

*Жуковский А.Т.*

**«ОСНОВЫ БИОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ»**  
**Раздел «Основы биологии (Ботаника)»**

**Курс лекций**  
**для студентов специальности «Начальное образование»**

**Брест – 2022**

## СОДЕРЖАНИЕ

<b>Введение .....</b>	<b>3</b>
<b>Содержание учебного материала.....</b>	<b>6</b>
<b>Теоретический раздел</b>	
Тема 1. Введение. Многообразие живых организмов.....	9
Тема 2. Клеточное строение организмов.....	17
Тема 3. Вирусы. Бактерии.....	27
Тема 4. Грибы, водоросли, лишайники.....	38
Тема 5. Морфология растений	
Тема 5.1 Морфология растений. Растительные ткани и органы. Строение и функции корня.....	59
Тема 5.2 Морфология растений. Побег. Строение и функции стебля.....	71
Тема 5.3 Морфология растений. Строение, функции и разнообразие листьев.....	85
Тема 5.4 Морфология растений. Метаморфозы побега. Вегетативное размножение .....	98
Тема 6. Разнообразие растений.....	107
<b>Примерный перечень вопросов к экзамену (зачету) .....</b>	<b>125</b>
<b>Список литературы.....</b>	<b>127</b>

## ВВЕДЕНИЕ

Учебная дисциплина «Основы биологии и экологии» относится к компоненту учреждения высшего образования модуля «Естествознание» и входит в систему естественнонаучной подготовки будущих специалистов – учителей начальных классов.

Темы, рассматриваемые в процессе изучения учебной дисциплины, позволят студентам сформировать знания в области таких современных естественных наук, как микробиология, микология, лишенология, альгология, ботаника, анатомия, морфология, систематика, зоология, экология.

**Целью** изучения учебной дисциплины «Основы биологии и экологии» является формирование системы знаний о многообразии живых организмов (вирусов, бактерий, водорослей, грибов, лишайников, растений, животных) во взаимосвязи их структурно-функциональной организации, биологии, образа жизни, распространения, эволюции, значения в природе и практического использования в хозяйственной деятельности человека, а также о взаимодействии живых организмов с окружающей средой, структуре и функционировании экосистем, создания условий для развития способности использовать приобретенные знания для решения учебных и профессиональных задач.

К основным **задачам** учебной дисциплины относятся:

- усвоение знаний о многообразии форм живого, общих и частных закономерностей, присущих жизни во всех ее проявлениях и свойствах;
- усвоение знаний о морфолого-биологических характеристиках основных таксонов растений, животных, водорослей, грибов и лишайников, принципов их классификации, распространения и роли в природных экосистемах;
- усвоение знаний о способах бесполого и полового размножения, закономерностей онтогенеза, жизненных циклов и направления эволюции различных систематических групп растений, животных, грибов, водорослей и лишайников;
- приобретение умений по изучению микро- и макроструктуры вегетативных и репродуктивных органов растений, особенностей строения животных в связи с выполняемыми функциями и адаптациями к среде обитания;
- овладение техникой проведения биологических исследований и усвоение знаний об основных достижениях цитологии и гистологии, генетики, биологии развития, микробиологии, микологии, альгологии, ботаники и зоологии, экологии и эволюционного учения;
- усвоение знаний о воздействии окружающей среды на живые системы и механизмов адаптации живых организмов к отдельным экологическим факторам;
- усвоение знаний о структуре, функционировании и динамике экосистем;
- ознакомление с основными направлениями охраны биологического разнообразия Республики Беларусь;
- формирование экологического мировоззрения, развитие личностно-ценностного, духовного потенциала, воспитание у студентов культуры здорового образа жизни, качеств патриота и гражданина, готового к активному уча-

стию в экономической, производственной, социально-культурной и общественной жизни страны.

В результате изучения учебной дисциплины студент должен:

**знать:**

- современную классификацию живых организмов и основные таксономические категории;
- особенности строения, физиологии, поведения, значение в природе и хозяйственной деятельности человека отдельных представителей живых организмов (вирусов, бактерий, растений, животных, водорослей, грибов и лишайников);
- особенности строения клеток представителей различных царств живых организмов;
- микро-, макроструктуру и выполняемые функции вегетативных (корня и побега) и репродуктивных (цветка, плода, семени) органов растений;
- способы бесполого и полового размножения, особенности жизненных циклов отдельных представителей грибов, водорослей, растений и животных;
- отличительные признаки отделов растений, типов животных;
- отдельных представителей флоры и фауны, занесенных в Красную книгу Республики Беларусь;
- общие закономерности действия на организмы экологических факторов;
- механизмы адаптации организмов к отдельным экологическим факторам;
- основные характеристики и особенности функционирования надорганизменных систем;
- основные аспекты охраны природы Беларуси;

**уметь:**

- выполнять лабораторные исследования по разработанному плану, фиксировать и оформлять результаты наблюдений;
- изготавливать временные микропрепараты;
- составлять схемы жизненных циклов организмов различных таксономических групп (водоросли, грибы, растения, животные);
- устанавливать принадлежность грибов, водорослей, растений, животных к определенным таксонам на основании внутреннего и внешнего строения;
- составлять пищевые цепи;

**владеть:**

- соответствующим понятийным и терминологическим аппаратом;
- навыками использования микроскопического оборудования для изучения внутреннего и внешнего строения организмов.

В соответствии с учебным планом учреждения высшего образования изучение студентами учебной дисциплины «Основы биологии и экологии» направлено на формирование *специализированной компетенции*: использовать закономерности строения, функционирования и развития объектов природы, природных процессов и явлений при решении учебных и профессиональных задач (СК-2).

Компетенции, а также приобретенные знания, умения и навыки необходимы студентам для изучения учебной дисциплины «Методика преподавания предмета “Человек и мир”» модуля государственного компонента «Методика естественнонаучного образования младших школьников», учебной дисциплины «Безопасность жизнедеятельности человека» цикла «Дополнительные виды обучения», а также для прохождения учебной практики по естествознанию.

В соответствии с учебным планом дневной формы получения образования со сроком обучения 4 года учебная дисциплина «Основы биологии и экологии» изучается на I курсе во 2 семестре. Общее количество часов – 200, количество аудиторных часов – 104: 52 часа – лекции, 40 часов – лабораторные занятия, 12 часов – практические занятия (на раздел «Основы биологии (Ботаника)» отводится 40 аудиторных часов: 20 часов – лекции, 20 часов – лабораторные занятия). Форма текущей аттестации – экзамен.

