; у сахарной свеклы – 0,5. В последние годы селекция культурных растений направлена на увеличение  $K_{xoz}$ .

**КРАХМАЛОНОСНОЕ ВЛАГАЛИЩЕ** – самый внутренний слой первичной коры (эндодерма) стеблей растений. Клетки этого слоя содержат многочисленные крахмальные зерна.

**КРЕМНИЙ** – минеральный элемент, влияющий на жизнедеятельность лишь некоторых растений. К таковым относятся, в частности, злаки. Кремний входит в состав клеточных стенок и увеличивает прочность соломины, повышая устойчивость растений к полеганию.

**КРОЮЩИЙ ЛИСТ** – обычный стеблевой или б. м. видоизмененный лист, в пазухе которого находится одиночный цветок или соцветие.

**КСАНТОФИЛЛЫ** – группа кислородсодержащих химических производных каротина. Ксантофилл лютеин происходит от  $\alpha$ -каротина, а производным  $\beta$ -каротина является ксантофилл зеаксантин ( $C_{40}H_{56}O_2$ ). При дополнительном включении двух атомов кислорода в молекулы лютеина и зеаксантина образуются соответственно: неоксантин и виолаксантин ( $C_{40}H_{56}O_4$ ). Молекулы ксантофиллов входят в состав фотосистемы II.

**КСЕНОГАМИЯ** – см. *Перекрестное опыление.*

**КСИЛЕМА** – см. *Древесина.*

**КУТИКУЛА** – тонкая прозрачная бесструктурная пленка, покрывающая с наружной стороны эпидермис листьев и стеблей. Составляет главным образом из кутина, у некоторых растений содержит растительный воск.

**КУТИКУЛЯРНАЯ ТРАНСПИРАЦИЯ** – процесс испарения воды в атмосферу из клеточных стенок эпидермальных клеток листа. При открытых устьицах вклад выхода водяного пара через кутикулу в общую транспирацию составляет в среднем около 10 процентов. Интенсивность кутикулярной транспирации обычно выше у молодых листьев, имеющих тонкую кутикулу, и у старых листьев, у которых кутикула начинает разрушаться.

**ЛАТЕРАЛЬНЫЕ МЕРИСТЕМЫ** – см. *Боковые меристемы.*

**ЛЕЙКОПЛАСТЫ** – бесцветные пластиды со слабо развитыми внутренними мембранами. В строме этих клеточных органелл находятся молекулы ДНК, рибосомы. Лейкопласты выполняют функцию синтеза и накопления в клетке запасных веществ, главным образом, крахмала. В зависимости от химического состава этих соединений лейкопласты разделяют: 1) на амилопласты, которые накапливают крахмал; 2) олеопласты, аккумулирующие масла; 3) протеинопласты, накапливающие белки.

**ЛЕСТНИЧНАЯ ПОРОВОСТЬ** – наличие удлиненных пор у более примитивных проводящих элементов, расположенных одна над одной по типу перекладин лестницы.

**ЛИБРИФОРМ** – специализированные механические элементы древесины, состоящие из прозенхимных, заостренных на концах клеток с толстыми одревесневшими оболочками. Характерной особенностью

стью Л. являются наличие щелеобразных пор оболочек и отсутствие живого содержимого в узкой полости клетки.

**ЛИГНИФИКАЦИЯ** – заключительный этап онтогенеза клеточной оболочки. Вследствие отложения лигнина клеточные стенки становятся жесткими и прочными. Л. имеет большое значение для устойчивости опорных органов растений.

**ЛИЗИГЕННЫЕ ВМЕСТИЛИЩА ВЫДЕЛЕНИЙ** – вместилища выделений, возникшие путем растворения оболочек и лизиса содержимого группы клеток.

**ЛИЗИКАРПНЫЙ ГИНЕЦЕЙ** – гинецей, образованный несколькими сросшимися плодолистиками. Их боковые стенки в процессе формирования гинецея исчезают, за исключением сросшихся краев, несущих плаценты и называемых колонкой (напр., у представителей сем. *Primulaceae*).

**ЛИЗОСОМЫ** – клеточные органеллы, представляющие собой пузырьки диаметром около 1 мкм, окруженные мембраной. Внутри лизосом находится энхилема, в которой содержатся гидролитические ферменты. Функции Л. состоят в лизисе, «переваривании» выполнивших свою роль компонентов клетки.

**ЛИСТОВКА** – сухой одногнездный плод, вскрывающийся одной щелью по брюшному шву, к которому прикреплены семена. Образуется из одного плодолистика.

**ЛИСТОВОЙ РУБЕЦ** – след, остающийся на стебле в месте прикрепления опавшего листа.

**ЛИСТОВЫЕ СЛЕДЫ** – участки проводящих пучков при переходе их из листа в стебель.

**ЛИСТОРАСПОЛОЖЕНИЕ** – порядок расположения листьев на стебле, в том числе относительно друг друга.

**ЛОЖНОДИХОТОМИЧЕСКОЕ ВЕТВЛЕНИЕ ПОБЕГОВ** – одновременное развитие двух супротивных боковых побегов, сочетающееся с отмиранием верхушечной почки или развитием из нее цветковых структур (напр., у видов родов *Syringa*).

**ЛУБ** – вторичная флоэма древесных растений.

**ЛУБЯНАЯ ПАРЕНХИМА** – см. *флоэмная паренхима*.

**ЛУБЯНЫЕ ВОЛОКНА** – склеренхимные волокна, образующиеся во флоэме коры стеблей и корней.

**ЛУКОВИЦА** – видоизмененный, обычно подземный побег с сильно укороченными стеблями (донцем) и мясистыми чешуевидными листьями, служащими для запасания воды и питательных ве-

ществ (преимущественно сахаров), а также для вегетативного возобновления и размножения.

**ЛУЧЕВЫЕ ИНИЦИАЛИ** – группы клеток в слое камбия, ежегодно образующиеся для формирования рядов клеток сердцевинных (радиальных) лучей. По форме соответствуют поперечному сечению будущего луча.

**ЛЮМИНЕСЦЕНЦИЯ** – процесс сверхслабого свечения живых тканей, возникающий в результате неферментативного окисления органических веществ, главным образом при свободнорадикальных реакциях. Люминесценция характерна в основном для молекул липидов.

**МАГНИЙ** – необходимый для жизнедеятельности растений макроэлемент. Он содержится в клетке в виде свободных или адсорбированных ионов. Примерно десятая часть магния входит в состав молекул зеленого пигмента хлорофилла. Магний выполняет важную регуляторную роль, активируя или инактивируя ряд ферментов, принимающих участие в фотосинтезе, дыхании, синтезе нуклеиновых кислот. Этот макроэлемент стабилизирует структуру мембран благодаря соединению радикалов белковых молекул с заряженными «головками» молекул фосфолипидов. При дефиците магния в растениях наблюдается хлороз листьев, который состоит в появлении пятен и полос светло-зеленого, а затем желтого цвета между зелеными жилками листовой пластинки. Процесс их пожелтения начинается с нижних ярусов и постепенно распространяется на верхние молодые листья.

**МАКРОЭЛЕМЕНТЫ** – основные минеральные элементы, необходимые для жизнедеятельности растений, содержание которых в биомассе составляет от десятых долей процентов до единиц процентов. К макроэлементам относятся: азот, сера, фосфор, калий, магний, кальций, кремний.

**МАРГАНЕЦ** – незаменимый для функционирования растений минеральный микроэлемент. Известно более трех десятков ферментов, большинство из которых относятся к оксидоредуктазам и гидролазам, для активации которых необходим этот элемент. Марганец входит в состав каталитического центра супероксиддисмутазы, фермента, участвующего в процессе детоксикации активных форм кислорода. Марганец активирует ферменты реакций цикла Кребса, азотного обмена. При дефиците марганца в растениях снижается выделение кислорода при фотосинтезе. Симптомы недостатка элемента

проявляются у двудольных растений в форме межжилкового хлороза, а у злаков – в виде зеленовато-серых пятен на листовых пластинках.

**МАРГИНАЛЬНАЯ МЕРИСТЕМА** – меристема по краю листового примордия, обеспечивающая рост листовой пластинки в ширину.

**МАТЕРИНСКИЕ КЛЕТКИ СПОР** – клетки (спороциты), возникающие в процессе деления археспория, из которых в результате мейоза образуется по четыре гаплоидных споры (тетрада).

**МАТРИЧНЫЙ ПОТЕНЦИАЛ** – см. *Потенциал набухания биокolloидов*.

**МЕГАСПОРА** – крупная гаплоидная клетка у разноспоровых растений, образующаяся в результате мейотического деления мегаспороцита и дающая начало женскому гаметофиту.

**МЕГАСПОРАНГИЙ** – орган разноспоровых растений, в котором развиваются макроспоры (мегаспоры).

**МЕГАСПОРОГЕНЕЗ** – процесс образования мегаспор у высших растений.

**МЕГАСПОРОФИЛЛ** – видоизмененный лист разноспоровых высших растений, несущий мегаспорангии.

**МЕГАСПОРОЦИТ** – материнская диплоидная клетка мегаспор, из которой после редукционного деления образуется четыре мегаспоры.

**МЕДИАТОР** – вещество, являющееся передатчиком сигнала от молекулы рецептора на метаболизм клетки. Например, система кальций-белок кальмодулин.

**МЕДЬ** – необходимый для жизнедеятельности растений микроэлемент. Медь связана в клетках с ферментами и участвует в окислительно-восстановительных химических реакциях. Ионы этого микроэлемента образуют комплексы с органическими соединениями, в основном с белками. Около половины меди, находящейся в хлоропластах, включено в состав белка пластоцианина, который осуществляет перенос электронов между двумя фотосистемами. Ионы меди входят в состав ферментов аскорбатоксидазы, полифенолоксидазы, цитохромоксидазы и др. При недостатке меди в растениях происходит нарушение лигнификации клеточных стенок, снижается интенсивность процессов дыхания и фотосинтеза. Первым симптомом дефицита меди является темно-зеленая окраска и некротические пятна на молодых листьях. Недостаток меди приводит к задержке роста и цветения, завяданию и раннему листопаду.

**МЕЖДОУЗЛИЕ** – часть стебля, расположенная между двумя смежными узлами. М. бывают удлинненными и очень короткими или почти незаметными.

**МЕЖКЛЕТНИКИ** – полые пространства между клетками, образующиеся в результате расхождения клеток при их росте, разрыва или растворения клеточных оболочек.

**МЕЖПУЧКОВЫЙ КАМБИЙ** – вторичный камбий, образующийся в стеблях из клеток паренхимы в участках, примыкающих к пучковому камбию. Постепенно М. к. смыкается с пучковым камбием, создавая сплошное кольцо.

**МЕЗОКАРПИЙ** – промежуточная ткань околоплодника, расположенная между внешним и внутренним слоями. Имеет различную консистенцию (напр., сочная мякоть плодов у видов рода *Cerasus*).

**МЕЗОФИЛЛ** – основная масса хлорофиллоносных клеток листа.

**МЕМБРАНА** – надмолекулярная биологическая пограничная структура, построенная из белков и липидов в виде тонкой пленки. Она является основой организации любой клетки, ее универсальной структурной единицей. Фундамент клеточной мембраны – это двойной слой молекул липидов, гидрофобные группы («хвосты» жирных кислот) которых направлены внутрь, друг к другу, а гидрофильные (полярные «головки») обращены наружу. На поверхности бислоя расположены белковые глобулы, которые либо полностью, либо частично погружены в него. С помощью мембран клетка подразделяется на пространственные микрзоны, так называемые компартменты, которые играют свою собственную роль в жизни клетки и одновременно взаимодействуют друг с другом. Мембранами окружено большинство органелл и протопласт. Главное свойство клеточных мембран любых растительных клеток заключается в их избирательной проницаемости для различных химических веществ.

**МЕМБРАННЫЙ ПОТЕНЦИАЛ** – разность электрических потенциалов между наружной и внутренней сторонами биологической мембраны. Он обусловлен неравномерным распределением ионов, неодинаковой их концентрацией с разных сторон мембраны. Последнее происходит вследствие избирательной проницаемости мембраны, из-за работы с разной скоростью ионных насосов, а также существования электрического заряда аминокислотных радикалов мембранных белков. Мембранный потенциал используется клеткой для выполнения различной работы – транспорта химических веществ, синтеза макроэргических соединений, передачи электрических сигналов.

Мембранный потенциал (потенциал покоя) постоянен, пока на клетку не действует раздражитель. В среднем его величина составляет от 50 до 200 мВ.

**МЕРИСТЕМАТИЧЕСКИЕ ТКАНИ** – группы недифференцированных клеток, из которых образуются все постоянные ткани растительного организма.

**МЕТАКСИЛЕМА** – элементы ксилемы, образующиеся из прокамбия вслед за протоксилемой, представленные широкопросветными трахеидами и сосудами с лестничным, сетчатым и точечным типами утолщения продольных стенок.

**МЕТАМЕРИЯ** – тип строения тела или органа растения, при котором он расчленен на подобные между собой части – метамеры (напр., расчленение побега на междоузлия с почками).

**МЕТАМОРФОЗ** – видоизменения основных органов, происходящие в процессе исторического развития и связанные со сменой выполняемых ими функций (напр., преобразование побега в клубень, листьев в колючки).

**МЕТАФЛОЭМА** – элементы флоэмы, образующиеся из прокамбия после протофлоэмы, т. е. после завершения роста органа в длину.

**МЕХАНИЧЕСКИЕ ТКАНИ** – специализированные группы клеток растения, придающие ему прочность и способность противостоять механическим нагрузкам внешней среды.

**МИКОРИЗА** – сожителство мицелия гриба с корнями древесных, кустарниковых, травянистых растений.

**МИКРОГАМЕТОФИТ** – мужское половое поколение, развивающееся из микроспоры у высших растений.

**МИКРОСПОРА** – мелкая спора у разноспоровых высших растений, образуется в результате мейоза из микроспороцита в микроспорангии. Дает начало мужскому гаметофиту. У семенных растений микроспоре гомологично пыльцевое зерно.

**МИКРОСПОРАНГИЙ** – спорангий, в котором развиваются микроспоры. У покрытосеменных растений М. является гнездо пыльника.

**МИКРОСПОРОГЕНЕЗ** – процесс образования микроспор.

**МИКРОСПОРОФИЛЛ** – видоизмененный лист разноспоровых растений, на котором образуются микроспорангии.

**МИКРОТОМ** – прибор, служащий для получения тонких срезов растительных тканей. Изготовление последних необходимо для изучения клеток и их структуры под микроскопом.

**МИКРОТРУБОЧКИ** – образования, составляющие внутренний скелет клетки. Микротрубочка представляет собой полый цилиндр диаметром около 20 нм. Ее стенки состоят из глобулярного белка тубулина, молекулы которого собраны в цепочки и свернуты в спираль. Микротрубочки принимают участие в образовании митотического веретена во время деления клетки, срединной пластинки и клеточной стенки.

**МИКРОФИЛАМЕНТЫ** – длинные тонкие нити, находящиеся в цитозоле и состоящие из молекул сократительных белков актина и миозина. Микрофиламенты определяют свойства вязкости цитоплазмы.

**МИКРОЭЛЕМЕНТЫ** – незаменимые минеральные элементы, необходимые для жизнедеятельности растений, содержание которых в биомассе составляет от сотых долей процентов и менее. К микроэлементам относятся: марганец, бор, цинк, молибден, медь, кобальт, хлор, натрий. Микроэлементы образуют комплексные соединения с белками и входят в состав многих ферментов.

**МИНЕРАЛИЗАЦИЯ** – процесс разложения органических веществ с образованием минеральных, неорганических соединений. В результате происходящей минерализации биомассы в почву, воду и атмосферу возвращаются биологические элементы.

**МИНЕРАЛЬНЫЕ УДОБРЕНИЯ** – неорганические соединения, содержащие необходимые для роста и развития растений питательные вещества – макро-, микроэлементы. К ним относятся азотные, фосфорные, калийные и комбинированные удобрения, а также микроудобрения. Азотные удобрения подразделяются на четыре группы: 1) нитратные – натриевая и кальциевая селитры; 2) аммонийные и аммиачные – сульфат аммония, аммиачная вода, жидкий безводный аммиак; 3) аммонийно-нитратные – аммиачная селитра; 4) амидные – мочевины, цианамид кальция. К фосфорным удобрениям относятся суперфосфат (кальциевая соль фосфорной кислоты), фосфоритная мука, преципитат, томасшлак. Калийные удобрения разделяют на хлоридные (хлорид калия) и сульфатные (сульфат калия, калимагнезия). К комбинированным, или сложным, удобрениям относятся нитрофосы, нитроаммофосы, нитрофоски, нитроаммофоски, азофоски. Микроудобрения содержат сернокислые соли цинка,



меди, марганца. Железо в качестве удобрений вносят в виде хелатных соединений.

**МИТОЗ** – непрямо́е деление клетки, в результате которого происходит сначала удвоение, а затем равномерное распределение наследственного материала между двумя вновь возникающими (дочерними) клетками. Деление клеток включает три основных временных периода: 1) реорганизацию (профазу), в которой из синтезированного в интерфазе материала строятся структурные элементы хромосом, митотический аппарат и происходит распад клеточных структур, характерных для покоящейся клетки; 2) деление и движение (метафазу и анафазу); 3) реконструкцию (телофазу), в которой восстанавливается типичная организация клетки и происходит деление цитоплазмы.