В соответствии с учебным планом заочной формы получения образования со сроком обучения 3,5 года учебная дисциплина «Основы биологии и экологии» изучается на I и II курсе. Общее количество часов – 164, количество аудиторных часов – 20 (10 часов – лекции, 10 часов – практические занятия):

на I курсе количество аудиторных часов – 8 (4 часа – лекции, 4 часа – практические занятия) по разделу «Основы биологии (Ботаника)»;

на II курсе количество аудиторных часов – 12 (8 часов – лекции, 4 часа – практические занятия) по разделам «Основы биологии. Зоология» (8 часов) и «Основы общей экологии» (4 часа).

Форма текущей аттестации – экзамен на II курсе.

## СОДЕРЖАНИЕ УЧЕБНОГО МАТЕРИАЛА

### Раздел 1. Основы биологии (Ботаника)

#### 1.1 Введение. Многообразие живых организмов

Биология как совокупность наук о живой природе. Задачи, предмет, объекты и методы исследования биологии. Классификация биологических наук по объектам изучения, свойствам и проявлениям живого.

Основные свойства живых организмов: клеточное строение, обмен веществом и энергией с окружающей средой (питание, дыхание, выделение), размножение, раздражимость (таксисы, тропизмы, настии, рефлексy), движение, саморегуляция, адаптация к окружающей среде, развитие (онтогенез и филогенез), наследственность, изменчивость. Живая природа как сложноорганизованная, иерархическая система. Структурно-функциональные уровни организации живой природы: молекулярно-генетический, клеточный, организменный, популяционно-видовой, биогеоценотический, биосферный.

Возникновение и многообразие жизни на Земле. Современная классификация живых организмов.

Систематика как наука о разнообразии организмов. Основные системы (искусственные, естественные, генеалогические). Основные таксономические категории: вид, род, семейство, порядок, класс, отдел, царство. Бинарная номенклатура.

#### 1.2 Клеточное строение организмов

История изучения клетки. Основные положения современной клеточной теории. Формы, размеры, химический состав клеток (вода и минеральные соли; углеводы, липиды, белки, нуклеиновые кислоты, и их роль в живых организмах). Особенности строения клеток про- и эукариот. Поверхностный аппарат клетки и его функции. Цитоплазма и ее организация. Строение и функции клеточного ядра и других органоидов клетки. Сравнительная характеристика растительной, животной и грибной клеток.

Клеточный цикл. Деление клеток (амитоз, митоз, мейоз), характеристика основных стадий, место в жизненном цикле.

#### 1.3 Вирусы. Бактерии

*Вирусы.* Происхождение. Структура вирусных частиц (простые, сложные вирусы, бактериофаги). Особенности жизнедеятельности. Разнообразие вирусов и их значение в природе, вирусные заболевания, профилактика вирусных инфекций.

*Бактерии.* Происхождение. Строение, размножение, питание бактерий. Среда обитания, разнообразие бактерий и их значение в природе. Заболевания, вызываемые бактериями. Способы борьбы с болезнетворными бактериями.

#### 1.4 Грибы. Водоросли. Лишайники

*Грибы.* Происхождение. Систематика, строение клетки и мицелия. Способы размножения (бесполое, половое) и циклы развития отдельных представителей (типы половых процессов, стадии полового цикла, смена ядерных фаз). Питание грибов. Основные группы грибов и их характеристика. Среда обита-

ния и значение грибов в природе, применение в хозяйственной деятельности человека. Микориза. Охрана грибов в Республике Беларусь.

*Водоросли.* Происхождение и систематика водорослей. Особенности строения клетки и тела (одноклеточные, колониальные и многоклеточные). Способы размножения (бесполое, половое) и циклы развития отдельных представителей (типы половых процессов, смена ядерных фаз). Питание водорослей. Характеристика некоторых отделов водорослей (зеленые, диатомовые, харовые, бурые и красные). Экологические группы и среда обитания водорослей. Значение в природе, применение в хозяйственной деятельности человека.

*Лишайники.* Лишайники как симбиотические ассоциации. Компоненты лишайников (микобионт, фотобионт) и их взаимоотношения. Анатомическая структура (гомеомерные, гетеромерные) и морфологические типы талломов (накипные, листоватые, кустистые). Размножение лишайников. Питание. Среда обитания и значение лишайников в природе, применение в хозяйственной деятельности человека.

### **1.5 Морфология растений**

Общая характеристика растений. Происхождение и эволюция растений. Особенности морфологического и анатомического строения растений в связи с выходом на сушу.

*Растительные ткани.* Понятие, классификация (образовательные, покровные, проводящие, механические, основные, выделительные), особенности строения, выполняемые функции и расположение тканей в органах растений.

*Органы растений.* Понятие, виды органов (вегетативные, репродуктивные).

*Корень.* Понятие, основные свойства, выполняемые функции, виды (главный, боковой, придаточный). Корневые системы (стержневая, мочковатая, смешанная). Зоны корня (зона деления с корневым чехликом, зона растяжения и дифференцировки клеток, зона поглощения, зона проведения). Внутреннее (первичное и вторичное) строение корня. Основные видоизменения и специализация корней (запасные корни, корни-гаустории, ходульные корни, досковидные опорные корни, пневматофоры, воздушные корни, микориза, клубеньки).

*Побег.* Понятие, внешнее строение (метамеры, узлы, междоузлия, пазухи, листовые рубцы). Понятие, функции и типы почек (по внутреннему строению, расположению, активности). Ветвление побега (дихотомическое, моноподиальное, симподиальное, ложнодихотомическое).

*Стебель* как часть побега. Функции стебля, виды (по положению в пространстве), анатомическое строение (первичное и вторичное).

*Лист* как часть побега. Функции листьев, внешнее строение (листовая пластинка, основание, черешок, прилистники, влагалище), разнообразие (простые и сложные, по форме и расчленению листовой пластинки, характеру жилкования). Внутреннее строение листьев двудольных и хвойных растений. Листорасположение. Старение листьев, листопад и его значение.

*Метаморфозы вегетативных органов.* Основные видоизменения побега (суккулентные органы, колючки, филлоклады, усики, ловчие аппараты,

надземные и подземные столоны, корневище, клубень, луковица, клубнелуковица). Вегетативное размножение растений.

### 1.6 Разнообразие наземных растений

*Споровые растения.* Общая характеристика споровых растений. Происхождение, особенности строения, размножение и среда обитания представителей отделов *мохообразные, плаунообразные, хвощеобразные и папоротникообразные*. Значение в природе, применение в хозяйственной деятельности человека. Охрана споровых растений в Республике Беларусь.

*Семенные растения.* Общая характеристика семенных растений. Происхождение, особенности строения и размножения *голосеменных и покрытосеменных* растений. Основные представители семенных растений, их значение в природе, применение в хозяйственной деятельности человека. Охрана семенных растений в Республике Беларусь.

*Репродуктивные органы покрытосеменных растений.* Цветок, его строение и функции. Опыление, оплодотворение, образование плодов и семян. Строение, классификация и способы распространения плодов и семян. Типы соцветий.

#### Тематический план

№ п/п	Наименование раздела, темы	Количество аудиторных часов		
		Всего ДФ/ЗФ	Лекции ДФ/ЗФ	лабораторные (практические) ДФ/ЗФ
<b>1</b>	<b>Основы биологии (Ботаника)</b>			
1.1	Введение. Многообразие живых организмов	2/2	2/2	–
1.2	Клеточное строение организмов	6/-	4/-	2/-
1.3	Вирусы. Бактерии	2/2	2/2	-/-
1.4	Грибы. Водоросли. Лишайники	10/-	6/-	4/-
1.5	Морфология растений	12/-	6/-	6/-
1.6	Разнообразие наземных растений	8/4	-/-	8/4
	<b>Всего</b>	<b>40/8</b>	<b>20/4</b>	<b>20/4</b>

ДФ – дневная форма получения образования

ЗФ – заочная форма получения образования



# ТЕОРЕТИЧЕСКИЙ РАЗДЕЛ

## Тема 1

### ВВЕДЕНИЕ. МНОГООБРАЗИЕ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

*Вопросы:*

1. Биология как система наук о живой природе.
2. Основные свойства и уровни организации живой материи.
3. Возникновение и многообразие жизни на Земле.
4. Систематика как наука о разнообразии организмов.

#### 1. Биология как система наук о живой природе

***Биология – наука о живых организмах.***

Как самостоятельная наука биология выделилась из естествознания в начале XIX века. Термин «биология» (греч. *bios* – жизнь и *logos* – учение, наука) был введен независимо несколькими учеными: в 1800 г. немецким биологом Карлом Фридрихом Бурдахом, в 1802 г. французским натуралистом Жаком Батистом Ламарком и немецким ботаником Готфридом Рейнхольдом Тревиранусом.

**Естествознание** – совокупность знаний о природных объектах, явлениях и процессах. Естествознание возникло до образования отдельных естественных наук. С точки зрения современной науки, естествознание представляет собой совокупность естественных наук, взятых как целое. Фундаментальными естественными науками являются **биология**, физика, химия, астрономия, география, геология.

***Биология – наука комплексная.*** Традиционно биологические науки определяются по основным группам исследуемых организмов. В частности, бактерии изучаются *бактериологией* или наукой более широкого плана – *микробиологией*, предметом интереса которой служат все микроскопические живые организмы; *микология* исследует представителей царства Грибы; *зоология* – изучает животных; *ботаника* – комплексная биологическая наука о растениях.

Также выделяют биологические науки (разделы), изучающие более мелкие, чем царства, группы живых организмов: *альгология* изучает водоросли, *бриология* – мхи, *птеридология* – папоротники, *лихенология* – лишайники, *дендрология* – древесные растения, *орнитология* – птиц, *маммология* – млекопитающих и т.д.

Отдельные стороны проявления жизни изучают и такие биологические науки, как:

*морфология* – наука о внешнем и внутреннем (*анатомия*) строении организмов, отдельных органов, их видоизменениях, закономерностях строения и процессах формирования;

*цитология* – наука о строении и жизнедеятельности клеток;

*гистология* – наука, изучающая ткани и их распределение в органах;

*эмбриология* – наука о закономерностях образования зародыша, его строения и развитии;

*систематика* – наука о разнообразии видов, их классификации;

*физиология* – наука, изучающая процессы жизнедеятельности организмов (фотосинтез и транспорт веществ, дыхание, почвенное питание, развитие и др.);

*биогеография* – наука, изучающая размещение и распространение отдельных видов живых организмов и сообществ на поверхности Земли;

*фитоценология* – наука о растительных сообществах (фитоценозах), изучающая закономерности их строения, развития, распространения, использования и возможности их преобразования.

## 2. Основные свойства и уровни организации живой материи

Живые организмы обладают рядом общих свойств и признаков, которые отличают их от тел неживой природы:

✓ *клеточное строение*. Клетка – базовая структурно-функциональная единица жизни. Все живые организмы состоят из одной или многих клеток, либо из продуктов секреции этих клеток;

✓ *типичный химический состав*. Химические вещества, из которых построены живые организмы (**белки, нуклеиновые кислоты, жиры, углеводы**), более сложные, чем вещества, из которых состоит большинство тел неживой природы;

✓ *обмен веществ с окружающей средой и энергозависимость*. Все организмы представляют собой открытые биологические системы, являющиеся устойчивыми лишь при условии непрерывного доступа к ним различных веществ и энергии извне. Живые организмы извлекают из окружающей среды вещество и энергию, преобразуют и используют их, а затем выделяют обратно продукты распада и преобразованную энергию, например, в виде тепла. В результате обмена веществ (питание, дыхание, выделение) между живой и неживой природой осуществляется круговорот веществ и перенос энергии от одного организма к другому, что создает условия для существования растений, животных, грибов, микроорганизмов и человека, в частности, на нашей планете;

✓ *дискретность* (прерывистость). Живой организм (или иная биологическая система) отграничены от окружающей среды определенными структурами, которые регулируют обмен веществами, сводят к минимуму потери веществ и служат для поддержания пространственного единства системы;

✓ *целостность*. Составляющие части живой системы тесно связаны между собой и образуют структурно-функциональное единство;

✓ *саморегуляция*. Живые организмы обладают способностью поддерживать постоянство своего химического состава и интенсивность обменных процессов (гомеостаз). Недостаток поступления каких-либо веществ мобилизует внутренние ресурсы организмов, а избыток вызывает прекращение синтеза этих веществ. В зависимости от меняющихся условий внешней среды, путем саморегуляции в живых системах автоматически устанавливаются на определенном уровне те или иные физиологические процессы;

✓ *размножение и самовоспроизведение*. Размножение (увеличение численности) связано с явлением передачи наследственной информации с помощью нуклеиновых кислот и является самым характерным признаком живого.

Генетический материал, передаваемый потомству, определяет возможные пределы развития организма, его структур, функций и реакций на окружающую среду. В то же время потомки обычно похожи на своих родителей, но не идентичны им;

✓ *рост и развитие*. В течение жизни организмы претерпевают ряд количественных (возрастает число клеток, масса тела) и качественных (дифференцировка клеток, образование тканей и органов, старение) изменений;

✓ *изменчивость* – способность организмов приобретать новые свойства и признаки;

✓ способность к *адаптациям*. Живые организмы приспособляются к постоянно изменяющейся окружающей среде – особенности строения, функций и поведения данного организма, соответствуют его образу жизни;

✓ *раздражимость* – способность живых организмов отвечать на определенные внешние или внутренние воздействия специфическими реакциями, что помогает им выжить;

✓ способность к *движению*. Все живые организмы способны к движению: для животных характерно активное движение, а для растений – ростовые движения.