**МИТОХОНДРИИ** – органеллы, которые являются «силовыми станциями» клетки. В них происходит большая часть химических реакций дыхания, процессы, связанные с запасанием энергии в образующихся молекулах АТФ. Эти органеллы окружены двойной мембраной. Внутренняя мембрана формирует выросты – кристы, в которых расположены молекулы-переносчики цепи транспорта электронов и молекулы АТФ-азы. Внутреннее пространство этих органелл заполнено раствором – матриксом, в котором находятся дыхательные ферменты. Митохондрии содержат собственный наследственный и белоксинтезирующий аппарат (ДНК, РНК, рибосомы). Эти органеллы образуются из инициальных частиц, они могут размножаться делением с помощью перетяжки или почкованием. В клетке может находиться от 500 до 1 000 митохондрий. Их длина составляет от 4 до 7 мкм, диаметр – от 0,5 до 2 мкм.

**МЛЕЧНИКИ** – клетки некоторых цветковых растений, содержащие в вакуолях млечный сок.

**МОЛИБДЕН** – незаменимый для жизнедеятельности растений микроэлемент. Молибден называют элементом азотного обмена, поскольку он входит в состав активного центра таких ферментов, как нитратредуктаза и нитрогеназа. При дефиците молибдена в тканях растений накапливается большое количество нитратов, тормозится рост растений, происходит деформация листовых пластинок. Известно более двух десятков ферментов, содержащих молибден. К их числу относится альдегидоксидаза, сульфитоксидаза и др. Внешне признаки дефицита молибдена напоминают азотное голодание растений: отмечается торможение ростовых процессов, вследствие нарушения синтеза хлорофилла растения имеют бледно-зеленую окраску, по

краям листьев появляются разрывы. Одной из наиболее чувствительных к недостатку молибдена в почве сельскохозяйственных культур является капуста.

**МОНОКАРПИЧЕСКИЕ РАСТЕНИЯ** – организмы, которые плодоносят один раз в своей жизни, после чего отмирают. Среди них есть эфемероиды, одно-, двух- и многолетние виды растений. Следовательно, несмотря на существенное различие в продолжительности жизненного цикла у монокарпических растительных организмов, переход их к плодоношению сопровождается быстрым старением и гибелью.

**МОНОПОДИАЛЬНОЕ ВЕТВЛЕНИЕ** – ветвление, при котором боковые ветви отходят от неограниченно растущего побега первого порядка (центральной оси).

**МОРФОГЕНЕЗ** – генетически запрограммированные и скоординированные между собой процессы формообразования у растений, т. е. заложение, рост и развитие органов (органогенез), тканей (гистогенез) и клеток (цитогенез или клеточная дифференцировка).

**МУЛЬТИФЕРМЕНТНЫЕ КОМПЛЕКСЫ** – ансамбль ферментов, участвующих в последовательно протекающих химических реакциях, объединенных вместе не только функционально, но и структурно за счет близкого пространственного расположения друг к другу. Большую роль в организации мультиферментных комплексов играют биологические мембраны, способствующие упорядочению структуры ферментных белков. Примерами таких комплексов являются дыхательная цепь переносчиков электронов, фотосистемы I и II.

**НАБУХАНИЕ СЕМЯН** – увеличение массы и объема семян, происходящее в результате поглощения воды за счет матричных сил. При набухании биокolloидов имеют место чисто физические процессы адгезии (прилипания) воды к высокомолекулярным соединениям, например, целлюлозе в микрокапиллярах воздушно-сухого семени и взаимодействие с различными гидрофильными биополимерами – белками, гемицеллюлозой и др.

**НАСЛЕДСТВЕННОСТЬ** – обусловленная генотипом способность растений сохранять и передавать потомству все признаки и особенности своего развития. Наследственность обеспечивает материальную преемственность между поколениями организмов.

**НАСОСЫ ИОННЫЕ (БИОЛОГИЧЕСКИЕ)** – молекулы специфических белков, осуществляющие транспорт растворенных веществ (главным образом, минеральных солей) через мембрану против

градиента электрохимического потенциала. Этот процесс переноса веществ происходит за счет затраты энергии, поставляемой, например, при гидролизе АТФ. Одного моля АТФ достаточно для транспорта 6 молей солей.

**НАСТИИ** – движения органов относительно оси неподвижно прикрепленных растений в ответ на изменение во времени равномерно и не направленно действующих внешних факторов. К условиям, инициирующим настические движения, относятся смена температуры (тепло – холод), освещенности (свет – темнота), влажности воздуха в течение суток. Настические движения способны выполнять лишь органы, имеющие двухстороннюю симметрию (листовые пластинки, лепестки цветков).

**НАСТОЯЩИЙ ПЛОД** – плод, образующийся лишь из завязи. Остальные части цветка в его образовании участия не принимают.

**НЕКТАРНИКИ** – железки, выделяющие сладкую жидкость (нектар), служащую для привлечения насекомых-опылителей.

**НЕОПРЕДЕЛЕННОЕ СОЦВЕТИЕ** – см. *Ботрическое соцветие*.

**НЕПРАВИЛЬНЫЙ ВЕНЧИК** – см. *Зигоморфный венчик*.

**НЕЦИКЛИЧЕСКОЕ ФОТОФОСФОРИЛИРОВАНИЕ** – процесс образования АТФ из АДФ и  $\Phi_n$  в хлоропластах, сопряженный с нециклическим транспортом электронов, в ходе функционирования фотосистем I и II. Для биосинтеза АТФ используется энергия, освобожденная при транспорте электрона от возбужденной фотосистемы II на фотосистему I. При нециклическом пути происходит не замкнутый по циклу транспорт электронов. Донором электронов является вода, конечным акцептором – НАДФ<sup>+</sup>.

**НИЖНИЙ КОНЦЕВОЙ ДВИГАТЕЛЬ ВОДНОГО ТОКА** – механизм, обеспечивающий поднятие воды по растению за счет корневого давления. Визуально работа нижнего концевого двигателя может регистрироваться по интенсивности процесса гуттации, а также «плача» растений.

**НИКТИНАСТИЧЕСКИЕ ДВИЖЕНИЯ** – изменения положения органов в пространстве, вызываемые сменой дня и ночи, когда одновременно меняются условия температуры и освещения. Никтинастические движения осуществляются при помощи механизмов двоякого рода: в одних случаях путем неодинаковой скорости роста верхней и нижней сторон органа, в других – путем изменений тургора в клетках различных сторон органа.

**НУКЛЕИНОВЫЕ КИСЛОТЫ** – полимерные молекулы, состоящие из мономеров – нуклеотидов. В состав нуклеотида входят азотистое основание, связанный с ним пятиуглеродный моносахарид рибоза или дезоксирибоза и остаток ортофосфорной кислоты (Ф). К таким азотистым основаниям относятся: аденин, гуанин, цитозин, урацил, тимин. Каждый нуклеотид получает название по входящему в него азотистому основанию, например, аденозинмонофосфат (АМФ): аденин-рибоза-Ф. При образовании нуклеиновых кислот нуклеотиды соединяются друг с другом при помощи фосфорно-эфирной связи, возникающей между остатком фосфорной кислоты у пятого атома углерода сахара одного нуклеотида и гидроксильной группой третьего атома углерода сахара следующего нуклеотида. Нуклеиновые кислоты имеют сложную пространственную структуру, в основе которой может лежать принцип комплементарности.

**НУКЛЕОПЛАЗМА** – матрикс клеточного ядра, его внутренняя среда. В нуклеоплазме находятся участки плотного ядерного вещества – хроматина.

**НУКЛЕОПРОТЕИДЫ** – сложные белки, в состав которых в качестве простетической группы входят нуклеиновые кислоты. Белковым компонентом таких химических соединений, как правило, являются гистоны, содержащие значительную долю основных аминокислот (аргинин, лизин, гистидин). Известно два типа нуклеопротеидов: дезоксирибонуклеопротеиды (ДНП) и рибонуклеопротеиды (РНП) – соответственно включающие ДНК и РНК.

**НУКЛЕОСОМА** – структурная единица ядерного вещества хроматина. Она состоит из белковой глобулы, образованной восемью молекулами гистонов, на которую навит участок двуспиральной ДНК. Тяж нуклеосом образует «соленоид» – цилиндр, стенки которого состоят из спирально скрученных «бус» нуклеосом. Соленоид, в свою очередь, скручивается в петли, образуя более высокие уровни нативной упаковки хроматина в клеточном ядре.

**НУЦЕЛЛУС** – центральная часть семязачатка семенных растений, гомологичная мегаспорангию споровых растений.

**ОБЕРТКА** – совокупность верхних листьев или прицветников, охватывающих соцветие у основания.

**ОБКЛАДОЧНЫЕ КЛЕТКИ** – специфические клетки, окружающие какую-либо группу анатомических элементов. Типичным примером является паренхимная обкладка из хлорофиллоносных фо-

тосинтезирующих клеток, окружающая в виде футляра проводящие пучки в листьях представителей родов *Zea*, *Panicum* и др.

**ОБОЕПОЛЫЕ ЦВЕТКИ** – цветки, имеющие хорошо развитые андроцей и гинецей.

**ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ** – см. *Меристематические ткани*.

**ОДНОДОЛЬНЫЕ (*Liliopsida*)** – класс покрытосеменных растений, зародыш которых имеет одну верхушечную семядолю. Главный корень недоразвит, сосудисто-волокнистые пучки стебля закрытые, без камбия, листья простые с параллельным или дуговидным жилкованием. Цветки круговые, трехчленные, с простым околоцветником. Преобладают травянистые растения.

**ОДНОДОМНЫЕ РАСТЕНИЯ** – растения, у которых тычиночные и пестичные цветки находятся на одном экземпляре (напр., у *Zea mays* L).

**ОДНОЛЕТНИЕ РАСТЕНИЯ (ОДНОЛЕТНИКИ)** – растения, завершающие цикл развития за один год, после чего отмирают.

**ОДРЕВЕСНЕНИЕ** – см. *лигнификация*.

**ОКАЙМЛЕННЫЕ ПОРЫ** – наиболее сложные по строению типы пор, свойственные трахеальным элементам. Представляют собой куполообразное возвышение вторичной оболочки с отверстием в центре, ведущим в полушаровидную полость, которая отделена от смежной полости поры соседней клетки пленкой первичной оболочки с центральным линзовидным утолщением – торусом.

**ОКИСЛИТЕЛЬНОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ** – процесс образования молекул АТФ из АДФ и неорганического фосфата, сопряженный с транспортом электронов в дыхательной цепи переносчиков от восстановленных коферментов к кислороду. Внутренняя мембрана митохондрии выполняет сопрягающую функцию, т. е. соединяет два процесса – транспорт электронов и синтез АТФ. Последний сопряжен с транспортом электронов и перекачиванием через мембрану протонов. Суммарное уравнение процесса окислительного фосфорилирования выглядит следующим образом:  $\text{НАДН} + \text{H}^+ + 3\text{АДФ} + 3\text{Ф}_\text{H} + 1/2\text{O}_2 \rightarrow \text{НАД}^+ + 3\text{АТФ} + \text{H}_2\text{O}$  либо  $\text{ФАДН}_2 + 2\text{АДФ} + 2\text{Ф}_\text{H} + 1/2\text{O}_2 \rightarrow \text{ФАД} + 2\text{АТФ} + \text{H}_2\text{O}$ .

**ОКИСЛИТЕЛЬНЫЙ ПЕНТОЗОФОСФАТНЫЙ ЦИКЛ** – замкнутый апотомический путь окисления глюкозы. Цикл разделяют на две фазы: окисления глюкозо-6-фосфата и фазу регенерации этого соединения. В первой фазе в результате окислительного декарбокси-

лирования образуется рибулез-5-фосфат и углекислый газ. Во второй фазе химический процесс идет от пентоз через образование седогептулез-7-фосфата, эритрозо-4-фосфата, фруктозо-6-фосфата и фосфоглицеринового альдегида. Далее из двух триоз через промежуточное соединение образуется глюкозо-6-фосфат и цикл замыкается. Из поступивших в пентозофосфатный цикл шести молекул глюкозо-6-фосфата одна молекула окисляется до углекислого газа, а пять молекул регенерируют вновь и выходят из цикла. В результате восстанавливаются 12 молекул НАДФ<sup>+</sup>. Процесс окисления субстратов в пентозофосфатном цикле происходит без участия кислорода. Пентозофосфатный цикл важен не только как поставщик энергии, но и как источник НАДФН, необходимого для процессов биосинтеза ряда органических соединений.

**ОКОЛОПЛОДНИК** – см. *перикарпий*.

**ОКОЛОЦВЕТНИК** – совокупность покровных листочков в цветке, окружающих тычинки и пестики.

**ОКСИДОРЕДУКТАЗЫ** – класс ферментов, которые катализируют окислительно-восстановительные процессы, протекающие в клетке и связанные с переносом протонов и электронов. Оксидоредуктазы подразделяют на аэробные дегидрогеназы, или оксидазы, и анаэробные дегидрогеназы. Последние осуществляют перенос протонов (электронов) на промежуточный субстрат, а затем по дыхательной цепи на цитохромы, которые катализируют перенос только электронов.

**ОЛИГОТРОФЫ** – растения, произрастающие предпочтительно на бедных минеральных почвах (напр., сфагновые мхи).

**ОНТОГЕНЕЗ (ИНДИВИДУАЛЬНОЕ РАЗВИТИЕ)** – жизненный цикл, полный комплекс последовательных и необратимых изменений жизнедеятельности и структуры растения от его возникновения из оплодотворенной яйцеклетки или вегетативной почки и до естественной смерти. Онтогенез является последовательной реализацией в конкретных условиях внешней среды наследственной программы развития организма, сложившейся в ходе исторического развития данного биологического вида. Индивидуальное развитие у разных растений длится от нескольких суток до нескольких тысяч лет. По продолжительности жизненного цикла растения подразделяют на эфемеры (растения, ускоренно проходящие свое развитие), однолетние, двулетние и многолетние растения.

**ООГАМИЯ** – тип полового процесса, при котором крупная и неподвижная женская половая клетка (яйцеклетка) оплодотворяется небольшой и чаще всего подвижной мужской половой клеткой.

**ОПЛОДОТВОРЕНИЕ** – процесс слияния двух гамет – яйцеклетки и спермия и соединения их ядер, ведущий к удвоению числа хромосом и образованию диплоидной зиготы. Последняя является началом развития следующего поколения.

**ОПЛОДОТВОРЕНИЕ ДВОЙНОЕ** – оплодотворение у покрытосеменных растений, во время которого яйцеклетка оплодотворяется одним (генеративное оплодотворение), а диплоидное ядро центральной клетки зародышевого мешка другим (вегетативное оплодотворение) спермием пыльцевого зерна. В результате генеративного оплодотворения возникает диплоидная зигота. Следствием вегетативного оплодотворения является появление начальной клетки триплоидного эндосперма.

**ОПРЕДЕЛЕННОЕ СОЦВЕТИЕ** – см. *Цимозное соцветие*.

**ОПРОБКОВЕНИЕ** – изменение оболочек растительных клеток вследствие отложения в их толще суберина.

**ОПЫЛЕНИЕ** – процесс переноса пыльцы из пыльников на рыльце пестика, состоящий из трех этапов: выделения пыльцы из мужских элементов цветков, переноса ее к рыльцу и попадания на воспринимающую поверхность рыльца.

**ОРГАНЕЛЛА** – обособленное структурное субклеточное образование, выполняющее определенную функцию клетки, и имеющее особое строение и химический состав.

**ОРГАНОГЕНЕЗ** – последовательный процесс закладки и появления новых органов на протяжении онтогенеза. Для одно- и двулетних растений в течение индивидуального развития выделяются 12 различных этапов органогенеза. На первых двух этапах формируются вегетативные органы; на 3–4-х этапах происходит дифференциация зачаточного соцветия; на 5–8-х – формирование цветков; на 9-м этапе идет процесс оплодотворения; на 10–12-х этапах органогенеза формируются и растут семена и плоды.

**ОРНИТОФИЛИЯ** – перекрестное опыление цветков некоторых растений птицами.

**ОРНИТОХОРИЯ** – распространение плодов и семян растений птицами; частный случай зоохории.

**ОРТОТРОПНЫЕ ПОБЕГИ** – побеги, развивающиеся перпендикулярно к поверхности субстрата.

**ОСЕВОЙ ЦИЛИНДР** (центральный цилиндр, стела) – совокупность проводящих тканей и связанной с ними основной ткани осевых органов растения.

**ОСМОС** – односторонняя диффузия молекул воды или другого растворителя через полупроницаемую мембрану, как правило, по градиенту осмотического потенциала.

**ОСМОТИЧЕСКИ СВЯЗАННАЯ ВОДА** – молекулы воды, связанные с ионами в результате их гидратации. В основе этого явления лежит то, что молекула воды представляет собой диполь.

**ОСМОТИЧЕСКИЙ ПОТЕНЦИАЛ** – показатель состояния воды в системе, определяемый концентрацией растворенного вещества, который характеризует способность воды диффундировать или поглощаться. Поглощение воды корневой системой происходит по градиенту осмотической компоненты водного потенциала. Осмотический потенциал системы (клетки, ткани, раствора) – величина равная, но противоположная по знаку ее осмотическому давлению.