***Живые организмы отличаются от тел неживой природы высокой структурной и функциональной сложностью.*** Эта особенность включает все выше названные признаки и делает состояние жизни качественно новым свойством материи.

Как уже было сказано выше, живым организмам характерна целостность. Наименьшей частью организма, которая обладает свойствами живой материи, является молекула (ДНК, РНК).

Для удобства изучения живой материи выделяют до 10 уровней ее организации: *молекулярный, органоидный, клеточный, тканевой, органный, организменный, популяционный, видовой, биоценотический, экосистемный*. Все эти уровни по существу можно свести к трем основным: *клеточному, организменному, надорганизменному*.

Особенность организации жизни на Земле состоит в том, что все функциональные единицы структурных уровней находятся в иерархическом соподчинении – меньшие подсистемы составляют большие, а сами в то же время являются подсистемами более крупных систем.

### **3. Возникновение и многообразие жизни на Земле**

Земля как планета закончила свое формирование примерно 4,6 млрд. лет назад (начало формирования – ~ 7 млрд. л.н. и продолжалось ~ 2,5 млрд. л – *космогонический этап*). Этой цифрой датируется начало *гадейского эона* (надэры; 4,6 – 3,9 млрд. л.н.). Геологических доказательств существования в это время живых организмов на Земле нет.

Когда точно жизнь возникла на Земле не известно. Однако известно, что уже в *архейском эоне* (3,9 – 2,6 млрд. л.н.) существовали различные простейшие организмы.

К этому времени относится возникновение древнейших осадочных пород. Эти породы содержат либо биогенный углерод, связанный в своем происхождении с жизнедеятельностью организмов, либо *строматолиты* и *микрофоссилии*.

*Строматолиты* – кораллоподобные осадочные карбонатные или кремниевые образования, представляющие собой продукты жизнедеятельности древнейших автотрофов, в основном цианобактерий. *Микрофоссилии* – микроскопические включения в осадочные породы ископаемых микроорганизмов.

Согласно наиболее разработанной теории (А.И. Опарин, Дж. Холдейн, Г. Меллер), жизнь возникла в «первичном» океане (водный раствор различных неорганических веществ: соединения азота, углерода, серы, фосфора и т.д.) из элементов неживой природы, т.е. *абиогенным* путем.

В тех условиях (мощные атмосферные электрические разряды, ультрафиолетовое излучение, внутреннее разогревание Земли) простейшие неорганические соединения постепенно превращались во все более и более сложные органические вещества – аминокислоты, азотистые основания, сахара. С течением времени первобытный океан превратился в раствор органических соединений – «первичный, или питательный бульон» – среду благоприятную для образования новых, более сложных органических молекул белков и нуклеиновых кислот.

Затем эти полимеры начали объединяться в многомолекулярные системы, так называемые «коацерватные капли», которые постепенно усложнялись, совершенствовались и дали начало первым живым существам – *прокариотам* – примитивным бактериям (~3,6 млрд. л.н.).

Питались первые бактерии *гетеротрофно*, т.е. путем поглощения готовых органических и неорганических веществ «первичного бульона». Они быстро размножались и, в конечном итоге, им стало не хватать питательных элементов. Некоторые организмы в этих условиях выработали способность самостоятельно производить органические вещества. Таким образом появились первые *автотрофные* прокариотические организмы, которые синтезировали органические вещества путем *хемосинтеза* – синтеза органических веществ благодаря энергии, поступающей в результате окисления некоторых неорганических веществ (например,  $\text{H}_2\text{S}$ ,  $\text{NH}_3$  и др.) без выделения  $\text{O}_2$  либо в результате *фотосинтеза* – синтеза органического вещества благодаря солнечной энергии, однако тоже без выделения  $\text{O}_2$  (так как донорами электронов в этом процессе выступала не  $\text{H}_2\text{O}$ , а, например,  $\text{H}_2\text{S}$  – в результате накапливалась сера):



Таким образом, первые *автотрофы* были *анаэробными* организмами.

Древнейшие бактериальные сообщества были похожи на пленки плесени, располагавшиеся на дне водоемов или в их прибрежной зоне. Оазисами жизни часто служили вулканические области, где на поверхность из внутренних слоев Земли поступали  $\text{H}_2$ ,  $\text{S}$  и  $\text{H}_2\text{S}$  – основные доноры электронов.

В Архейском эоне ~3,5 млрд. л.н. возникли и *цианобактерии* – бактерии способные к фотосинтезу с выделением свободного  $\text{O}_2$  (так как донором электронов в процессе являлась  $\text{H}_2\text{O}$ ) – это первые *аэробные* организмы, благодаря

деятельности которых в атмосфере стал накапливаться свободный  $O_2$  (атмосфера стала окислительной).



Накопление свободного  $O_2$  в атмосфере явилось предпосылкой возникновения в Протерозое (2,6 – 0,6 млрд. л.н.) ~2,1 млрд. л.н. первых одноклеточных *эукариотов* – строгих аэробов, имеющих более сложное строение, в клетках которых имелось ядро. Предполагают, что это были планктонные организмы. Длительное время в Протерозое *цианобактерии* и *эукариоты* существовали совместно, а затем *эукариоты* стали преобладать.

В конце Протерозоя (~1 млрд. л.н.) появились многоклеточные организмы. Незадолго до начала четвертого эона – *Фанерозоя* (начало 570 млн. л.н.) – уже существовала развитая система сообществ, в которых преобладали планктонные (свободноплавающие) и бентосные (донные) водоросли и многоклеточные растительные и животные.

Породы *Фанерозоя* изобилуют ископаемыми животными и растениями.

В течение трех эр *Фанерозоя* (Палеозой, 570–230 млн. л.н.; Мезозой, 230–65 млн. л.н.; Кайнозой, начало 65 млн. л.н.) происходила и до сих пор происходит совместная эволюция живых организмов. Особенность истории развития живых организмов в *Фанерозое* состояла в том, что определенным группам животных соответствовали определенные группы растений.

Древнейшие наземные растения (*риниофиты* и близкие к ним растения) появились в девоне–силуре палеозойской эры, т.е. ~415 – 430 млн. л.н. В девоне – карбоне возникли все основные группы (таксоны) ныне живущих и вымерших растений, за исключением покрытосеменных. Однако господствующими формами в течение всего палеозоя, начиная с середины девона, были различные споровые: хвощеобразные, плаунообразные и папоротникообразные, древовидные формы которых нередко образовывали леса. Среди животных в конце палеозоя господствовали рыбы и земноводные.