**ОСНОВНАЯ ТКАНЬ** – совокупность паренхимных клеток, заполняющих пространство между покровными и проводящими тканями (паренхима стебля и корня, мякоть листа, мякоть плодов).

**ОТБОР** – процесс переживания растений, генотипы которых обеспечивают им наибольшую приспособленность к условиям среды в течение индивидуальной жизни и которые вследствие этого оставляют наибольшее число потомков. Различают отбор естественный – отбор особей, наиболее приспособленных к конкретным условиям жизни, постоянно происходящий в природе без вмешательства человека, и искусственный – выделение перспективных растительных форм с хозяйственно ценными признаками. Последнее производится человеком (селекционером) при создании новых сортов и гибридов культурных растений.

**ОТКРЫТЫЙ ПРОВОДЯЩИЙ ПУЧОК** – проводящий пучок, у которого прокамбий остается жизнедеятельным и дает начало пучковому камбию, в связи с чем и пучок, и стебель могут утолщаться в процессе вторичного роста.

**ОТНОСИТЕЛЬНАЯ ТРАНСПИРАЦИЯ** – отношение интенсивности транспирации к скорости испарения с открытой водной поверхности такой же площади, как и площадь листьев. Величина относительной транспирации варьирует от 0,01 до 1,0.



**ОТРИЦАТЕЛЬНЫЕ ТРОПИЗМЫ** – движения и изгибы органов и частей растения в противоположную от источника раздражения сторону.

**ОЧЕРЕДНОЕ РАСПОЛОЖЕНИЕ ЛИСТЬЕВ** – листорасположение, при котором к узлу стебля прикрепляется одиночный лист.

**ПАЗУХА ЛИСТА** – угол, образованный листом и участком стебля, к которому лист прикреплен.

**ПАЗУШНАЯ ПОЧКА** – почка, располагающаяся в пазухе листа или почечной чешуи и дающая после распускания боковые побеги.

**ПАЛИСАДНАЯ ПАРЕНХИМА** – верхняя часть ассимиляционной паренхимы (мезофилла) листа, состоящая из одного или нескольких слоев удлинённых, плотно сомкнутых клеток цилиндрической формы, вытянутых перпендикулярно поверхности листа. Клетки этой ткани содержат значительно больше хлоропластов, чем другие клетки мезофилла, и выполняют функцию фотосинтеза.

**ПАРАКАРПНЫЙ ГИНЕЦЕЙ** – гинецей, образованный несколькими плодолистиками со сросшимися краями и одногнездой завязью.

**ПАРЕНХИМА** – ткань растений, состоящая из изодиаметрических клеток округлой, многоугольной, цилиндрической, кубовидной, звездчатой форм. Оболочки клеток этой ткани остаются обычно тонкими, целлюлозными. Выполняет самые разнообразные функции: ассимилирующую, запасную, выделительную и др.

**ПАРТЕНОГЕНЕЗ** – девственное зарождение; одна из форм полового размножения, при которой яйцеклетки развиваются без оплодотворения.

**ПАРТЕНОКАРПИЯ** – девственное плодоношение, процесс разрастания околоплодника и образования плодов в отсутствие оплодотворения. Различают партенокарпию вегетативную, когда партенокарпические плоды развиваются без всякого опыления, и стимулятивную партенокарпию, когда для плодоношения необходимо опыление или искусственное раздражение рыльца. Партенокарпические плоды лишены семян.

**ПАССИВНЫЙ ТРАНСПОРТ** – процесс диффузионного переноса химических веществ через биологическую мембрану по градиенту концентрационного потенциала. Пассивный транспорт веществ в клетке осуществляется самопроизвольно, без затрат на этот процесс метаболической энергии.

**ПЕКТИНЫ** – группа высокомолекулярных соединений, построенных по типу полисахаридов. Содержатся в первичных клеточных стенках, межклеточном веществе, клеточном соке.

**ПЕРВИЧНАЯ АССИМИЛЯЦИЯ** – процесс включения минеральных элементов в состав органических молекул. К таким химическим соединениям относятся: аминокислоты, нуклеиновые кислоты, липиды, кофакторы ферментов, пигменты и др. Для протекания этого химического процесса необходимы затраты метаболической энергии.

**ПЕРВИЧНАЯ КОРА** – периферическая часть стебля и корня, находящаяся между центральным цилиндром и эпидермисом в стебле и центральным цилиндром и ризодермой в корне.

**ПЕРВИЧНАЯ КСИЛЕМА** – анатомические элементы ксилемного назначения, образуемые деятельностью прокамбия (ксилема закрытых сосудистых пучков).

**ПЕРВИЧНАЯ ОБОЛОЧКА** – первый наружный слой, образуемый протопластом молодой клетки. Состоит из рыхлой сети микрофибрилл целлюлозы, погруженных в матрикс из пектиновых веществ и гемицеллюлоз, что позволяет оболочке растягиваться при росте клетки.

**ПЕРВИЧНАЯ ФЛОЭМА** – совокупность флоэмных элементов, формирующихся из прокамбия в процессе первичного роста и дифференциации сосудистого растения. Обычно подразделяется на более раннюю протофлоэму и более позднюю метафлоэму.

**ПЕРЕКРЕСТНОЕ ОПЫЛЕНИЕ** – перенос пыльцы с тычинок одного цветка на рыльца другого цветка того же или другого растения.

**ПЕРЕНОСЧИКИ ЭЛЕКТРОНОВ** – специализированные молекулы, способные к обратимым окислительно-восстановительным превращениям, например, цитохромы. Переносчики электронов представлены в электронно-транспортной цепи.

**ПЕРИБЛЕМА** – одна из гистогенных зон в конусе нарастания корня. Из П. обычно возникают клетки первичной коры корня.

**ПЕРИДЕРМА** – вторичная покровная ткань у растений, состоящая из феллемы, феллогена и феллодермы.

**ПЕРИКАРПИЙ** – совокупность оболочек плода у высших растений; состоит из трех слоев: верхнего – экзокарпия, среднего – мезокарпия и внутреннего – эндокарпия.

**ПЕРИКЛИНАЛЬНОЕ ДЕЛЕНИЕ** – деление клеток в плоскости, параллельной поверхности ткани или органа, приводящее к образованию двух смежных слоев.

**ПЕРИКЛИНАЛЬНЫЕ ПЕРЕГОРОДКИ** – перегородки, образующиеся между новообразованными клетками в конусе нарастания стеблей и корней и ориентированные б. м. параллельно поверхности органа.

**ПЕРИОД ВЕГЕТАТИВНОГО РАЗВИТИЯ** – временной отрезок онтогенеза, в течение которого имеет место рост только корней, листьев, стеблей – вегетативных органов растения.

**ПЕРИОД ГЕНЕРАТИВНОГО РАЗВИТИЯ** – период онтогенеза, в течение которого происходит закладка и рост цветков и плодов или органов вегетативного размножения. Генетически обусловленный переход растения из вегетативного состояния в генеративное находится под контролем регуляторных систем. Последние делят на две группы: 1) возрастной контроль зацветания (растение способно образовать первые цветки лишь по достижении определенного минимального возраста) и 2) экологический контроль зацветания – для цветения необходимо наличие определенных внешних факторов, например, света (фотопериодическая реакция), температуры (яровизация), водообеспеченности, минерального питания. Как первый, так и второй контроль зацветания, по-видимому, обусловлен появлением или накоплением в растениях определенных регуляторов – фитогормонов.

**ПЕРИОДИЧНОСТЬ ПЛОДОНОШЕНИЯ** – чередование периодов обильного и слабого плодоношения у многолетних растений, в том числе и у плодовых деревьев. Периодичность плодоношения связана с отличающимися в разные годы внутренними условиями развития цветочных почек, цветков и плодов, а также с колебаниями значений факторов окружающей среды.

**ПЕРИСПЕРМ** – запасная питательная ткань зрелого семени, образуется из нуцеллуса.

**ПЕРИЦИКЛ** – наружный слой осевого цилиндра у растений.

**ПЕРОКСИСОМЫ** – небольшие клеточные органеллы размером около 1 микрометра, которые образуют комплексы с хлоропластами и митохондриями. В пероксисомах содержится ряд окислительных ферментов, в частности каталаза, глиоксилатоксидаза. Основная функция пероксисом состоит в участии в процессе фотодыхания.

**ПЕРФОРАЦИИ** – сквозные отверстия в оболочках, соединяющие полости соседних (смежных) клеток. Крупные П. образуются между члениками сосудов, по которым передвигаются вода и растворенные в ней минеральные соли.

**ПЕСТИК** – основная часть цветка, участвующая в образовании плода. П. формируется одним или несколькими плодолистиками (карпеллами). В полости завязи пестика содержатся семязачатки.

**ПИГМЕНТЫ** – вещества (биологического происхождения или искусственно синтезированные), интенсивно и избирательно поглощающие лучистую энергию в видимой области спектра. Например, растительные зеленые пигменты хлорофиллы, оранжевые пигменты каротины.

**ПИГМЕНТЫ-ЛОВУШКИ** – особые длинноволновые формы хлорофилла *a*, которые обозначаются как P<sub>700</sub> и P<sub>680</sub> и соответственно имеют максимумы поглощения при длинах волн 700 и 680 нм. Пигмент-ловушка P<sub>700</sub> входит в комплекс фотосистемы I, а P<sub>680</sub> – в состав фотосистемы II.

**ПИРОВИНОГРАДНАЯ КИСЛОТА (ПИРУВАТ)** – монокарбоновая кетокислота, промежуточный метаболит обмена углеводов и липидов, конечный продукт гликолиза CH<sub>3</sub>CO-COON. В анаэробных условиях это соединение включается в химические реакции брожения. Например, при спиртовом брожении вначале из пирувата образуется углекислый газ и уксусный альдегид CH<sub>3</sub>COH, затем последний восстанавливается и превращается в этиловый спирт: CH<sub>3</sub>COH + НАДН + Н<sup>+</sup> → CH<sub>3</sub>CH<sub>2</sub>OH + НАД<sup>+</sup>. В аэробных условиях пируват окисляется и декарбоксилируется, образующийся двухуглеродный остаток (ацетил) присоединяется к коферменту А. Продуктом химической реакции является ацетил-КоА. Суммарно уравнение выглядит следующим образом: CH<sub>3</sub>-CO-COON + НАД<sup>+</sup> + КоА-SH → CO<sub>2</sub> + НАДН + Н<sup>+</sup> + CH<sub>3</sub>-CO ~ SKoA.

**ПИТАТЕЛЬНЫЙ РАСТВОР** – комплекс необходимых для нормального роста и развития растений макро- и микроэлементов. Все элементы, входящие в состав питательного раствора, являются одинаково необходимыми для растений и непосредственно участвуют в процессах превращения веществ и энергии. Отсутствие любого из них приводит к остановке развития растения и в дальнейшем к его гибели. Недостаток любого из необходимых элементов вызывает специфические нарушения жизнедеятельности растения.

**ПЛАГИОТРОПНЫЕ ПОБЕГИ** – побеги растений, ориентированные параллельно к поверхности субстрата.

**ПЛАЗМАЛЕММА** – наружная клеточная мембрана, покрывающая протопласт в целом, ограничивающая от клеточной стенки живое содержимое. Основа этой важнейшей биологической мембраны представляет собой фосфолипидный бислой с включенными в него структурными молекулами белка.

**ПЛАЗМОДЕСМЫ** – характерные только для растительных клеток цитоплазматические образования, представляющие собой тяжи внутри каналов, которые соединяют содержимое соседних клеток. Снаружи плазмодесма покрыта плазмалеммой, а в центре ее находится канал, связанный с ближайшей цистерной эндоплазматической сети. Остальная часть плазмодесмы заполнена цитозолем. По плазмодесмам осуществляется межклеточный транспорт разнообразных химических веществ и происходит передача электрических сигналов.

**ПЛАЗМОЛИЗ** – явление отделения плазмалеммы от клеточной стенки и обособления протопласта, происходящее вследствие потери тургора клеткой в результате выхода из нее воды по градиенту осмотической компоненты водного потенциала. Более низкое значение водного потенциала в окружающей клетку среде экспериментально создается при помещении тонких срезов растительных тканей в гипертонические, более концентрированные, чем клеточный сок, водные растворы.

**ПЛАСТИДЫ** – характерные лишь для растительных клеток органеллы, окруженные двойной мембраной. В зависимости от способности накапливать те или иные пигменты и функциональных особенностей пластиды делятся: 1) на лейкопласты; 2) хромопласты; 3) хлоропласты. Все они имеют общее происхождение из пропластид. Наиболее важное значение для автотрофной растительной клетки имеют хлоропласты, в которых происходит превращение лучистой энергии в энергию химических связей – процесс фотосинтеза.

**ПЛАСТОХИНОН** – химическое соединение, входящее в комплекс фотосистемы II и принимающее участие в транспорте электронов в световой фазе фотосинтеза. При этом молекула претерпевает окислительно-восстановительные превращения.

**ПЛАСТОЦИАНИН** – медьсодержащий белок, входящий в комплекс фотосистемы I и участвующий в транспорте электронов в световой фазе фотосинтеза. При этом атом меди в молекуле пласто-

цианина претерпевает окислительно-восстановительные превращения:  $\text{Cu}^+ - \text{Cu}^{++}$ .

**ПЛАЦЕНТА** – место прикрепления семязачатков в завязи цветка.

**ПЛАЦЕНТАЦИЯ** – определенный способ расположения семязачатков на плодолистике.

**ПЛАЧ РАСТЕНИЙ** – процесс выделения ксилемного сока или пасоки из сосудов срезанного стебля. Интенсивность выделения пасоки у травянистых растений в сутки составляет 50–500 мл, у древесных – до нескольких литров.

**ПЛЕЙОХАЗИЙ** – сложное симподиальное соцветие, для которого характерно развитие одиночного верхушечного цветка на главной оси. Ниже его отходит несколько осей второго порядка, перерастающих главную ось и тоже заканчивающихся цветками.

**ПЛЕКТОСТЕЛА** – один из типов анатомического строения осевого цилиндра некоторых растений (плаунов), характеризующийся наличием системы ксилемных тяжей, пространственно расположенных среди флоэмы и основной ткани в виде губки.

**ПЛЕРОМА** – одна из гистогенных зон, расположенная в центральной части апикальной меристемы. Из П. образуются проводящие и основные ткани осевого цилиндра.

**ПЛОД** – орган покрытосеменных растений, содержащий семена и образующийся из цветка после оплодотворения.

**ПЛОДОЛИСТИК** – листовидная структура, несущая семязачатки. Является составной частью пестика, который образуется вследствие смыкания или срастания краев плодолистика.

**ПНЕВМАТОФОРЫ** – дыхательные корни, развивающиеся у некоторых водных и болотных растений; растут из подземных корней или корневищ вертикально вверх и своими верхушками поднимаются над поверхностью воды или почвы.

**ПОБЕГ** – основной орган высших растений с верхушечным ростом. Состоит из стеблевой части и расположенных на нем листьев и почек.

**ПОГЛОЩЕНИЕ МИНЕРАЛЬНЫХ ЭЛЕМЕНТОВ.** Процесс поглощения элементов разделяют на два этапа: 1) поступление ионов из почвенного или питательного раствора в свободное пространство клетки; 2) передвижение поступивших ионов из свободного пространства через внешнюю мембрану плазмалемму в протопласт. Поглощение минеральных элементов корневой системой может быть

активным и пассивным. Последнее происходит по градиенту химического потенциала без затраты энергии. Основное значение в жизни растения отводится активному поглощению ионов. Оно идет против градиента химического потенциала, поэтому в процессе такого поглощения необходимы затраты энергии макроэргических связей АТФ. Поглощение минеральных элементов корневой системой определяется потребностями растений. Последнее тесно связано с процессами фотосинтеза и роста.

**ПОДВОЙ** – растение, на которое производится прививка.

**ПОКОЙ** – физиологическое состояние семян, почек, отдельных органов или целого растения, во время которого у них отсутствует видимый рост. При этом сохраняются скрытые процессы образования анатомических структур (например, в почках функционируют меристемы, закладываются листья). Покоящиеся органы непрерывно дышат, в них происходит превращение запасных веществ, но интенсивность таких процессов довольно низка. Различают несколько типов покоя, среди которых основными являются глубокий покой, вызванный эндогенными, внутренними причинами, и вынужденный покой, обусловленный неблагоприятным сочетанием факторов окружающей среды.

**ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, или ЦВЕТКОВЫЕ, РАСТЕНИЯ** (*Magnoliophyta*) – отдел высших растений, для которых характерны доминирование спорофита, редукция гаметофазы, развитие семязачатков внутри завязи, а также двойное оплодотворение. В отличие от других отделов высших растений, П. имеют особый орган – плод, развивающийся из цветка.

**ПОЛИАРХНЫЕ ПРОВОДЯЩИЕ ПУЧКИ** – радиальные проводящие пучки, состоящие из 5–6 и более пучков (радиусов) ксилемы и флоэмы.

**ПОЛИКАРПИЧЕСКИЕ РАСТЕНИЯ** – многолетние растительные организмы, которые способны многократно цвести и плодоносить в своей жизни. Поликарпические организмы после завершения процесса плодоношения не отмирают, но закладка цветков и образование плодов тормозит рост вегетативных органов этих растений.

**ПОЛЯРНОСТЬ** – морфологическая разнокачественность, неодинаковость противоположных полюсов оси растения, или специфическая ориентация процессов и структур в пространстве, приводящая к возникновению морфофизиологических градиентов и выражающаяся в различии свойств на противоположных концах или сто-

ронах клеток, тканей, органов и всего растения. Семенное растение имеет главную ось, на одном конце которой клетки меристемы образуют листья и стебель, а на другом – корень. В результате полярности происходит организация в пространстве отдельных частей того или иного органа, разделение физиологических функций по оси. Полярность не является изначальным, всегда существующим свойством растения, она возникает в результате воздействия внешних условий. Появление полярности растения предполагает первый этап клеточной дифференцировки.

**ПОРЫ** – микроскопически малые неутолщенные места в оболочках растительных клеток. П. обычно округлые или овальные; иногда щелевидные. Располагаются в соседних клетках одна против другой; через них осуществляется обмен веществ между клетками.

**ПОТЕНЦИАЛ ДАВЛЕНИЯ** – тургорное противодействие клеточной оболочки, которое возникает при ее эластичном растяжении в процессе поглощения воды. Он отражает влияние на активность воды механического (гидростатического) давления. При равенстве потенциала давления осмотическому потенциалу ее водный потенциал равен нулю. Если клетка помещена в чистую воду, имеющую, как известно, значение водного потенциала, равное нулю, то клетка перестает поглощать воду, так как отсутствует градиент водного потенциала клетка – среда.

**ПОТЕНЦИАЛ ДЕЙСТВИЯ** – быстрое колебание амплитуды мембранного потенциала, происходящее при воздействии на клетку раздражителя. Раздражение при этом должно быть обязательно выше порогового значения, т. е. выше минимального, который может «заметить» клетка, и достаточно продолжительное. Потенциал действия возникает в результате резкого увеличения степени проницаемости плазмалеммы для ионов хлора в ответ на воздействие раздражителя.

**ПОТЕНЦИАЛ НАБУХАНИЯ БИОКОЛЛОИДОВ** – сосущая сила, которая связана с поглощением воды клетками за счет процесса гидратации белков и других высокомолекулярных соединений (главным образом в прорастающих семенах).

**ПОТЕНЦИАЛЬНАЯ ПРОДУКТИВНОСТЬ ФИТОЦЕНОЗА** – величина максимально возможной продуктивности (урожая), которая может быть достигнута данным сортом, гибридом или линией в специально подобранных (не обязательно оптимальных для отдельных растений) условиях. Как правило, потенциальная продуктивность фитоценоза может быть выявлена в контролируемых условиях внеш-



ней среды (использование климатических камер, вегетационных шкафов).

**ПОЧКА** – зачаточный побег с очень укороченными междоузлиями.

**ПОЯСОК КАСПАРИ** – опробкование и одревеснение поперечных и продольных радиальных стенок клеток эндодермы корней ряда растений в виде кругового пояса.

**ПРИВИВКА** – пересадка одной части растения (напр., черенка – части побега) или почки (глазка) на другое растение.

**ПРИВОЙ** – черенок или щиток (часть коры) с почкой (глазком) культурного сорта, привитые на другом растении.

**ПРИМОРДИЙ** – зачаток листа на конусе нарастания побега.

**ПРОБКА** – наружный слой перидермы. Образуется путем деления клеток феллогена. Клетки П. мертвые. Плотно сомкнутые, оболочки пропитаны суберином.

**ПРОБКОВЫЙ КАМБИЙ** – феллоген, вторичная образовательная ткань, составная часть перидермы. Наружу откладывает клетки пробки, внутрь – феллодермы.

**ПРОВОДИМОСТЬ ЛИСТА ДЛЯ МОЛЕКУЛ  $CO_2$**  – величина, обратная сопротивлению прохождения молекул углекислого газа, которая измеряется в сантиметрах в секунду. Различают устьичную и остаточную проводимость. Первая зависит от ширины раскрытия устьичных щелей (апертуры). Вторая величина характеризуется проводимостью клеток мезофилла, включает прохождение молекул  $CO_2$  в жидкой фазе, перенос через клеточные стенки, мембраны хлоропластов, транспорт к местам карбоксилирования и определяется, главным образом, активностью карбоксилирующих ферментов фотосинтеза.

**ПРОВОДЯЩИЕ ТКАНИ** – растительные ткани, служащие для передвижения по растению воды и питательных веществ. Включают ксилему и флоэму.

**ПРОВОДЯЩИЙ ПУЧОК** – совокупность элементов проводящих, механических и паренхимных тканей, собранных в одном пучке. Выполняют функцию проведения веществ по телу растения.

**ПРОДОЛЖИТЕЛЬНОСТЬ ЖИЗНИ РАСТЕНИЙ** – генетически обусловленная общая продолжительность онтогенеза, свойственная данному виду растений и зависящая также от условий существования конкретного организма. По продолжительности жизни виды

растений делятся на одно-, двух- и многолетние. Продолжительность жизни видов бывает от нескольких десятков суток (арабидопсис) до нескольких тысяч лет (секвойя, мамонтово дерево).

**ПРОДУКТИВНОСТЬ РАСТЕНИЙ** – скорость накопления фитоценозом общей или хозяйственно полезной биомассы при расчете на единицу посевной площади (кг/га в сутки).

**ПРОДУКТИВНОСТЬ ТРАНСПИРАЦИИ** – величина, оцениваемая количеством граммов сухой биомассы, накопленной растением за время, в течение которого им испарилась масса воды, равная одному литру. В зависимости от условий выращивания и видовых особенностей растений продуктивность транспирации составляет 2–8 г/л, чаще 3–5 г/л.

**ПРОКАМБИЙ** – первичная латеральная меристема, из которой дифференцируются первичные проводящие ткани. Клетки П. отличаются удлинённой (прозенхимной) формой, более густой цитоплазмой.

**ПРОРАСТАНИЕ СЕМЯН** – процесс возобновления роста зародыша вследствие поступления воды в семя и его набухания. Прорастание семян разделяется на ряд этапов: набухание, наклевывание, период гетеротрофного питания, переход к автотрофному питанию. Для прорастания семян необходимо наличие оптимального сочетания основных внешних факторов: влаги, кислорода, тепла. Прорастание (наклевание) происходит, когда влажность семени в среднем достигнет 40–60 %.

**ПРОТОННЫЙ НАСОС (ПОМПА)** – молекулярный механизм, обеспечивающий перенос протонов через биологические мембраны с использованием метаболической энергии АТФ или НАД(Ф)Н.

**ПРОТОПЛАСТ** – внутреннее содержимое клетки, состоящее из цитоплазмы и ядра; растительная клетка без клеточной стенки.

**ПРОТОСТЕЛА** – один из типов строения осевого цилиндра (стелы) растений, состоящий из элементов ксилемы и окружающих ее элементов флоэмы, не имеет сердцевины и сердцевинных лучей.

**ПУЛ** – общий запас (фонд) какого-либо химического вещества в органелле, клетке, органе.

**РАДИАЛЬНЫЙ ПУЧОК** – проводящий пучок, состоящий из нескольких тяжёлых первичной ксилемы, расположенных по радиусам, и столько же тяжёлых флоэмы, находящихся в промежутках между

ними; характерен для первичной структуры корней голосеменных и покрытосеменных растений.

**РАЗВИТИЕ** – качественные изменения в новообразовании элементов структуры и функций растения и его отдельных частей – органов, тканей и клеток, возникающие в процессе его жизненного цикла, или онтогенеза. Видимым показателем развития растений является их переход к размножению. В случае с цветковыми растениями – это формирование цветков и появление плодов. Развитие организма обусловлено его генетической программой и может изменяться под влиянием различных внешних условий.

**РАЗДРАЖЕНИЯ ЗАКОНЫ** – объективно регистрируемая ответная реакция клетки на внешнее воздействие. Эта реакция пропорциональна: 1) силе раздражения; 2) продолжительности раздражения; 3) произведение силы раздражителя на продолжительность раздражения есть величина постоянная; 4) чем выше скорость изменения силы раздражителя, тем сильнее ответная реакция клетки; 5) ответная реакция клетки зависит от ее физиологического состояния; 6) возможности отреагировать на раздражитель, так называемой компетентности клетки.

**РАЗДРАЖИМОСТЬ** – способность клетки воспринимать происходящие изменения в окружающей ее среде и отвечать на них.

**РАЗДРАЖИТЕЛЬ** – любой изменяющийся внешний фактор, действующий на клетку. По своей природе раздражители делятся на следующие типы: 1) физические; 2) физико-химические; 3) химические; 4) биологические.

**РАЗНОЛИСТНОСТЬ** – см. *Гетерофилия*.

**РАЗНОСПОРОВОСТЬ** – образование спор различной величины у представителей ряда отделов высших растений.

**РАЗНОСТОЛЬЧАТОСТЬ** – см. *Гетеростилия*.

**РАНЕВАЯ МЕРИСТЕМА** – см. *Каллус*.

**РАССЕЯНИЕ СВЕТА** – взаимодействие света с веществом, сопровождающееся изменением направления его распространения в пространстве.

**РАХИС** – главный (общий) черешок сложного листа.

**РАЦЕМОЗНОЕ СОЦВЕТИЕ** – см. *Ботрическое соцветие*.

**РЕАЛИЗАЦИЯ РАЗВИТИЯ** – процесс последовательного осуществления детерминированного ранее направления развития растительного организма. В этот период происходит постепенное по-

строение определенных анатомо-морфологических структур, характерных для выбранного направления развития растения.

**РЕГУЛЯЦИЯ ДЫХАНИЯ** – изменение скорости процесса биологического окисления органических молекул с помощью различных физиолого-биохимических механизмов. Интенсивность дыхания в клетках растений, к примеру, зависит от активности дыхательных ферментов, соотношения имеющихся количеств АТФ и АДФ, концентрации дыхательных субстратов и метаболитов, присутствия ингибиторов и активаторов и др.

**РЕГУЛЯЦИЯ РАЗВИТИЯ** – направленное изменение скорости или характера процессов развития, обусловленное внутренними или внешними факторами. Если развитие происходит под влиянием лишь внутренних возрастных изменений, которые возникают в самом организме, то оно называется автономным развитием. Если для прохождения процессов развития растения требуется, кроме внутренних изменений, дополнительная индукция (побуждение, влияние) со стороны внешних факторов, то это называется индуцированным развитием. Регуляторами роста и развития являются как природные вещества, так и синтетические препараты, применяемые как агротехнические приемы при обработке сельскохозяйственных культур.

**РЕЖИМ ОБЛУЧЕНИЯ** – значения световых параметров при выращивании растений в контролируемых условиях: 1) спектральные характеристики источников излучения; 2) интенсивность фотосинтетически активной радиации; 3) интенсивность инфракрасной радиации; 4) продолжительность фотопериода; 5) распределение уровня облученности и спектра излучения в течение суток; 6) распределение уровня облученности и спектра излучения в течение вегетационного периода.

**РЕПЛИКАЦИЯ** – способность молекулы ДНК к синтезу собственных копий с идентичной последовательностью нуклеотидов, которая реализуется в процессе удвоения молекулы ДНК. Последний состоит в раскручивании спирали ДНК и построении на каждой из нитей молекулы второй, комплементарной ей нити. В результате репликации вместо одной молекулы ДНК в клетке образуются две идентичные двойные спирали ДНК. Процесс репликации обеспечивает надежную передачу генетической информации от материнской клетки к дочерней, от поколения к поколению.

**РЕТАРДАНТЫ** – синтетические регуляторы роста разной химической природы, которые вызывают подавление процессов роста

стеблей и побегов, придают растениям устойчивость к полеганию. К ретардантам относятся соединения, которые сдерживают вегетативный рост кроны плодовых деревьев и стимулируют плодоношение, ускоряют выгонку декоративных культур и др.

**РЕУТИЛИЗАЦИЯ** – вторичное использование растениями элементов минерального питания. Все элементы подразделяют на реутилизируемые, т. е. способные к реутилизации и нереутилизируемые, которые не могут повторно использоваться. К первым, например, относятся азот, калий, магний, ко вторым – сера, железо. При дефиците какого-либо реутилизируемого элемента происходит его отток из стареющих листьев в меристемы и молодые, растущие органы. В этом случае недостаток поступления элемента в растение вызовет изменение окраски, выражающееся в пожелтении, побурении нижних листьев. Если минеральный элемент не способен к реутилизации, то при его дефиците первыми пожелтеют и начнут отмирать листья верхних ярусов.

**РЕЦЕПТОР ГОРМОНА** – молекулярная структура, имеющая высокоспецифический участок связывания гормона. В результате присоединения гормона образуется гормон-рецепторный комплекс, который инициирует биохимические изменения в клетке, необходимые для осуществления конечного эффекта гормона. Рецептор переводит гормональный сигнал на язык метаболизма клетки. В клетке роль рецептора гормона, как правило, выполняют молекулы белка.

**РЕЦЕПТОРЫ** – приемники, специфические молекулы или клеточные структуры, селективно воспринимающие внешний или внутренний сигнал и изменяющие под его воздействием свою конформацию (структуру). Они трансформируют полученные клеткой сигналы в химические реакции или физические процессы. Рецепторами могут выступать молекулы белков, гликолипидов, пигментов, которые находятся в мембранах или цитоплазме. В клетках найдены фото-, хемо-, механорецепторы и др. Они локализованы в плазмалемме, мембранах митохондрий, пластид, ядра либо имеются в цитоплазме. К примеру, при взаимодействии определенных химических группировок в полипептидной цепи с пигментом, поглощающим видимое излучение, белковая молекула может изменять свою конформацию, т. е. выступать в качестве фоторецептора.

**РИБОСОМЫ** – небольшие органеллы размером около 20 нм, не имеющие мембранной природы и состоящие из белка и рибосомальной РНК. Они образуются в ядрышках. Рибосомы построены из двух

субъединиц, 40S и 60S субъединиц. В этих органеллах происходит заключительный этап биосинтеза белка – трансляция. Рибосомы входят в состав митохондрий и хлоропластов, находятся в цитоплазме (на ЭПР), при этом, соединяясь друг с другом, образуют полисомы. В клетке несколько десятков тысяч рибосом.

**РИБУЛЕЗОДИФОСФАТКАРБОКСИЛАЗА (РДФ-КАРБОКСИЛАЗА)** – ключевой фермент темновой стадии фотосинтеза. С участием этого энзима происходит первая реакция цикла Кальвина, связывание молекулы  $\text{CO}_2$  с ее первичным акцептором – рибулезо-1,5-дифосфатом (процесс карбоксилирования).

**РИЗОДЕРМА** – наружная пограничная ткань корня, осуществляющая поглощение веществ из окружающей среды и их селективное поступление во внутренние ткани.

**РИЗОИДЫ** – волосковидные образования из одной или нескольких клеток, расположенных в один ряд; служат для прикрепления таллома к субстрату, а также абсорбции воды и питательных веществ.

**РИЗОСФЕРНЫЕ МИКРООРГАНИЗМЫ** – микробоценоз, населяющий внешнюю поверхность корней растений. Ризосферные микроорганизмы питаются за счет выделения органических веществ (сахаров, аминокислот и др.) корнями, при этом микробы обеспечивают растения биологически активными веществами, например, витаминами группы В.

**РИТИДОМ** – устаревшее название корки.

**РИТМИЧНОСТЬ РОСТА** – регулярное чередование процессов интенсивного и замедленного роста, обеспечивающее периодичность протекания этого процесса. Существует суточная ритмичность роста, обусловленная изменением светового режима днем и ночью, и сезонная ритмичность роста, связанная в умеренном поясе с ходом температуры. Примером последней могут служить существование годовых колец на поперечном спиле ствола деревьев. Ритмичность ростовых процессов определяется не только изменениями условий внешней среды, но и находится в зависимости от внутренних (эндогенных) факторов.

**РОСТ** – процесс увеличения размеров и массы тела, связанный с новообразованием элементов структуры организма. К элементам структуры растительного организма относятся макромолекулы, клеточные органеллы, клетки, ткани и органы. Следовательно, рост происходит на субклеточном, клеточном, тканевом, органном и организ-

менном уровнях биологической организации. В растении одновременно происходят процессы новообразования структур и их разрушения, поэтому видимый рост представляет собой баланс новообразования и деструкции. Для роста необходимы строительные материалы, питательные вещества, которые растение получает в процессе фотосинтеза, а также ростовые вещества, регуляторы – фитогормоны, витамины.

**РОСТОВЫЕ ВЕЩЕСТВА** – фитогормоны, которые стимулируют рост растений: ауксины, гиббереллины, цитокинины, а также природные соединения негормональной природы, обладающие стимулирующей рост растений способностью: некоторые фенолы, производные мочевины, витамины и другие органические вещества.