В конце палеозоя на Земле появились голосеменные растения. Их господство начинается с конца перми (около 220 млн. л.н.) и продолжалось в течение почти всего мезозоя. В мезозойскую эру появляются рептилии, млекопитающие, птицы.

В конце мезозойской эры (нижний мел, ~120 млн. л.н.) появляются покрытосеменные растения, которые в течение всего кайнозоя вплоть до нашего времени занимают господствующее положение. В кайнозое произошел расцвет млекопитающих и птиц.

Примерно 2 млн. л.н. (начало четвертичного периода кайнозойской эры) состав флоры и фауны приближается к современному.

Сейчас в мире существует около 2 млн. видов организмов и около 500 млн. видов вымерло в предшествующие геологические эпохи.

По мнению ученых, суммарное число видов на Земле (с учетом еще не открытых) достигает 5 – 35 млн., а по некоторым прогнозам даже 50 или 100 млн.

Все множество живых организмов распределяется, или классифицируется по определенной системе иерархически соподчиненных групп – **таксономических категорий**. Самой высокой таксономической категорией, которую выделяют многие современные ученые, является **империя**. Согласно одной из классификаций выделяют две империи – **неклеточные организмы** и **клеточные организмы**. Неклеточные формы жизни обладают одним общим свойством –

находясь вне клетки, они не могут размножаться и у них не происходит обмен веществ. К ним относятся **вирусы**, которые составляют одноименный таксон. Вирусы распространены в природе повсеместно и поражают все группы живых организмов, являются внутриклеточными паразитами на генетическом уровне.

Среди **клеточных организмов** ранее выделяли два **надцарства** (домéна) – **Прокариоты** и **Эукариоты**.

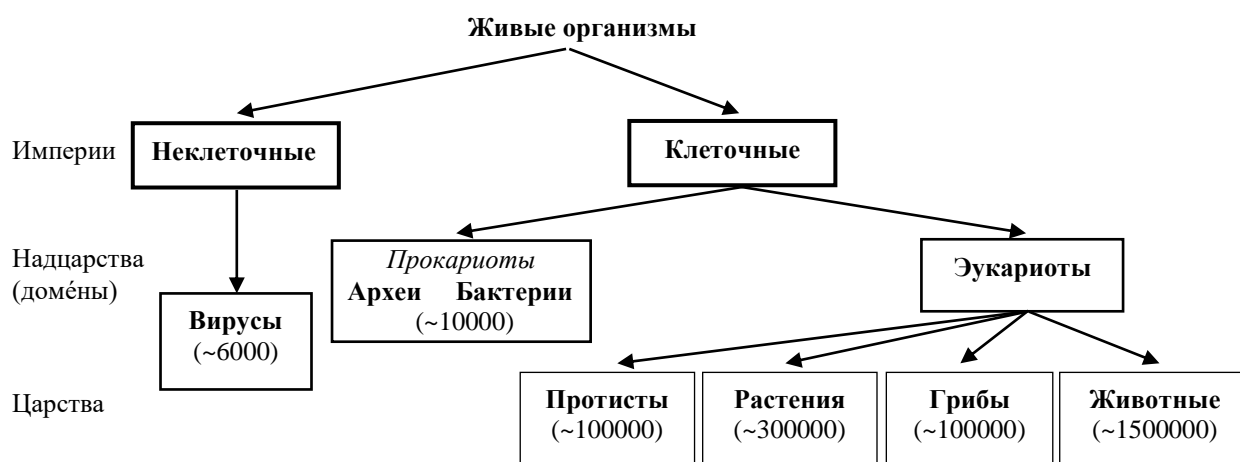
*Домéн, или надцарство* – самый верхний уровень (ранг) группировки организмов в биологической систематике, включающий в себя одно или несколько царств.

**Прокариоты** – это самые древние организмы, которые возникли на Земле примерно 3,6 млрд. лет назад (Архейский эон). Это доядерные организмы, не имеющие морфологически оформленного ядра и типичного хромосомного аппарата. Ранее к прокариотам относили одно **царство** – **Дробянки (бактерии)** (*Monera*). В 1977 году на основании данных молекулярной биологии **Прокариоты** были разделены на две группы (царства) – Архебактерии и Эубактерии, а в 1990 г. Карл Вёзе разделил прокариот на два *домéна* – **археи** и **бактерии**.

**Эукариоты** (настоящие ядерные организмы) – имеют морфологически оформленное ядро. Возникли на Земле около 2,1 млрд. лет назад.

В соответствии с системой Роберта Уиттекера (1969 г.) к эукариотам относятся **4 царства: протисты, животные, грибы, растения** (рис. 1.1.). В 1981 году Томас-Кавалье Смит выделил пятое царство – **Хромисты**, однако многие систематики не признали данное выделение.

К царству **Растения** (*Plantae*) относятся автотрофные фотосинтезирующие многоклеточные организмы с тканевым строением. **Грибы** (*Fungi*) – гетеротрофные (осмотрофные) организмы, как правило, мицелиального строения. Царство **Животные** (*Animalia*) составляют многоклеточные гетеротрофные (голозойные) организмы с тканевым строением. **Протисты** (*Protista*) – гетерогенная группа эукариотических одноклеточных, колониальных или многоклеточных организмов, которые в своем строении не имеют высокоорганизованных тканей; к ним относятся простейшие, водоросли, слизевики и другие грибоподобные организмы.



**Рис. 1.1.** Схема классификации основных групп организмов.

#### 4. Систематика как наука о разнообразии организмов

Познание многообразия живого было и остается одной из основных задач биологии и, в частности, *систематики* – биологической науки, изучающей разнообразие всех существующих и вымерших организмов.

Основными разделами систематики являются *таксономия* (классификация организмов), *номенклатура* (совокупность существующих названий групп организмов) и *филогенетика* (установление родства и хода исторического развития организмов).

В задачи современной систематики входит выявление, описание, классификация и группирование организмов в систему. Конечной целью систематических исследований является создание такой системы всех организмов или отдельных их групп, которая содержала бы максимум возможной биологической информации. Чем информативнее система, тем полезнее она в научном и практическом отношении.

Известно большое число систем живущих и ископаемых организмов и отдельных их групп. Первые системы появились еще в IV в. до н.э. (впервые – Аристотель, Теофраст).

В зависимости от принципов, на которых строятся системы организмов, выделяют *искусственные*, *естественные* и *генеалогические* системы.

*Искусственная* биологическая система строится на основе какого-либо одного или немногих морфологических признаков. Как правило, такие системы не отражают сущности объектов классификации. Они несут незначительную биологическую информацию и предназначены в основном для удобного «сортирования» объектов.

В ботанике господство искусственных систем продолжалось с IV в. до н.э. до середины XVIII века. Авторы: А. Чезальпино, Джон Рей, Ж. Турнефор и др. Известнейшая искусственная система принадлежит шведскому естествоиспытателю Карлу Линнею (1735), основанная на строении тычинок и пестиков (выделил 24 класса, описал 1500 новых растений; позже в 1753 г. в работе «Виды растений» К. Линней описал более 10 000 видов).

В отличие от искусственных в *естественных* системах при классификации учитываются сходство и различие организмов по многим признакам. Поэтому естественные системы несут большую биологическую информацию. Положение в такой системе группы организмов (таксона) определяет ее основные свойства. Иначе говоря, зная положение объекта в системе, возможно еще до его изучения предсказать некоторые его свойства и особенности.

Первые *естественные* системы появились в конце XVIII века (система А. Жюссье, позже О.П. Декандоля), но в отличие от *искусственных* продолжают создаваться и используются, хотя и уступили первенство *генеалогическим*. Антуан Жюссье (1789) в своей естественной системе описал 20 000 видов растений и распределил их в 100 порядков (соответствующих современным семействам), выделенных по совокупности основных признаков (цветок, плод, семя).

*Генеалогические* системы (эволюционные, филогенетические) помимо сходства и различий морфолого-анатомических и физиологических признаков, отражают и филогению, т.е. историческое родство организмов.

*Генеалогические* системы появились в конце XIX века. Например, системы цветковых растений А. Энглера, Дж. Хатчинсона, А. Л. Тахтаджяна.

В любых классификациях (системах) все организмы относятся к определенным *таксономическим категориям* и *таксонам*.

Под *таксономическими категориями* в систематике подразумевают определенные ранги или уровни в классификации организмов. Согласно правилам ботанической номенклатуры основными таксономическими категориями считаются *вид, род, семейство, порядок, класс, отдел, царство*.

Основной структурной единицей в системе живых организмов является вид.

**Вид** – это исторически сложившаяся совокупность популяций, особи которых сходны по морфологическим, физиологическим и биохимическим особенностям, способны свободно скрещиваться и давать плодовитое потомство, приспособлены к определенным условиям жизни и занимают в природе определенную территорию – ареал.

В отличие от абстрактных таксономических категорий *таксоны* являются реально существующие или существовавшие группы организмов, которые в процессе классификации отнесены к определенным таксономическим категориям.

Например, ранги рода или вида являются таксономическими категориями, а род *крапива* (*Urtica*) и вид *крапива двудомная* (*Urtica dioica*) – два конкретных таксона. Первый таксон охватывает все существующие виды рода *крапива*, второй – все особи, относимые к виду *крапива двудомная*.

Для видов организмов приняты *биномиальные* названия, состоящие из двух латинских слов. Первое обозначает род, к которому относится данный вид, второе – видовой эпитет.

Например *одуванчик лекарственный* – *Taraxacum officinale*, *ландыш майский* – *Convallaria majalis*.

Принятое в ботанике правило давать видам двойные названия известно как *бинарная номенклатура* (введена в обиход в 1753 г. К. Линнеем).

**Биология** – система наук, объектами изучения которой являются живые организмы, как ныне живущие, так и вымершие в предшествующие геологические эпохи. Биология изучает все проявления жизни (структуру, функционирование, рост и развитие, происхождение, эволюцию), классифицирует и описывает живые существа.



## *Тема 2*

# КЛЕТОЧНОЕ СТРОЕНИЕ ОРГАНИЗМОВ

*Вопросы:*

1. История изучения клетки. Основные положения клеточной теории.
2. Размеры, формы, химический состав клеток.
3. Строение растительной клетки и некоторые ее свойства.
4. Клеточный цикл. Деление клеток.

### **1. История изучения клетки. Основные положения клеточной теории**

**Клетка** – элементарная структурная и функциональная единица живых организмов. Ей свойственны все проявления жизни: рост и развитие, обмен веществ и энергозависимость, размножение, раздражимость, наследственность и др. Лишь вирусы лишены клеточной структуры, однако вне клетки они не проявляют свойства живого. Наука, которая занимается изучением строения и функционирования клетки, называется *цитологией*.

Исследование клетки стало возможным после изобретения в 1590 г. братьями *Янсен* (Захарий и Френсис – голландские мастера очков) первого светового микроскопа. На границе XVI – XVII вв. световой микроскоп изобрели многие ученые, в том числе итальянский ученый *Галилео Галилей* (1609г.), немецкий ученый Кеплер(1617г.).

Впервые клеточное строение у растений наблюдал и описал в работе «Микрография» (1665 г.) англичанин *Роберт Гук*, рассматривая под усовершенствованным им микроскопом Галилея срез бутылочной пробки. При этом он выявил ее ячеистое строение и назвал эти ячейки *клетками*.

Еще до Р. Гука Фредерик Чези в 1624 году наблюдал строение папоротников, увидел сорусы, спорангии и споры.

Клетки у различных организмов также наблюдали и другие ученые того времени: 1675 г. – итальянец *Марчелло Мальпиги*, 1673 г. – голландец *Антони ван Левенгук*, 1682 г. – англичанин *Неемия Грю*.

Но вплоть до XIX в. представления о клетке были довольно примитивными: клетка рассматривалась как пустая полость, важную роль в которой выполняет только оболочка. Содержимому клеток ученые придавали вторичную роль.

В начале XIX в. многие исследователи сосредоточили внимание на изучении внутриклеточного содержимого: 1825 г. – чех *Ян Пуркинъе* открыл *ядро* в яйцеклетке птиц; 1831 г. – англичанин *Роберт Броун* описал *ядро* у растений.

Мысль о том, что клетка является основой организации растений и животных в той или иной форме, высказали многие ученые того времени (*Ж.Б. Ламарк, А. Дютроше, Г. Моль, П.Ф. Горанинов и др.*).

На рубеже 30 – 40-х гг. XIX в. немецкими учеными зоологом *Т. Шванном* и ботаником *М. Шлейденом* были сформулированы первые положения *клеточной теории*, главный тезис которой – признание общего для всех организмов принципа клеточного строения и роста.

В XIX в. с помощью светового микроскопа были открыты основные структурные элементы клетки, накапливались данные об их функциях.

Во второй половине XIX в. были сделаны новые открытия, которые обогатили клеточную теорию: 1854 г. – немец *Крюгер* открыл *лейкопласты*; 1885 г. – немецкий ботаник *А. Шимпер* – *хлоро- и хромопласты*; 1890 г. – немец *Р. Альтман*, а в 1892 г. – *В. Флеминг* открыли *митохондрии*; 1898 г. – итальянский ученый *К. Гольджи* – *комплекс Гольджи*; 1874 г. – *И.Д. Чистяков*, а в 1875 г. – *Э. Страсбургер* открыли деление клеток. В 1855 г. немецкий ученый *Р. Вирхов* обосновал принцип преемственности клеток путем деления: «каждая клетка от клетки».