**С<sub>4</sub>-ПУТЬ ФОТОСИНТЕЗА (ЦИКЛ ХЕТЧА И СЛЭКА)** – способ фиксации углекислого газа, который присущ растениям преимущественно тропического и субтропического происхождения (так называемым С<sub>4</sub>-растениям). Этот фотосинтетический путь состоит из двух стадий: 1) карбоксилирование, происходящее в клетках мезофилла; 2) декарбоксилирование и синтез углеводов, идущие в клетках обкладки сосудисто-проводящих пучков листьев. Карбоксилированию подвергается фосфоенолпировиноградная кислота (ФЕП)  $\text{COON-CO(P)=CH}_2$ , в результате чего образуется щавелево-уксусная кислота (ЩУК)  $\text{HOOC-CO-CH}_2\text{-COOH}$ . Последняя восстанавливается до яблочной кислоты (малата)  $\text{HOOC-CH(OH)-CH}_2\text{-COOH}$  или аминируется с образованием аспарагиновой кислоты  $\text{HOOC-CH}_2\text{-CH(NH}_2\text{)-COOH}$ . Во второй стадии цикла малат переносится в хлоропласты клеток обкладки сосудистого пучка, где подвергается окислительному декарбоксилированию, продуктами которого являются пировиноградная кислота  $\text{CH}_3\text{CO-COOH}$ , НАДФН и  $\text{CO}_2$ . Пироват вновь диффундирует в мезофилл, где происходит регенерация акцептора ФЕП. Образовавшаяся углекислота и НАДФН участвуют в цикле Кальвина в клетках обкладки сосудистого пучка листа. Из сельскохозяйственных культур к С<sub>4</sub>-растениям относятся кукуруза, сорго, просо.

**САМ-МЕТАБОЛИЗМ** – путь ассимиляции углекислого газа, присущий преимущественно растениям-суккулентам. Данный фотосинтетический путь усвоения  $\text{CO}_2$  состоит из двух стадий. На начальной стадии (в ночное время) поступающая углекислота связывается с фосфоенолпироватом, в результате чего образуется щавелевоуксусная кислота. Последняя восстанавливается до яблочной кислоты (малата), которая накапливается в вакуолях клеток. Днем малат транс-

портируется в цитоплазму, и там от него отщепляется  $\text{CO}_2$  (процесс декарбонирования). Образующийся углекислый газ включается затем в цикл Кальвина.

**САМООПЫЛЕНИЕ** – см. *Автогамия*.

**СВЕТОВАЯ КОМПЕНСАЦИОННАЯ ТОЧКА** – значение интенсивности фотосинтетически активной радиации в пункте пересечения световой кривой фотосинтеза с осью абсцисс. При этом уровне облученности фотосинтез растения (листа, фитоценоза) уравновешивается его дыханием, в результате чего скорость общего (видимого)  $\text{CO}_2$ -газообмена равна нулю.

**СВЕТОВАЯ КРИВАЯ ФОТОСИНТЕЗА** – зависимость скорости фотосинтеза от интенсивности фотосинтетически активной радиации. Световая кривая имеет два участка. На линейном участке, когда отмечается прямая пропорциональность между интенсивностью фотосинтеза и увеличением уровня облученности, общая скорость процесса определяется активностью световой фазы фотосинтеза. На втором участке световой кривой, горизонтальном оси абсцисс (плато), где регистрируется световое насыщение фотосинтеза, скорость этого процесса в основном зависит от активности темновых реакций и поступления к местам карбоксилирования молекул углекислого газа.

**СВЕТОВАЯ ФАЗА ФОТОСИНТЕЗА** – процесс поглощения лучистой энергии и ее трансформации в ассимиляционную силу (АТФ и НАДФН). Наличие последней необходимо для восстановления углекислого газа до уровня углеводов в последующих темновых реакциях фотосинтеза. Преобразование лучистой энергии в химическую происходит на мембранах, в гранах хлоропластов. В состав таких фотохимически активных мембран входят пять структурно-функциональных согласованно работающих белковых комплексов: светособирающий, фотосистема I, фотосистема II, цитохромный и АТФ-азный комплексы.

**СВЕТОКУЛЬТУРА** – метод выращивания растений при использовании искусственного облучения, создаваемого при помощи различных источников лучистой энергии.

**СВЕТОЧУВСТВИТЕЛЬНЫЕ СЕМЕНА** – семена, прорастание которых зависит от света. Под влиянием освещения этот процесс стимулируется или же ингибируется. Одним из основных фоторецепторов в регуляции светом прорастания семян является пигмент фитохром.



**СВОБОДНАЯ ВОДА** – чистая, лишенная каких-либо примесей и растворенных веществ вода с высокой подвижностью.

**СВЯЗАННАЯ ВОДА** – содержащаяся в гетерогенных системах вода, которая имеет ограниченную подвижность и не может выступать в качестве растворителя каких-либо веществ. Выделяют три формы связанной воды: осмотически связанную, коллоидно связанную и капиллярно связанную.

**СВЯЗНИК** – верхняя часть тычиночной нити в цветке, соединяющая между собой две половинки пыльника.

**СЕЙСМОНАСТИЧЕСКИЕ ДВИЖЕНИЯ** – изменения положения в пространстве органов растений, возникающие в ответ на толчки и сотрясения, испытываемые растениями. Они характерны для цветков многих сложноцветных, где эти движения связаны с процессом опыления, и для листьев некоторых чувствительных растений, в частности стыдливой мимозы.

**СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ** – высшие растения, размножающиеся с помощью семян. Сюда относятся голосеменные и покрытосеменные.

**СЕМЯДОЛИ** – видоизмененные первые листья зародыша семени двудольных растений, обычно содержащие запасные питательные вещества.

**СЕМЯЗАЧАТОК** – многоклеточное образование у семенных растений, из которого образуется семя.

**СЕМЯПОЧКА** – см. *Семязачаток*.

**СЕРА** – необходимый для растений макроэлемент, который поглощается корнями в виде аниона серной кислоты. В последнем сера, имея степень окисления +6, восстанавливается в растениях до сульфгидрильной группы SH (степень окисления -2), которая включается в аминокислоту цистеин. Процесс восстановления серы проходит в листьях и частично в корнях. После синтеза цистеина и метионина сера может включаться в белки и другие соединения, например, ацетил-КоА:  $\text{CH}_3\text{CO}\sim\text{S}\text{-CoA}$ . Восстановленная форма серы может превращаться в окисленную, которая является биологически неактивной. Как правило, сера присутствует в органических веществах в восстановленной форме в молодых органах, а в виде анионов сульфата (окисленная форма) – в старых органах. Внешние признаки недостатка серы в растении сходны с таковыми при дефиците азота: наступление хлороза листьев, угнетение процессов роста. Поскольку сера

относится к нереутилизируемым элементам, то ее недостаток сказывается в первую очередь на молодых, а не на старых листьях.

**СЕРДЦЕВИННЫЕ ЛУЧИ** – группы из крупных прямоугольных паренхимных живых клеток, вытянутых в поперечном к оси стебля направлении. На поперечном разрезе стебля они отчетливо видны в виде радиальных полосок.

**СЕТЧАТЫЕ СОСУДЫ** – сосуды, в которых утолщения вторичной оболочки имеют форму рельефных решеток, густых сеток, просветы которых составляют неутолщенные места.

**СИМБИОГЕНЕЗ** – гипотеза, согласно которой органоиды клетки эукариотических организмов рассматриваются как результат объединения простых организмов, ранее бывших самостоятельными.

**СИМБИОЗ** – совместное существование, сожительство двух организмов различных видов в морфологическом и физиологическом единстве, которое полезно (выгодно) для обоих партнеров. Примерами симбиоза являются микориза (существование гриба и корня высшего растения), клубеньки бобовых растений (сожительство азотфиксирующих бактерий и растений).

**СИММЕТРИЯ У РАСТЕНИЙ** – симметричность расположения отдельных частей и органов растения относительно определенной оси или плоскости, проявляющаяся как во внешней форме, так и во внутреннем строении. Различают органы и части растений с радиальной, билатеральной и дорзивентральной симметрией. Появление асимметрии у некоторых органов в течение онтогенеза (например, листовой пластинки), как правило, свидетельствует о достаточно сильном воздействии на растительный организм стресс-фактора.

**СИМПЛАСТ** – характерная только для растений единая система организма, состоящая из совокупности клеточных протопластов, соединенных между собой плазмодесмами. Через плазмодесмы осуществляется связь эндоплазматического ретикулума, а также плазмалеммы соседних клеток. По симпласту происходит транспорт разнообразных химических веществ, передача электрических и гормональных сигналов между клетками (тканями, органами).

**СИМПОДИАЛЬНОЕ ВЕТВЛЕНИЕ** – ветвление, при котором рост верхушки главной оси скоро прекращается или сильно отстает, а ее место занимает боковая ветвь, растущая в направлении главной оси.

**СИМПОРТ** – одновременный транспорт через мембрану двух химических веществ, идущий в одном направлении. Например, вынос

протонов из клетки сопровождается выходом из нее анионов (как правило, ионов хлора).

**СИНЕРГИЗМ ИОНОВ** – тип взаимодействия минеральных элементов с растением, в результате которого происходит взаимное усиление физиологического влияния каждого из элементов, входящего в раствор. В итоге эффект общей солевой смеси на растение превышает сумму отдельных эффектов каждого из компонентов смеси. Показательным примером синергизма ионов является практический результат от внесения в корнеобитаемую среду одновременно азота и фосфора.

**СИНЗООХОРИЯ** – один из способов распространения семян животными – перенос съедобных плодов и семян для поедания их в укромном месте или для устройства запасов.

**СИНКАРПНЫЙ ГИНЕЦЕЙ** – гинецей, образованный несколькими плодолистиками, сросшимися боковыми стенками (напр., у видов рода *Tulipa*).

**СИТОВИДНАЯ ПЛАСТИНКА** – поперечная, продырявленная наподобие сита перегородка ситовидных трубок.

**СИТОВИДНЫЕ ПОЛЯ** – группы тонких сквозных перфораций на стенках ситовидных элементов.

**СИТОВИДНЫЕ ТРУБКИ** – проводящие элементы флоэмы цветковых растений.

**СИФНОСТЕЛА** – тип строения центрального цилиндра стебля папоротникообразных, при котором паренхимная сердцевина окружена ксилемной и флоэмной зонами.

**СКАРИФИКАЦИЯ** – агротехнический прием, ускоряющий прорастание твердых семян, который состоит в нанесении царапин на семенную кожуру без повреждения зародыша. Для этого семена перетирают с песком или толченым стеклом. В результате проведенной скарификации улучшается доступ внутрь семени воды и воздуха, необходимых для процесса прорастания.

**СКЛАДЧАТЫЙ МЕЗОФИЛЛ** – своеобразная ассимиляционная ткань хвои, клеточные оболочки которой образуют складки и выступы, направленные в полость клетки.

**СКЛЕРЕИДЫ** – толстостенные клетки с сильно одревесневшими оболочками удлиненной или ветвистой формы.

**СКЛЕРЕНХИМА** – наиболее важная из механических тканей растительного организма.

**СМОЛЯНЫЕ ХОДЫ** – система разветвленных каналов в теле некоторых растений, полость которых изнутри выстлана клетками железистого эпителия. Содержат разные смолы и эфирные масла.

**СОПРОВОЖДАЮЩИЕ КЛЕТКИ** – см. *Клетки-спутницы*.

**СОРУС** – группа скученно расположенных спорангиев (напр., у папоротников).

**СОСУДИСТО-ВОЛОКНИСТЫЙ ПУЧОК** – см. *Проводящий пучок*.

**СОСУДЫ** – анатомические элементы ксилемы, по которым передвигается вверх вода с растворенными в ней минеральными веществами.

**СПЕКТР ДЕЙСТВИЯ ФОТОСИНТЕЗА** – кривая зависимости интенсивности фотосинтеза растительного объекта от длины волны падающего на него излучения. Спектр действия показывает эффективность определенных световых лучей в осуществлении этого фотобиологического процесса.

**СПИРАЛЬНЫЕ СОСУДЫ** – сосуды, у которых имеются утолщения вторичной оболочки в виде спирали.

**СПОРАНГИЙ** – одноклеточный (у многих низших растений) или многоклеточный (у высших) орган, в котором образуются споры.

**СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ** – растения, размножающиеся и распространяющиеся спорами.

**СПОРОГЕНЕЗ** – процесс образования спор. У всех высших и у многих низших растений С. сопровождается редукционным делением.

**СПОРОГОН** – спорофит (бесполое поколение) мохообразных, состоящий из коробочки, ножки и присоски (гаустория), внедряющийся в ткань гаметофита (половое поколение) в получающий от него питательные вещества.

**СПОРОНОСНЫЙ КОЛОСОК** – см. *Стробил*.

**СПОРОФИЛЛЫ** – видоизмененные листья папоротников, хвощей, плаунов и других высших споровых растений, несущих спорообразующие органы – спорангии или гомологичные им образования.

**СПОРОФИТ** – бесполое поколение у растений, в цикле развития которых имеется чередование поколений.

**СПОРЫ** – специализированные клетки, служащие для размножения и распространения растений. Возникают путем митоза (водоросли) или мейоза (высшие растения).

**СРЕДИННАЯ ПЛАСТИНКА** – аморфная пластичная прослойка межклеточного вещества, сразу возникающая между двумя ново-

образованными клетками, склеивающая впоследствии их целлюлозные оболочки. Состоит обычно из пектиновых веществ или их кальциевых солей.

**СТАРЕНИЕ** – ослабление жизнедеятельности, усиливающееся с возрастом и приводящее в конечном итоге к естественному отмиранию растений. Старение выражается в прогрессирующем нарушении биосинтеза белков, ослаблении регулирующих систем организма, накоплении малоактивных структур и затухании ряда физиологических функций, например, снижении интенсивности фотосинтеза, ухудшении качества дыхания растений (падении Р/О).

**СТАЦИОНАРНАЯ ФАЗА РОСТА** – фаза развития клеток и организмов, при которой число особей в популяции больше не увеличивается, сохраняясь на постоянном уровне.

**СТЕЛА** – центральный цилиндр, центральная часть стебля и корня высших растений, окруженная первичной корой.

**СТИМУЛЯТОРЫ РОСТА** – вещества-регуляторы, активизирующие отдельные фазы роста и органогенеза растений. К этим химическим соединениям относятся фитогормоны и их синтетические аналоги (нафтилуксусная кислота, индолилмасляная кислота, дихлорфеноксипропионовая кислота, кинетин, бензиламинопурин). Стимуляторы роста типа гормонов ауксинов применяют для активации корнеобразования и предотвращения опадения плодов, типа гормонов гиббереллинов – для стимуляции роста стеблей и увеличения размеров ягод винограда, гормонов цитокининов – для активации роста культуры изолированных тканей.

**СТОЛБЧАТАЯ ПАРЕНХИМА** – см. *Палисадная паренхима*.

**СТРАТИФИКАЦИЯ СЕМЯН** – агротехнический прием, ускоряющий развитие семян и полученных проростков, состоящий в предварительном выдерживании семян при низкой положительной температуре на влажном субстрате и условиях хорошей аэрации. Различают тепловую стратификацию, когда процесс идет при температурах 12–20 °С и холодную – при прохождении процесса в условиях температур от 0° до 10 °С. Стратификация вызывает завершение развития семян, приводит к разрыхлению их твердых покровов и последующему дружному прорастанию.

**СТРОБИЛ** – спороносный колосок на конце побега у многих плауновидных, хвощей. Стробил несет спорофиллы – видоизмененные листья, на которых развиваются спорангии.

**СУБЕРИНИЗАЦИЯ** – см. *Опробковение*.

**СУКЦИНАТ** – см. *Янтарная кислота*.

**СХИЗОГЕННЫЕ ВМЕСТИЛИЩА** – межклеточные полости, образующиеся путем расхождения клеток по срединной пластинке, первоначально тесно примыкавших друг к другу (напр., смоляные ходы у видов рода *Pinus* и др.).

**ТАКСИСЫ** – направленные движения всего организма, которые обусловлены односторонним влиянием внешних раздражителей различной природы, например, силы тяжести, света, химического воздействия и др. Например, это движение микроводорослей к источнику излучения.

**ТАЛЛОМ** – см. *Слоевище*.

**ТАНГЕНТАЛЬНОЕ ДЕЛЕНИЕ** – деление параллельно поверхности органа.

**ТАПЕТУМ** – внутренний слой клеток стенки пыльника у покрытосеменных растений, служащий для питания развивающейся пыльцы.

**ТЕКА** – 1. Створка панциря диатомовых водорослей. 2. Отдельная половинка пыльника.

**ТЕЛОМ** – концевой участок тела древнейших высших растений риниофитов. Имел вид цилиндрической оси, внешне не дифференцированный. Характеризовался наличием стелы и эпидермиса.

**ТЕРМОНАСТИИ** – процесс закрывания цветков при понижении температуры окружающей среды и их открывания при ее повышении. К примеру, раскрывание цветков тюльпанов при переносе растений из прохладных мест в условия комнатной температуры.

**ТЕРМОПЕРИОДИЗМ** – реакция растений на периодическую смену повышенных и пониженных температур, выражающаяся в изменении скоростей процессов роста и развития и связанная с приспособлением онтогенеза к изменениям условий внешней среды. Для растений умеренного климатического пояса характерно наличие суточного и сезонного термопериодизма.

**ТЕРОФИТЫ** – жизненная форма высших растений, переживающих неблагоприятное время года в виде семян. К ним относятся однолетники.

**ТЕСТА** – семенная кожура, наружный покров семени.

**ТЕХНИЧЕСКОЕ ВОЛОКНО** – тесно соединенные по длине склеренхимные волокна, выделенные из стебля прядильных культур.

**ТИЛЫ** – выросты клеток древесинной паренхимы в полость смежных сосудов. Т. наиболее характерны для элементов ксилемы

древесных растений, закупоривая которые, образуют при массовом развитии так называемую ядровую древесину.

**ТОНОПЛАСТ** – биологическая мембрана, окружающая вакуоль в клетке. Эта клеточная структура состоит из фосфолипидного бислоя с включенными в него молекулами белка.

**ТОРУС** – центральная линзовидно утолщенная часть замыкающей пленки в окаймленной поре трахеид хвойных и других голосеменных.

**ТОТИПОТЕНТНОСТЬ** – свойство клеток реализовывать генетическую информацию ядра, обеспечивающую их дифференцировку, а также развитие до целого организма.

**ТОЧЕЧНЫЕ СОСУДЫ** – сосуды, имеющие неутолщенные места оболочек в виде мелких пор.

**ТОЧКА РОСТА** – закругленно-конусовидная верхушка осевого органа (стебля, корня), слагающаяся из образовательной ткани.

**ТРАНСКРИПЦИЯ** – процесс считывания информации с молекулы ДНК и записи ее на матричную РНК. Во время транскрипции фермент РНК-полимераза раскручивает двойную спираль ДНК, и на одной из нитей (так называемой значащей) происходит комплементарный синтез мРНК. При транскрипции выполняется биосинтез РНК лишь на отдельном участке ДНК, отвечающем за образование конкретной белковой молекулы.

**ТРАНСЛЯЦИЯ** – процесс «узнавания» антикодоном транспортной РНК комплементарного кодона матричной РНК, обеспечивающий специфическую последовательность аминокислот в синтезируемой полипептидной цепи. Трансляция состоит из следующих основных этапов: 1) инициация; 2) элонгация; 3) терминация.

**ТРАНСПИРАЦИОННЫЙ КОЭФФИЦИЕНТ** – величина, выражающаяся количеством граммов воды, которая выделилась растением в процессе транспирации за время накопления им одного грамма сухого вещества. Транспирационный коэффициент у культурных растений варьирует от 100 до 500. Относительно низкими его значениями характеризуются просовидные злаки (посо, сорго).

**ТРАНСПИРАЦИЯ** – физиологический процесс испарения воды надземными органами растений. Интенсивность транспирации характеризуется количеством воды, испаренной единицей поверхности листьев за единицу времени (обычно г/м<sup>2</sup> за час). Транспирация осуществляется в основном из листьев растений через устьица и кутику-

лу. Значения интенсивности транспирации в среднем составляют 25–250 г/м<sup>2</sup> в час.

**ТРАХЕАЛЬНЫЕ ЭЛЕМЕНТЫ** – общее наименование трахей (сосудов) и трахеид ксилемы.

**ТРАХЕИ** – устаревшее название сосудов ксилемы.

**ТРАХЕИДЫ** – мертвые одревесневшие и заостренные на концах прозенхимные клетки растений, служащие для передвижения по растению воды с растворенными в ней веществами и отчасти выполняющие механические функции. Составляют основную массу древесины голосеменных растений. Т. сходны с сосудами по выполняемым функциям.

**ТРИХОБЛАСТЫ** – клетки поверхностного слоя молодого участка корня, из которых образуются корневые волоски.

**ТРИХОМЫ** – различные по форме, строению и функции выросты клеток эпидермиса растений.

**ТРОПИЗМЫ** – ориентированные движения органов неподвижно прикрепленных растений в ответ на одностороннее действие внешних факторов (свет, сила тяжести и др.). Тропизмы чаще всего являются результатом более быстрого роста клеток на одной стороне побега, корня или листа, значительно реже они связаны с изменением величины тургорного давления. Характер ответной реакции может быть разным. Органы растений, которые поворачиваются к действующему раздражителю, называются положительно тропными, а органы, которые отворачиваются от раздражителя, – отрицательно тропными.

**ТРОФОФИЛЛЫ** – обыкновенные (ассимилирующие) листья растений.

**ТУНИКА** – один или несколько наружных слоев меристематических клеток конуса нарастания растения, деление которых происходит преимущественно перпендикулярно к поверхности. Производными туники являются эпидермис и обычно наружная часть первичной коры.

**ТУРГОР** – состояние растительных клеток или тканей, которое характеризуется величиной напряжения, степенью насыщенности их водой.

**ТУРГОРНОЕ ДАВЛЕНИЕ** – давление, которое возникает при увеличении объема вакуоли и прижимания цитоплазмы к клеточной стенке. Оно придает механическую прочность растительным тканям и поддерживает их форму.



**ТЫЧИНКА** – специализированный элемент цветка, образующий микроспоры и пыльцу. Состоит из тычиночной нити, связника и пыльников.

**УБИХИНОН** – один из основных компонентов электрон-транспортной цепи переносчиков. По химическому строению он является производным бензохинона. Убихинон может существовать как в окисленной (хинон), так и в восстановленной (дигидрохинон) формах. Он так же, как НАД<sup>+</sup> и ФАД, участвует в промежуточном переносе протонов и электронов на цитохромную систему в дыхательной цепи переносчиков.

**УГЛЕКИСЛОТНАЯ КРИВАЯ ФОТОСИНТЕЗА** – зависимость интенсивности фотосинтеза от концентрации CO<sub>2</sub>. Она выражается логарифмической зависимостью, по форме напоминающей световую кривую фотосинтеза. На кривой имеется линейный участок и область углекислотного насыщения. Последняя наступает при содержании углекислого газа в воздухе, равном 0,1–0,3 %. Концентрация CO<sub>2</sub>, при которой наблюдается равенство процессов фотосинтеза и дыхания (общий газообмен растений равен нулю), называется углекислотной компенсационной точкой. У C<sub>3</sub>-растений она равна 0,005 %, у C<sub>4</sub>-растений – на порядок ниже, 0,0005 % CO<sub>2</sub>.

**УДЕЛЬНАЯ ПОВЕРХНОСТНАЯ ПЛОТНОСТЬ ЛИСТЬЕВ** – величина сухой или свежей массы единицы площади листовой пластинки (г/дм<sup>2</sup>). В некоторых случаях этот показатель коррелирует с интенсивностью фотосинтеза.

**УРАВНОВЕШЕННЫЕ РАСТВОРЫ** – питательные минеральные смеси, в которых антагонизм ионов проявляется в минимальной степени. Примером природных уравновешенных растворов является морская вода. Для растений растворы минеральных солей считаются уравновешенными, если молярная концентрация одновалентных катионов десятикратно превышает концентрацию двухвалентных катионов.

**УРОЖАЙ** – величина хозяйственно полезной части биомассы, полученная за вегетационный период на единице посевной площади (кг/м<sup>2</sup>, ц/га, т/га).

**УСТОЙЧИВОГО ЗАВЯДАНИЯ УРОВЕНЬ** – значение влажности или водного потенциала почвы, при котором наступает стойкое и длительное подвядание листьев. Такое состояние водного режима растений не восстанавливается за ночной период. Средний уровень

устойчивого завядания выражается величинами водного потенциала почвы минус 1,0–1,5 МПа.

**УСТЬИЦЕ** – структурная часть эпидермиса растений, соединяющее внутренние межклетники органа с наружной средой. У. образовано двумя замыкающими клетками с устьичной щелью между ними. Служит для газообмена и транспирации.

**УСТЬИЧНАЯ РЕГУЛЯЦИЯ** – подстройка водообмена растений за счет изменения интенсивности транспирации при помощи изменения ширины раскрытия (апертуры) устьичных щелей. Из внешних факторов наиболее сильное влияние на устьичные движения оказывают свет синей области спектра и влажность воздуха, а из внутренних факторов – концентрация абсцизовой кислоты и содержание углекислого газа.

**УСТЬИЧНАЯ ТРАНСПИРАЦИЯ** – физиологический процесс испарения воды через устьица листа. Устьичная транспирация включает четыре последовательных этапа: 1) передвижение воды из сосудов ксилемы в клеточные стенки мезофилла; 2) испарение воды с поверхности клеток мезофилла; 3) диффузию водяных паров в воздушные полости листа; 4) выход водяных паров в окружающую атмосферу через устьичные щели.

**УСТЬИЧНЫЕ ДВИЖЕНИЯ ФОТОАКТИВНЫЕ** – процессы открывания и закрывания устьиц в ответ на световое воздействие. К открыванию устьиц приводит следующая последовательность событий: воздействие света – включение протонной помпы плазмалеммы замыкающих клеток – выход  $H^+$  из замыкающих клеток – повышение внутриклеточного рН – образование в клетках малата – транспорт ионов калия и хлора в замыкающие клетки – снижение осмотического потенциала этих клеток – поступление воды в замыкающие клетки – повышение их тургора – открывание устьиц. При закрывании устьиц в ответ на выключение света последовательность событий носит обратный характер.

**ФАЗЫ РАЗВИТИЯ** – морфологические проявления этапов онтогенеза, связанные с появлением и развитием отдельных органов. Различают фенологические фазы и фазы формирования зачаточных органов в апикальной меристеме стебля.

**ФАЗЫ РОСТА КЛЕТКИ** – фазы онтогенеза клетки. Выделяют три фазы клеточного жизненного цикла: эмбриональную, растяжения и дифференцировки. Во время эмбриональной фазы роста размеры, объем, масса клетки увеличиваются незначительно, но в это время

интенсивно происходит процесс новообразования элементов клеточной структуры – формируются органеллы, строится первичная клеточная стенка. На второй фазе роста идет быстрое растяжение клетки, в десятки раз увеличивается ее объем, в основном за счет образования вакуоли. Рост растяжением делят на ряд этапов: подготовка к растяжению, собственно растяжение, фиксация объема клетки, торможение и остановка роста. На фазе дифференцировки появляются структурные и функциональные различия между клетками, последние превращаются в специализированные клетки в соответствии с функцией ткани, в которую будет входить клетка. Существует три типа дифференцировки клеток: 1) структурная (морфологическая); 2) биохимическая; 3) физиологическая (функциональная). Направление дифференцировки зависит от набора ферментов в клетке, а синтез каждого фермента регулируется генами. Деление процесса клеточного роста на фазы является достаточно относительным. Например, дифференцировка существует уже на эмбриональной фазе роста. В клетках имеются и биохимические, и структурные отличия, но последние все же лучше заметны в фазе дифференцировки.

**ФЕЛЛЕМА** – см. *Пробка*.

**ФЕЛЛОГЕН** – см. *Пробковый камбий*.

**ФЕЛЛОДЕРМА** – внутренний слой перидермы. Образуется в результате деления клеток пробкового камбия.

**ФЕНОЛЬНЫЕ ИНГИБИТОРЫ** – растительные вещества негормональной природы, тормозящие рост растений и относящиеся к фенолам и их производным. Среди таких природных ингибиторов можно отметить кумарин, ванилин, скополетин, нарингенин, а также хлорогеновую, кумаровую, коричную, феруловую кислоты и другие вещества фенольной природы. Например, кумарин разобщает в клетках окисление и фосфорилирование, стимулирует активность ИУК-оксидазы – фермента, осуществляющего распад ауксина, подавляет работу верхнего и нижнего концевых двигателей водного тока. В отличие от фитогормонов фенольные ингибиторы действуют в более высоких концентрациях (в 100–1 000 раз) и не транспортируются по растению. Фенольные ингибиторы, накапливаясь в тканях в период торможения роста, вызывают только временную задержку роста, при снижении их количества в клетках рост возобновляется. Растительные организмы способны выделять эти химические вещества негормональной природы в почву, где они оказывают тормозящее действие

на рост растений того же или других видов, которые конкурируют с ними.

**ФЕНОТИП** – совокупность всех внешних и внутренних структур и функций организма на данной стадии развития. Фенотип представляет собой результат взаимодействия между генотипом и внешней средой.

**ФЕОФИТИН** – химическое соединение, производное хлорофилла, в молекуле которого атом магния замещен двумя протонами (ионами водорода). Это вещество образуется при взаимодействии хлорофилла с разбавленной соляной кислотой:  $C_{55}H_{72}O_5N_4Mg + 2 HCl \rightarrow MgCl_2 + C_{55}H_{72}O_5N_4$ . Феофитин в отличие от зеленого хлорофилла имеет красно-бурый цвет.

**ФЕРРЕДОКСИН** – железосодержащий белок, входящий в комплекс фотосистемы I и участвующий в транспорте электронов в световой фазе фотосинтеза. Восстановленный ферредоксин является очень сильным восстановителем, способным окислять кислород воды.

**ФЕРТИЛЬНОСТЬ** – способность зрелого организма давать жизнеспособное потомство.

**ФИБРОЗНЫЙ СЛОЙ** – субэпидермальный слой стенки пыльника.

**ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЙ ПОКАЗАТЕЛЬ ЭФФЕКТИВНОСТИ ДЫХАНИЯ** – отношение  $P/O$ , где  $P$  – число молей неорганического фосфата, использованного для фосфорилирования АДФ;  $O$  – количество молей поглощенного в процессе дыхания кислорода. Этот параметр характеризует степень сопряжения химического окисления дыхательных субстратов и фосфорилирования. Максимально возможное значение физиологического показателя эффективности дыхания равно 3, минимальное равно 0. В последнем случае можно говорить о состоянии полного разобщения процессов биологического окисления и фосфорилирования. Такое бывает, например, при воздействии на растения повышенной температуры или засоления, при обезвоживании или набухании митохондрий, при действии на клетки дыхательных ядов.

**ФИЛЛОТАКСИС** – см. *Листорасположение*.

**ФИЛОГЕНЕЗ РАСТЕНИЙ** – процесс эволюционного развития растительных организмов, принадлежащих к определенному таксону. Он складывается из исторической последовательности родственных онтогенезов, прошедших контроль естественного отбора. Филогенез

растений происходит на основе тех изменений генотипа, которые возникают в течение индивидуальной жизни организма в виде мутаций или в итоге рекомбинаций генов при размножении и закрепляются в потомстве в результате действия естественного или искусственного отбора.

**ФИТОГОРМОНЫ** – биологически активные химические соединения, образующиеся в малых количествах в одной части растения, обычно транспортирующиеся в другую его часть и вызывающие специфический ростовой или формообразовательный эффект. Фитогормоны являются полифункциональными веществами и включают, запускают (индуцируют) не одну биохимическую реакцию, а большую серию реакций, целую физиологическую программу. К эндогенным, т. е. образующимся в клетках растений, фитогормонам относятся: ауксин, гиббереллин, цитокинин, абсцизовая кислота, этилен. Реакция клетки на действие фитогормона зависит от ее компетентности и концентрации в ней данного фитогормона. Для того чтобы вызвать ответную реакцию клетки, необходимо чтобы молекула фитогормона образовала комплекс с рецепторной частью сенсорного белка, произошло усиление сигнала и его передача на системы клеточного ответа. В результате происходит активация определенного гена и запуск образования кодируемого им белка. Последнее инициирует либо начало роста, либо его прекращение, либо дифференцировку клетки.

**ФИТОТРОН** – станция искусственного климата, сооружение, в котором работают климатические камеры, вегетационные шкафы и другое специальное оборудование, предназначенное для выращивания растений в контролируемых условиях.

**ФИТОХРОМ** – один из фоторецепторов, являющийся пигментом из группы хромопротеидов, молекула которого состоит из четырех соединенных в цепь пиррольных колец. Фитохром существует в растениях в двух формах: неактивной  $\Phi_{660}$  и физиологически активной  $\Phi_{730}$ . Пигмент  $\Phi_{660}$  поглощает красный свет (длина волны 660 нм) и превращается в форму  $\Phi_{730}$ , а пигмент  $\Phi_{730}$ , поглощая дальние красные лучи (длина волны 730 нм), превращается в  $\Phi_{660}$ . Изменения в формах фитохрома соответствуют некоторым ростовым и формообразовательным реакциям фотоморфогенеза.

**ФЛОЭМА** – главная проводящая органические вещества ткань сосудистых растений. Флоэмные элементы вторичного происхождения обычно называют лубом.

**ФЛУОРЕСЦЕНЦИЯ ХЛОРОФИЛЛА** – явление излучения молекулами хлорофилла поглощенных квантов света, кратковременное вишнево-красное свечение со временем затухания  $10^{-8}$ – $10^{-9}$  с в результате перехода молекул из синглетного возбужденного состояния в синглетное основное. На основании измерения интенсивности флуоресценции хлорофилла в живом листе можно сделать заключение об эффективности процесса фотосинтеза. Чем выше уровень флуоресценции, тем меньшая доля поглощенных квантов преобразуется в химическую энергию и, следовательно, тем ниже КПД фотосинтеза.

**ФОСФОГЛИЦЕРИНОВАЯ КИСЛОТА (З-ФГК)** – продукт первого этапа цикла Кальвина  $\text{CH}_2\text{O}(\text{P})\text{-CHOH-COOH}$ . Она образуется в результате распада нестойкого шестиуглеродного соединения, которое в свою очередь получается в результате карбоксилирования рибулезо-1,5-дифосфата.

**ФОСФОГЛИЦЕРИНОВЫЙ АЛЬДЕГИД (З-ФГА)** – продукт второго этапа цикла Кальвина  $\text{CHO-CHOH-CH}_2\text{O}(\text{P})$ . Он получается в результате восстановления 3-фосfogлицериновой кислоты. По уровню восстановленности углерода этот альдегид соответствует углеводу с общей формулой  $(\text{CH}_2\text{O})_3$ .