В середине XX в. (1946 г.) был изобретен электронный микроскоп, с его помощью стало возможным не только изучить детали структуры известных компонентов, но и открыть новые – *рибосомы, сферосомы, мембраны* и др.

В современном виде клеточная теория содержит четыре основных постулата:

- клетка – наименьшая элементарная структурно-функциональная единица живого. Вне клетки жизни нет;
- клетки растений и животных сходны по своим основным свойствам и строению;
- клетки размножаются только путем деления исходной (материнской) клетки;
- клетки большинства многоклеточных организмов специализируются по функциям и образуют ткани.

## 2. Размеры, формы, химический состав клеток

Размеры клеток тела большинства растений колеблются в пределах от 10 до 100 мкм (1 мкм =  $10^{-6}$  м). В одном листе дерева может быть более 100 млн. клеток. Некоторые клетки настолько крупные, что их различают невооруженным глазом или в лупу – запасающие клетки мякоти плодов *арбуза, лимона, снежноягодника, яблок, томата*; длина и диаметр таких клеток достигают 2 – 5 мм. Особенно большими размерами отличаются удлинённые клетки прядильных растений: длина лубяных волокон у *льна* равна 20 – 40 мм, у *крапивы жгучей* – 80 мм, а у *китайской крапивы* (рамы) – до 500 мм. Самые крупные клетки растений – клетки млечников, размеры которых измеряются в сантиметрах, а иногда и в метрах.

По форме различают два основных типа клеток: *паренхимные* – более или менее изодиаметричные, т.е. их величина приблизительно одинакова во всех трех измерениях (длина, ширина и высота); *прозенхимные* – вытянутые, их длина превышает ширину в 5 – 6 раз и более.

Химический состав клеток представлен неорганическими и органическими веществами:

### ■ **неорганические вещества:**

- *вода* (60 – 90 % от массы цитоплазмы) – универсальный растворитель, обеспечивает нормальное протекание реакций обмена веществ в клетке, создавая оптимальную среду, является источником  $O_2$  и  $H_2$ ;

- *соли и неорганические кислоты* (2 – 6%).

В составе клетки обнаружено более 80 химических элементов. По содержанию в клетке они подразделяются на 3 группы:

- *макроэлементы* – содержание их в клетке колеблется от 80 до 0,01%. Составляют ~99% массы клетки, причем 98% от всех макроэлементов приходится на кислород, углерод, азот и водород. Остальные: калий, магний, натрий, кальций, сера, фосфор, хлор (их содержание порядка десятых и сотых долей процента);

- *микроэлементы* – содержание их в клетке колеблется от 0,01 до 0,000001%: бор, кобальт, медь, железо, молибден, цинк, ванадий, йод, бром и др. Они входят в состав ферментов, гормонов, витаминов, пигментов;

- *ультрамикроэлементы* – их доля не превышает 0,000001%: уран, радий, золото, ртуть, бериллий, цезий, селен и др. металлы. Физиологическая роль большинства этих элементов пока не установлена.

■ **органические вещества:**

- *конституционные*, т.е. входящие в состав структурных элементов (органойдов) клетки и участвующие в обмене веществ: белки, липиды, нуклеиновые кислоты, углеводы;
- *эргастические вещества (включения)*, т.е. продукты жизнедеятельности клетки: *запасные* (временно выведенные из обмена веществ – крахмал и другие углеводы, запасные белки (алеироновые зерна), запасные липиды); *отбросы* (конечные продукты обмена – оксалат кальция, эфирные масла, смолы).

*Белки* – высокомолекулярные биополимеры, образованные аминокислотами, которые связаны между собой пептидными связями. Составляют 40 – 50% сухой массы протопласта. Входят в состав структурных компонентов клетки, ферментов, гормонов. Выполняют транспортные, регуляторные, защитные и другие функции. Могут образовывать комплексы с другими веществами (сложные белки): с липидами – липопротеиды, с углеводами – гликопротеиды, с нуклеиновыми кислотами – нуклеопротеиды и т.д.

*Липиды* – жироподобные вещества. Составляют 2 – 3% сухой массы протопласта. Входят в состав структурных компонентов клетки (например, в биологические мембраны), являются запасными энергетическими веществами, влияют на проницаемость клетки и активность многих ферментов, участвуют в создании межклеточных контактов.

*Углеводы* – первичные продукты фотосинтеза и исходные продукты биосинтеза других веществ. Составляют 0,2 – 2% сухой массы протопласта. Участвуют в организации органойдов, являются энергетическими запасами клетки, выполняют рецепторные и защитные функции (входя в состав кутина, слизи, камедей). Выделяют моносахариды (глюкоза, фруктоза), олигосахариды (сахароза, лактоза, мальтоза) и полисахариды (крахмал, манноза, целлюлоза, инулин). Крахмал – резервный (запасной) энергетический полисахарид. Целлюлоза – основной компонент клеточной стенки (оболочки). Сахара рибоза и дезоксирибоза входят в состав нуклеиновых кислот РНК и ДНК.

*Нуклеиновые кислоты* – высокомолекулярные биополимеры, образованные нуклеотидами. Их содержание в клетке составляет всего 1 – 2% от массы сухого протопласта. Выполняют роль носителей и передатчиков наследственной информации, а также контролируют обмен веществ. Выделяют два типа – РНК и ДНК, которые различаются по составу, строению и функциям. ДНК служит носителем генетической информации, содержится в ядре, а также в митохондриях и пластидах. РНК «считывает» и передает генетическую информацию с ДНК на рибосомы для синтеза белка, содержится в ядре, митохондриях, пластидах, рибосомах, а также в цитоплазме.

Белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы синтезируются в самой клетке. В основе этого синтеза лежат процессы фотосинтеза, осуществляемые за счет энергии света.

Непосредственным накопителем и переносчиком энергии при всех реакциях метаболизма служат молекулы *аденозинтрифосфата* (АТФ). Энергия АТФ накапливается в виде фосфатных связей (P ~ O).

В протопласте содержатся и физиолого-активные вещества, типа витаминов, гормонов (ростовых веществ), фитонцидов и т.д., необходимые для нормальной жизнедеятельности клетки и организма в целом.

### 3. Строение растительной клетки и некоторые ее свойства

Несмотря на огромное разнообразие растительных клеток, все они имеют общие черты организации.

Основными частями растительной клетки, которые видны в световой микроскоп, являются: *протопласт* (живое содержимое клетки) и его производные – *клеточная оболочка* и *вакуоль* с клеточным соком (рис. 2.1.).