**ФОСФОЕНОЛПИРОВИНОГРАДНАЯ КИСЛОТА (ФОСФОЕНОЛПИРУВАТ)** – высокоэнергетическое соединение, образующееся при гликолизе в результате химического превращения 2-фосfogлицериновой кислоты  $\text{COOH-CHO}(\text{P})\text{-CH}_2\text{OH}$ . Процесс образования фосfogенолпировиноградной кислоты  $\text{COOH-CHO}(\text{P})=\text{CH}_2$  сопровождается значительным перераспределением химической энергии внутри молекулы. Реакция катализируется ферментом енолазой.

**ФОСФОР** – необходимый для жизнедеятельности растений макроэлемент. Фосфор поглощается корневой системой в виде анионов ортофосфорной кислоты. В составе всех органических соединений этот элемент находится только в максимально окисленной форме (степень окисления фосфора равна +5). С позиций химии все превращения фосфора в клетках сводятся лишь к присоединению или переносу остатка фосфорной кислоты. Эти процессы называются соответственно фосфорилированием и трансфосфорилированием. Благодаря реакциям фосфорилирования, которые приводят к образованию богатых энергией химических связей, появляется возможность использования клеткой энергии, освобождающейся в процессе дыхания или

улавливаемой при фотосинтезе. Дефицит фосфора приводит к задержке роста надземных органов и формирования плодов. Внешним симптомом фосфорного голодания растений является синева-зеленая окраска листьев с пурпурным оттенком. Основной формой, в которой растения запасают фосфор, является фитиновая кислота (миоинозитгексафосфорная кислота). Существенные количества фитина –  $\text{Ca}^{2+}$ - $\text{Mg}^{2+}$ -соли фитиновой кислоты аккумулируются в семенах.

**ФОСФОРЕСЦЕНЦИЯ ХЛОРОФИЛЛА** – относительно длительное свечение (время затухания свыше  $10^{-4}$  с) молекул хлорофилла в результате их излучательного перехода из триплетного возбужденного состояния в синглетное основное состояние.

**ФОТОАВТОТРОФНЫЙ ОРГАНИЗМ (ОРГАН)** – организм (орган), в котором происходит образование органических веществ из простых неорганических соединений с прямым участием солнечной энергии, т. е. процесс фотосинтеза.

**ФОТОАССИМИЛЯТЫ** – разнообразные низкомолекулярные органические вещества, которые образуются в результате фотосинтетического процесса и представляют собой главным образом сахара, органические кислоты и аминокислоты. Транспортной формой ассимилятов в растениях в основном является сахароза.

**ФОТОДЫХАНИЕ** – индуцированное светом поглощение кислорода и выделение углекислого газа фототрофными организмами. Этот процесс наблюдается только в растительных клетках, содержащих хлоропласты.

**ФОТОИНАКТИВАЦИЯ** – потеря макромолекулами (главным образом ферментами) биологической активности под действием поглощенной лучистой энергии.

**ФОТОМОРФОГЕНЕЗ** – ростовые и формативные изменения растений, возникающие в результате воздействия на их надземную часть (главным образом, листья) света разного качества, интенсивности и длительности.

**ФОТОНАСТИИ** – разные состояния цветков, обусловленные изменением интенсивности света. У одних видов растений более сильное освещение вызывает открывание цветков (например, одуванчик), у других – цветки открываются при снижении уровня облученности, в вечернее время (к примеру, душистый табачок).

**ФОТОПЕРИОД** – длина дня, продолжительность светового периода суток, оказывает большое влияние на рост и развитие растений.

**ФОТОПЕРИОДИЗМ** – реакция растений на соотношение длины дня и ночи (фотопериоды), выражающаяся в изменении процессов роста и развития и связанная с приспособлением онтогенеза к сезонным изменениям внешних условий. Одним из основных проявлений Ф. является реакция зацветания растений.

**ФОТОПЕРИОДИЧЕСКАЯ ИНДУКЦИЯ** – действие в течение определенного времени благоприятных фотопериодов на развитие растений, приводящее к последующему их зацветанию независимо от существующей в это время длины дня. Фотопериод может выступать внешним сигналом (индуктором), в результате которого наступает цветение. Например, такому короткодневному виду, как соя, достаточно всего четырех фотопериодических суточных циклов для того, чтобы в последующем растению перейти к цветению.

**ФОТОПЕРИОДИЧЕСКИЕ ГРУППЫ** – совокупность видов растений с различной фотопериодической реакцией. Фотопериодические группы названы по длине дня, ускоряющей процесс зацветания: длиннодневные, короткодневные и нейтральные растения. Различают растения с качественной реакцией, не зацветающие при неблагоприятных фотопериодах, и растения с количественной реакцией, цветение которых при этом задерживается лишь в некоторой мере.

**ФОТОСЕНСИБИЛИЗИРОВАННАЯ РЕАКЦИЯ** – физическая или химическая реакция, которая инициируется энергией света, поглощающейся молекулой сенсibilизатора, непосредственно не принимающей участия в реакции. В растениях в качестве фотосенсibilизатора выступают молекулы хлорофилла.

**ФОТОСИНТЕЗ** – процесс трансформации поглощенной лучистой энергии в химическую энергию органических веществ. В течение фотосинтеза происходит фотолиз воды, синтез восстановителей и АТФ, ассимиляция углекислого газа и выделение кислорода. Этот физиологический процесс выражается суммарным уравнением:  $\text{CO}_2 + \text{H}_2\text{O} + \text{АДФ} + \Phi_{\text{н}} \rightarrow [\text{CH}_2\text{O}] + \text{O}_2 + \text{АТФ}$ . При фотосинтезе происходит восстановление не только углекислого газа, но и нитратов, сульфатов, а запасенная энергия может быть использована в различных физиологических процессах, например, в осуществлении транспорта веществ через биологические мембраны.

**ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИ АКТИВНАЯ РАДИАЦИЯ (ФАР)** – воспринимаемая (видимая) глазом область спектра (400–700 нм), в которой осуществляется поглощение лучистой энергии основными пигментами листьев растений и происходит ее усвоение в процессе



фотосинтеза. Интенсивность фотосинтетически активной радиации измеряется в Вт/м<sup>2</sup>; моль/м<sup>2</sup> с. Максимальная интенсивность ФАР на планете (в безоблачный полдень на экваторе) составляет примерно 400 Вт/м<sup>2</sup>.

**ФОТОСИНТЕТИЧЕСКИЙ КОЭФФИЦИЕНТ** – отношение объема выделенного кислорода к объему поглощенного углекислого газа в процессе фотосинтеза. Если при этом синтезируются углеводы, то фотосинтетический коэффициент равен единице. В случае образования белков он составляет 1,25, а при синтезе молекул липидов – 1,44. Средняя величина фотосинтетического коэффициента у различных растений немного превышает единицу.

**ФОТОСИНТЕТИЧЕСКОЕ ФОСФОРИЛИРОВАНИЕ** – процесс образования АТФ из АДФ и неорганического фосфата в хлоропластах, сопряженный с иницируемым светом транспортом электронов. Фотофосфорилирование подразделяется на циклическое и нециклическое. В первом случае функционирует лишь фотосистема I, а во втором – работают обе фотосистемы.

**ФОТОСИСТЕМА I** – структурно-функциональный комплекс разнообразных химических соединений (пигментов, белков и др.), участвующих в световых реакциях фотосинтеза. В состав фотосистемы I в качестве реакционного центра входит хлорофилл *a* с максимумом поглощения 700 нм (пигмент P<sub>700</sub>), а также хлорофилл с максимумом поглощения 675–695 нм, играющий роль антенного компонента (пигментов-сборщиков). Первичным акцептором электронов является мономерная форма хлорофилла *a* с максимумом поглощения 695 нм, вторичными акцепторами – железосерные белки. В комплексе фотосистемы I под действием поглощенной лучистой энергии восстанавливается железосодержащий белок ферредоксин и окисляется медьсодержащий белок пластоцианин.

**ФОТОСИСТЕМА II** – структурно-функциональный комплекс различных химических веществ (пигментов, белков и др.), которые участвуют в световых реакциях фотосинтеза. В ее состав в качестве реакционного центра входит хлорофилл *a* с максимумом поглощения 680 нм (пигмент P<sub>680</sub>), а также хлорофиллы с максимумом поглощения 670–683 нм, играющие роль антенного компонента (пигментов-сборщиков). Первичным акцептором электронов выступает феофитин, передающий электроны на пластохинон. В состав фотосистемы II входит также белковый комплекс, окисляющий воду, и переносчик электронов Z. Комплекс фотосистемы II восстанавливает пла-

стохинон и осуществляет фоторазложение воды с выделением молекулярного кислорода и протонов.

**ФОТОТРОПИЗМ** – движение осевых органов растения – стеблей и корней, а также листьев – к одностороннему освещению, выражающееся в направленном росте или изгибе к свету (положительный фототропизм стебля) или от света (отрицательный фототропизм корня). Часто характер этой физиологической реакции меняется в зависимости от интенсивности облученности. Так, слабый свет вызывает у растений кресс-салата положительный фототропизм, а сильный – отрицательный. Фототропическая реакция, согласно гормональной теории Холодного – Вента, разделяется на четыре последовательных этапа: 1) восприятие светового раздражения в результате поглощения света каротином, рибофлавином, фитохромом; 2) возбуждение, вследствие которого ауксин переходит с освещенной стороны верхушки побега на затененную; 3) передача возбуждения – отток ауксина по затененной стороне; 4) реакция, выражающаяся в более быстром росте затененной стороны органа, которая вызывает его изгиб. При этом световой фактор не играет энергетической роли, он только запускает реакцию фототропизма, т. е. выполняет сигнальную функцию. Благодаря явлению фототропизма возникает равномерное распределение листовых пластинок на поверхности, ориентированной к свету (так называемая листовая мозаика) – приспособительная реакция растения, направленная на эффективное улавливание падающей на него солнечной радиации.

**ФОТОЭЛЕКТРОН** – валентный электрон (реже электрон не поделенной пары азота и кислорода), переходящий при взаимодействии с квантом света на возбужденный синглетный уровень.

**ФУНИКУЛУС** – ножка, с помощью которой семязачаток прикрепляется к стенке завязи.

**ХАЗМОГАМНЫЕ ЦВЕТКИ** – нормально раскрывающиеся цветки.

**ХАЛАЗА** – основание семязачатка покрытосеменных растений, которым он прикрепляется к семяножке.

**ХЕМОТРОПИЗМ** – движение корней растений на химический раздражитель, неравномерно распределенный в окружающей почвенной среде, изгибы в его сторону (положительный хемотропизм) или от него (отрицательный хемотропизм). Знак хемотропической реакции определяется концентрацией действующего на корни вещества. Низкое содержание химического вещества вызывает положительный

хемотропизм, а избыточно высокая концентрация – отрицательную реакцию. Изгиб надземного органа возникает вследствие неравномерного роста противоположных его сторон. Хемотропическая чувствительность растительного организма сосредоточена в самом кончике корня.

**ХЛОР** – микроэлемент, выполняющий важную функцию в растениях, связанную с участием в фотолизе воды и выделением кислорода при фотосинтезе. Хлор наряду с калием принимает участие в регулировании осмотической составляющей водного потенциала в вакуоли клетки, где он содержится в значительном количестве. При дефиците хлора отмечается увядание и преждевременное старение листьев, подавление процессов деления и растяжения клеток. Хлор (наряду с натрием) может накапливаться в значительных количествах в биомассе растений, приспособленных к существованию в засоленных условиях, например, солеросов.

**ХЛОРЕНХИМА** – паренхимная ткань растений, клетки которой содержат хлоропласты и осуществляют фотосинтез.

**ХЛОРОПЛАСТЫ** – зеленые пластиды, в которых осуществляется процесс фотосинтеза. Основная функция Х. – фотосинтез.

**ХЛОРОФИЛЛ** – зеленый пигмент растений, играющий главную роль в поглощении лучистой энергии в процессе фотосинтеза. Он является сложным эфиром дикарбоновой кислоты хлорофиллина  $MgN_4OH_{30}C_{32}(COOH)_2$ , у которой одна карбоксильная группа этерифицирована остатком метилового спирта  $CH_3OH$ , а другая – остатком одноатомного непредельного спирта фитола  $C_{20}H_{39}OH$ . В основе молекулы хлорофилла лежит порфириновое ядро, состоящее из четырех пиррольных колец, соединенных метиновыми мостиками ( $-CH=$ ). Молекула хлорофилла полярна: порфириновое ядро обладает гидрофильными свойствами, а фитольный «хвост» – гидрофобными. Благодаря своей полярности молекула хлорофилла закреплена фитольным «хвостом» в липидном бислое мембран, а порфириновое ядро располагается в гидрофильной среде, снаружи мембран. Максимумы поглощения хлорофиллов находятся в сине-фиолетовой и красной областях. К примеру, у хлорофилла *a* они находятся в диапазоне длин волн 428–430 и 660–663 нм.

**ХЛОРОФИЛЛИД** – химическое производное хлорофилла, в структуре которого отсутствует спирт фитол. Хлорофиллид образуется в результате омыления хлорофилла при его обработке раствором щелочи.

**ХОЛОГАМИЯ** – см. *Гологамия*.

**ХРОМАТИН** – нуклеопротеидные нити, образующие хромосомы. Хроматин состоит из молекул ДНК, гистоновых и негистоновых белков, содержит небольшое количество РНК и липидов. Изменение структурного состояния хроматина играет важную роль в регуляции матричной активности ДНК. Хроматин подразделяют на гетерохроматин и эухроматин. Первый отличается большей плотностью упаковки. Структурной единицей хроматина является нуклеосома.

**ХРОМОПЛАСТЫ** – разновидность пластид растительных клеток, окрашенных пигментами (каротиноидами) в желто-красные цвета.

**ХРОМОФОР** – определенная химическая группа в молекуле (или сама молекула), способная к поглощению биологически активной лучистой энергии.

**ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ** – см. *Покрывосеменные растения*.

**ЦЕЛЛЮЛОЗА** – полисахарид  $(C_6H_{10}O_5)_n$ , полимер глюкозы, являющийся основной составной частью оболочки растительной клетки. Очень стойкое химическое соединение, не растворяется в воде, кислотах, щелочах и обычных органических растворителях и почти не усваивается высшими животными организмами. Разлагается лишь некоторыми бактериями и грибами.

**ЦЕНОКАРПНЫЙ ГИНЕЦЕЙ** – гинецей, состоящий из нескольких сросшихся плодолистиков.

**ЦИКЛ КАЛЬВИНА (C<sub>3</sub>-ПУТЬ ФОТОСИНТЕЗА)** – способ ассимиляции углекислого газа, присущий абсолютному большинству зеленых растений на планете. Фотосинтетический цикл состоит из трех этапов: 1) карбоксилирования; 2) восстановления; 3) регенерации акцептора CO<sub>2</sub>.

**ЦИКЛ ТРИКАРБОНОВЫХ КИСЛОТ (ЦИКЛ КРЕБСА)** – замкнутая последовательность биохимических реакций окисления ацетильного остатка. Первая реакция цикла состоит в переносе ацетильного остатка от ацетилКоА (CH<sub>3</sub>CO~SKoA) к щавелево-уксусной кислоте (оксалоацетату) HOOC-CO-CH<sub>2</sub>-COOH. В результате образуется лимонная кислота (цитрат) HOOC-CH<sub>2</sub>-CON(COOH)-CH<sub>2</sub>-COOH. Далее цитрат превращается в изоцитрат, затем окисляется до щавелево-янтарной кислоты (оксалосукцината) HOOC-CO-CH(COOH)-CH<sub>2</sub>-COOH, от которой происходит отщепление молекулы CO<sub>2</sub>, в результате образуется α-кетоглутаровая кислота HOOC-CO-CH<sub>2</sub>-CH<sub>2</sub>-COOH. Последняя претерпевает окислительное декар-

боксирование с образованием янтарной кислоты (сукцината)  $\text{HO}-\text{OC}-\text{CH}_2-\text{CH}_2-\text{COOH}$ , из которой получается фумаровая кислота  $\text{HO}-\text{OC}-\text{CH}=\text{CH}-\text{COOH}$ , затем яблочная  $\text{HOOC}-\text{CH}(\text{OH})-\text{CH}_2-\text{COOH}$  и оксалоацетат – конечный продукт цикла. В итоге каждая поступающая в цикл ацетильная группа (предварительно образовавшаяся из пирувата) расщепляется до углекислого газа, при этом восстанавливаются  $\text{НАД}^+$ ,  $\text{ФАД}$  и происходит синтез двух молекул АТФ. Суммарная реакция цикла Кребса выглядит следующим образом:  $\text{CH}_3\text{CO}\sim\text{SKoA} + 3\text{H}_2\text{O} + 3\text{НАД}^+ + \text{ФАД} + 2\text{АДФ} + 2\text{P}_\text{H} \rightarrow \text{KoA-SH} + 2\text{CO}_2 + 3\text{НАДH} + \text{H}^+ + \text{ФАДH}_2 + 2\text{АТФ}$ .

**ЦИНК** – необходимый для растений микроэлемент. Он поступает из почвы в виде двухвалентного катиона. Цинк входит в состав многих ферментов гликолиза, а также карбоангидразы, фосфолипазы, супероксиддисмутазы и др. Этот микроэлемент необходим для синтеза аминокислоты триптофана, которая является предшественником индолилуксусной кислоты. Подкормка цинком, активируя образование этого фитогормона, стимулирует в итоге рост растений. При дефиците цинка в растениях нарушается фосфорный обмен.

**ЦИТОЗОЛЬ** – бесцветный водный коллоидный раствор, которым заполнено все пространство между клеточными органеллами. В его состав входят сахара, аминокислоты, белки, нуклеиновые кислоты, неорганические ионы и другие вещества. В цитозоле осуществляются разнообразные химические реакции, например, гликолиз, синтез аминокислот, нуклеотидов. Как коллоидный раствор цитозоль может находиться в жидком состоянии, которое носит название золь, или вязком состоянии – соответственно называемом гелем. В цитозоле находятся микротрубочки и микрофиламенты, составляющие внутренний скелет клетки. Цитозоль находится в движении, скорость которого зависит от внешних условий и физиологического состояния клетки.

**ЦИТОХИМИЧЕСКИЕ МЕТОДЫ ИССЛЕДОВАНИЯ** – экспериментальные подходы к качественному определению в клетке различных химических веществ, которые основаны на применении красителей или специальных реактивов.

**ЦИТОХРОМЫ** – гемсодержащие белки, участвующие в передаче электронов по дыхательной цепи. Они содержат железопорфириновые простетические группы, сходные с гемом гемоглобина. В ходе каталитического процесса валентность содержащегося в цитохромах же-

леза обратимо изменяется. Цитохромы отличаются друг от друга своими простетическими группами и белковыми компонентами.

**ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ** – чередование в цикле развития двух поколений: гаплоидного полового (гаметофит) и диплоидного бесполого (спорофит). Типичное Ч. п. характерно для растений, у которых многоклеточны как спорофит, так и гаметофит. Спорофит развивается из зиготы, а гаметофит – из споры. Ч. п. свойственно некоторым низшим растениям (напр., зеленым водорослям) и всем высшим растениям.

**ЧЕРЕНОК** – отделенная от материнского растения часть стебля, корня или листа, способная восстановить недостающие органы и жизнедеятельность растения как целого.

**ЧЕЧЕВИЧКИ** – особые образования (в виде бугорков чечевицеобразной формы) в перидерме стеблей и корней растений, служащие для газообмена.

**ЧЛЕНИК СОСУДА** – элементарный клеточный компонент сосуда.

**ШПОРЕЦ** – полый удлинённый вырост чашелистика или лепестка цветка. Служит обычно для скопления выделяемого нектара.

**ЩАВЕЛЕВО-УКСУСНАЯ КИСЛОТА (ЩУК), ОКСАЛОАЦЕТАТ** – дикарбоновая кетокислота:  $\text{COOH-CH}_2\text{-CO-COOH}$ . Она является участником цикла трикарбоновых кислот (первая и завершающая химические реакции), а также реакций переаминирования.

**ЩЕЛЕВИДНЫЕ ПОРЫ** – поры в стенках клеток в виде косых щелей. Образуются обычно в прозенхимных клетках.

**ЭВАПОТРАНСПИРАЦИЯ** – суммарный расход воды за вегетацию одним гектаром посева или насаждения. В эту величину включаются испарение с поверхности почвы и собственно транспирация растений, произрастающих на данной площади (культурные виды вместе с сорняками). Сезонная величина эвапотранспирации однолетних сельскохозяйственных культур составляет в среднем 3–5 тысяч  $\text{м}^3/\text{га}$ .

**ЭКЗАРХНАЯ КСИЛЕМА** – ксилемные элементы, формирующиеся в центростремительном направлении, т. е. самые старые элементы наиболее удалены от центра органа. Э. к. присуща, напр., стеблям плауновых.

**ЭКЗИНА** – наружная оболочка спор и пыльцевых зерен.

**ЭКЗОДЕРМА** – один или несколько слоев клеток, расположенных непосредственно под первичной покровной тканью корней. На

более старых участках корня Э. заменяет функционально эпиблему, причем наружные боковые стенки его клеток пробковеют, но сами клетки часто остаются живыми.

**ЭКСПРЕССИЯ ГЕНОМА ДИФФЕРЕНЦИАЛЬНАЯ** – последовательная избирательная активация или инактивация огромного числа взаимосвязанных генов, определяющих реализацию программы онтогенетического развития растения и его реакции на воздействие раздражителей.

**ЭКСТРАФЛОРАЛЬНЫЕ НЕКТАРНИКИ** – нектарники, расположенные вне цветка.

**ЭКТОТРОФНАЯ МИКОРИЗА** – тип микоризы, при которой мицелий оплетает корни растения-симбионта снаружи, образуя чехол из грибной ткани с многочисленными свободными концами гиф, отходящими в почву.

**ЭЛАЙОПЛАСТЫ** – разновидность лейкопластов, внутри которых образуются и откладываются жиры.

**ЭЛАТЕРЫ** – спирально завитые ленты на спорах хвощей, способные к гигроскопическим движениям. Благодаря их наличию споры сцепляются в рыхлые комочки.

**ЭЛЕКТРОННЫЙ МИКРОСКОП** – прибор, в котором вместо светового луча используется поток электронов. Разрешающая способность этого прибора превышает оптические микроскопы в сотни и тысячи раз.

**ЭМЕРГЕНЦЫ** – близкие по функциям к трихомам многоклеточные, часто заостренные выросты, возникающие под поверхностью органа. Формируются не только из эпидермиса, но и субэпидермальных слоев клеток.

**ЭНДОДЕРМА** – внутренний слой первичной коры осевых органов (стеблей, корней) высших растений, состоящий из одного слоя плотно сомкнутых паренхимных клеток; иногда имеется и в листьях. Э. корней характеризуется наличием поясков Каспари – субериновых утолщений на радиальных стенках.

**ЭНДОЗООХОРИЯ** – распространение плодов, семян, спор растений, невинно прошедших через пищеварительный тракт животных с их экскрементами.

**ЭНДОКАРПИЙ** – внутренняя часть околоплодника покрытосеменных растений, пленчатая, кожистая или деревянистая (напр., «косточка» у видов рода *Cerasus*).

**ЭНДОПЛАЗМАТИЧЕСКИЙ РЕТИКУЛУМ (ЭПР)** – разветвленная внутриклеточная мембранная сеть, расположенная в цитозоле. Она представляет собой сложную систему каналов и их расширений – цистерн. Каналы заполнены особой жидкостью, называемой энхилемой. Если на поверхности таких мембран находятся рибосомы, то эндоплазматическая сеть называется шероховатой, или гранулярной. Каналы эндоплазматического ретикулума включены в состав плазмодесм и участвуют в соединении клеток друг с другом.

**ЭНДОСПЕРМ** – ткань в семени всех голосеменных и большинства покрытосеменных растений, в которой откладываются питательные вещества, необходимые для развития зародыша.

**ЭНДОТЕЦИЙ** – слой клеток, расположенный под эпидермисом в пыльниках большинства покрытосеменных.

**ЭНДОТРОФНАЯ МИКОРИЗА** – тип микоризы, при которой мицелий проникает внутрь корней растений-симбионтов.

**ЭНТОМОФИЛИЯ** – опыление цветков растений насекомыми.

**ЭПИБЛЕМА** – см. *Ризодерма*.

**ЭПИДЕРМИС** – покровная ткань листьев, молодых стеблей, частей цветка и плода высших растений, почти всегда состоящая из одного слоя плотно сомкнутых живых клеток, часть которых дифференцируется в устьица.

**ЭПИЗООХОРИЯ** – один из способов распространения плодов, семян и спор животными. Семена и плоды, распространяющиеся этим способом, прикрепляются к телу животных с помощью различного рода приспособлений – щетинок, колючек, опушения и т. д.

**ЭПИКОТИЛЬ** – участок стебля между семядолями и первыми настоящими листьями.

**ЭПИНАСТИЯ** – быстрый рост (либо увеличение тургора клеток) верхней стороны листа или лепестка, в результате которого орган изгибается книзу.

**ЭТАП ЗРЕЛОСТИ** – период цветения у семенных или репродукции у вегетативно размножающихся растений. Этот период продолжается от появления способности растения к заложению первичных зачатков репродуктивных органов до формирования бутонов и цветков или клубней, луковиц либо других органов вегетативного размножения и возникновения новых зародышей. В цветочных органах растений активируются соответствующие гены, которые находятся в неактивном состоянии в вегетативных органах. Во время этапа зрелости в репродуктивных органах растений повышается количество



воды, происходит увеличение содержания ауксинов, нуклеиновых кислот, флавопротеидов, каротиноидов, аскорбиновой кислоты, некоторых минеральных элементов, например, фосфора и бора.

**ЭТАП РАЗМНОЖЕНИЯ** – период заложения, роста, развития и созревания плодов и семян у растений, размножающихся семенами, а также клубней, луковиц и других органов у вегетативно размножающихся растений. На этапе размножения в пределах одного онтогенеза начинается новый онтогенез (эмбриогенез). Последний при этом становится основным процессом, более того, он доминирует над всеми другими физиологическими реакциями в растении, представляя собой мощный аттрагирующий центр.

**ЭТАП СТАРОСТИ** – период от полного прекращения плодоношения и до отмирания вегетативных органов и естественной смерти растений. Процесс старения связан с прогрессирующим во времени ослаблением основных жизненных функций: нарушением синтеза белков, уменьшением скорости физиологических процессов, превышением биохимических процессов распада (катаболизма) над процессами синтеза (анаболизма). Однолетние растения после завершения плодоношения отмирают целиком, у многолетних – ежегодно отмирают и опадают отдельные органы.

**ЭТАП ЭМБРИОНАЛЬНЫЙ** – период формирования зародыша и семени, который начинается с образования зиготы. Питание формирующегося зародыша происходит гетеротрофным путем, т. е. благодаря питательным веществам, поступающим к нему из материнского растения. В течение эмбрионального этапа семена созревают и вступают в состояние покоя. У вегетативно размножающихся растений эмбриональный этап происходит в почках клубней, луковиц, корневищ. У таких организмов он длится от возникновения почки до ее прорастания.

**ЭТАП ЮВЕНИЛЬНЫЙ** – период заложения, роста и развития вегетативных органов, длящийся от прорастания семени или вегетативной почки и до появления способности растительного организма к образованию репродуктивных органов. В начале ювенильного этапа растения не могут перейти к образованию репродуктивных органов даже при оптимальных для этого внешних условиях, впоследствии они постепенно приобретают способность к репродукции. Продолжительность ювенильного этапа определяется генотипом, у растений, принадлежащих к разным видам, она различается от нескольких недель до нескольких десятилетий. Во время ювенильного этапа для

растений характерна максимальная активность большинства физиологических функций и минимальный уровень устойчивости к действию стресс-факторов.

**ЭТАПЫ ОНТОГЕНЕЗА** – последовательно сменяемые периоды жизненного цикла растения, характеризующиеся определенными морфологическими и физиологическими особенностями. В основе деления онтогенеза находятся процессы полового размножения. Переход от одного этапа онтогенеза к другому записан в геноме, он зависит от содержания и соотношения фитогормонов и условий внешней среды. Выделяют пять этапов онтогенеза: эмбриональный, ювенильный, зрелости, размножения и старости.

**ЭУСТЕЛА** – наиболее совершенный тип стелы, свойственный голосеменным и подавляющему большинству двудольных покрытосеменных растений. Состоит из коллатеральных открытых пучков, расположенных по окружности, разделенных сердцевинными лучами.

**ЭУТРОФЫ** – растения, хорошо растущие только на плодородных почвах, богатых гумусом и элементами минерального питания.

**ЭФЕМЕРОИДЫ** – многолетние растения с коротким, обычно весенним, периодом развития. Многие из них являются геофитами.

**ЭФЕМЕРЫ** – однолетние растения с коротким, обычно весенним периодом развития.

**ЯБЛОЧНАЯ КИСЛОТА (МАЛАТ)** – дикарбоновая оксикислота,  $\text{COOH-CH(OH)-CH}_2\text{-COOH}$ . Это химическое соединение принимает участие в цикле трикарбоновых кислот. В нем яблочная кислота образуется из фумаровой кислоты.

**ЯДРО КЛЕТОЧНОЕ** – главная органелла, важнейшая часть эукариотической клетки, являющаяся центром управления всеми ее функциональными процессами. Ядро имеет чаще всего округлую или овальную форму, у большинства высших растений его диаметр равен 10–30 микрометров. Ядро окружено двойной оболочкой с порами, включает хроматин, ядрышки и нуклеоплазму (ядерный сок). Хроматин – это вещество, состоящее из белков и нуклеиновых кислот, в котором сосредоточена наследственная информация. В ядрышках происходит синтез рибосомальной РНК. Ядро регулирует всю жизнедеятельность клетки путем последовательной экспрессии и репрессии генов в процессе реализации наследственной программы.

**ЯДРОВАЯ ДРЕВЕСИНА** – внутренние слои древесины, утратившие функции проведения и запасаания веществ. Отличаются более

темной окраской и устойчивостью по сравнению с периферической зоной функционирующей живой древесины – заболони.

**ЯЗЫЧОК** – вырост на границе пластинки и влагалища листа, свойственный преимущественно видам сем. *Poaceae*.

**ЯНТАРНАЯ КИСЛОТА (СУКЦИНАТ)** – дикарбоновая четырехуглеродная кислота, промежуточное соединение цикла трикарбоновых кислот  $\text{COOH-CH}_2\text{-CH}_2\text{-COOH}$ . Молекула янтарной кислоты в этом цикле является непосредственным предшественником фумаровой кислоты.

## ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Растения составляют основу всех экосистем планеты. Они имеют и имеют большое значение для человека – пищевое, кормовое, лекарственное, эстетически-декоративное и т. п. Не менее важна роль растений в обеспечении человека древесиной и сырьем для легкой промышленности. Поэтому неслучайно, что курс ботаники с основами физиологии растений входит в программу подготовки бакалавров, обучающихся по направлению 35.03.07 «Технология производства и переработки сельскохозяйственной продукции».

Главная задача преподавания данной дисциплины – помочь студентам получить представление в соответствии с последними достижениями науки о сущности процессов в растительном организме и их взаимосвязи, о путях управления этими процессами для наиболее полной реализации генотипа в различных условиях внешней среды.

Учебное пособие включает основные разделы и темы, которые отражены в рабочей программе дисциплины, учитывая направление и профиль подготовки.

Для более эффективного и глубокого освоения дисциплины в пособии, кроме теоретического блока, представлены вопросы для самоконтроля, темы для самостоятельного изучения, тестовые задания, вопросы для подготовки к экзамену, терминологический словарь и библиографический список.

## БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. Андреева, И.И. Ботаника / И.И. Андреева, Л.С. Родман. – Москва: КолосС, 2010. – 582 с.
2. Ботаника с основами фитоценологии: анатомия и морфология растений / Т.И. Серебрякова, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский [и др.]. – Москва: Академкнига, 2006. – 543 с.
3. Зайчикова, С.Г. Ботаника / С.Г. Зайчикова, Е.И. Барабанов. – Москва: ГЭОТАР-Медиа, 2013. – 288 с.
4. Коровкин, О.А. Ботаника / О.А. Коровкин. – Москва: КНО-РУС, 2016. – 434 с.
5. Кузнецов, В.В. Физиология растений / В.В. Кузнецов, Г.А. Дмитриева. – Москва: Высшая школа, 2006. – 741 с.
6. Медведев, С.С. Физиология растений / С.С. Медведев. – Санкт-Петербург: Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2004. – 336 с.
7. Полонский, В.И. Введение в физиологию растений / В.И. Полонский; Красноярский государственный аграрный университет. – Красноярск, 2014. – 341 с.
8. Полонский, В.И. Оценка зерновых злаков на устойчивость к неблагоприятным экологическим факторам / В.И. Полонский, Н.А. Сурин. – Новосибирск: Изд-во СО РАСХН, 2003. – 126 с.
9. Полонский, В.И. Физиологические основы оценки селекционного материала / В.И. Полонский; Красноярский государственный аграрный университет. – Красноярск, 2007. – 168 с.
10. Полонский, В.И. Физиология растений / В.И. Полонский; Красноярский государственный аграрный университет. – Красноярск, 2008. – 211 с.
11. Суворов, В.В. Ботаника с основами геоботаники / В.В. Суворов, И.Н. Воронова. – Москва: АРИС, 2012. – 519 с.
12. Физиология и биохимия сельскохозяйственных растений / Н.Н. Третьяков, Е.И. Кошкин, Н.М. Макрушин [и др.]; под ред. Н.Н. Третьякова. – Москва: Колос, 2000. – 640 с.
13. Шабалина, О.М. Ботаника / О.М. Шабалина; Красноярский государственный аграрный университет. – Красноярск, 2009. – 587 с.
14. Яковлев, Г.П. Ботаника / Г.П. Яковлев, В.А. Челомбитько, В.И. Дорофеев. – Санкт-Петербург: Спец. Лит., 2008. – 687 с.

# **БОТАНИКА С ОСНОВАМИ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ**

## *ЧАСТЬ 1*

### *АНАТОМО-МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ И ФИЗИОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ РАСТЕНИЙ*

Учебное пособие

**Полонский Вадим Игоревич**

**Карпюк Татьяна Викторовна**

*Электронный ресурс*

Редактор И.В. Пантелеева

Подписано в свет 15.11.2022. Регистрационный номер 54  
Редакционно-издательский центр Красноярского государственного аграрного университета  
660017, Красноярск, ул. Ленина, 117  
e-mail: rio@kgau.ru