В *протопласте* выделяют основную плазму – *цитоплазму* и *ядро*. В свою очередь *цитоплазма* состоит из *гиалоплазмы* и структурных компонентов – *органовидов* (органелл) (рис. 2.2.).

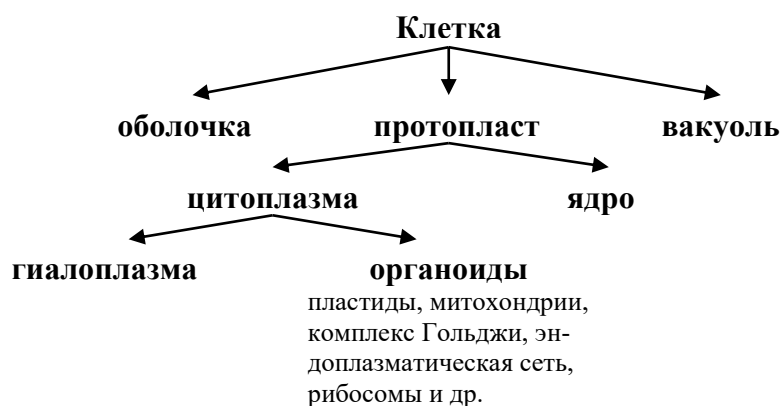


Рис. 2.1. Схема строения растительной клетки.

#### ***Клеточная оболочка.***

*Клеточная оболочка (КО)* – структурное образование, располагающееся по периферии клетки, придающее ей прочность, форму и защищающее протопласт от внешних воздействий. Способна к росту растяжением, как правило, прозрачна и пропускает солнечный свет, через нее легко проникает вода и другие вещества.

*КО* представляет собой продукт жизнедеятельности протопласта (рис. 2.3.). Главным компонентом оболочки растительной клетки является *целлюлоза*.

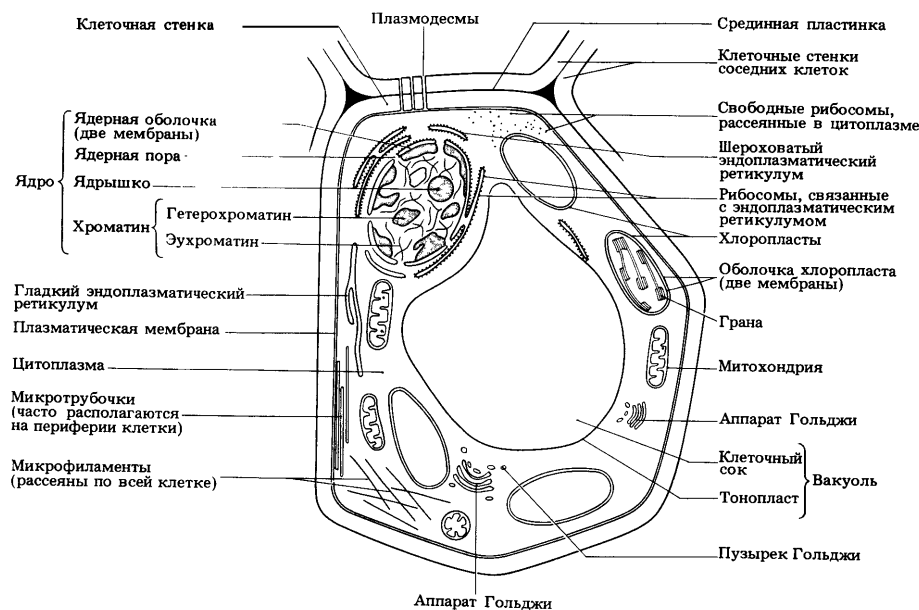


Рис. 2.2. Схематическое строение растительной клетки.

КО состоит из микрофибрилл (сложные пучки целлюлозы – большое количество линейно расположенных мономеров – остатков глюкозы), погруженных в матрикс (пектиновые вещества, или пектины – кислые полисахариды и гемицеллюлозы – полисахариды, растворимые в щелочах, их момеры расположены линейно, но с разветвлениями). Микрофибриллы, расположенные в матриксе, образуют каркас клеточной оболочки.

КО образуется сразу после деления клеток – первичная КО (богата водой – 60–70% и содержание целлюлозы не более 30%). Позже внутри клетки толщина КО увеличивается, а объем полости клетки сокращается (в результате откладывания микрофибрилл между первичной КО и плазмалеммой) – образуется вторичная КО (выполняет главным образом механическую функцию, в ней меньше воды, а количество целлюлозы достигает 40 – 50%).

У многоклеточных растительных организмов оболочки соседних клеток скреплены между собой пектиновыми веществами, образующими срединную пластинку. Оболочки клеток образуют единую систему – апопласт, которая служит главным путем для передвижения воды и минеральных веществ.

В результате разрушения срединной пластинки (при специальной обработке или естественно, например, у перезрелых плодов груши, дыни, персика и др.) оболочки соседних клеток разъединяются – происходит так называемая мацерация.

КО пронизана плазмодесмами – цитоплазматическими тяжами, которые обеспечивают контакт между соседними клетками. Плазмодесмы объединяют

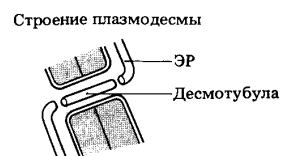
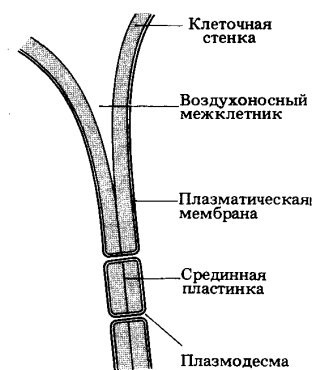


Рис. 2.3. Клеточная оболочка.

протопласты всех клеток в единую систему – *симпласт* (по которой также передвигаются различные вещества). Как правило, *плазмодесмы* проходят через *поры* (перерывы во *вторичной КО*) и облегчают транспорт воды и растворенных веществ от клетки к клетке (рис. 2.3.).

Пора выстлана плазматической мембраной. Сквозь пору проходит *десмотубула*, часто соединенная на обоих концах с *эндоплазматическим ретикулумом*.

В случае накопления в *КО лигнина*, происходит ее одревеснение. Одревесневшая оболочка очень прочна и тверда.

Оболочки некоторых типов клеток могут включать слои липидов: *восков, кутина и суберина*. *Кутин и воск* обычно покрывают наружные стенки клеток покровной ткани *эпидермы*, образуя *кутикулу* – водо- и воздухонепроницаемый слой на поверхности растений. *Суберин* пропитывает оболочку, он полностью непроницаем для воды и газов, поэтому такая суберинизированная, или опробковевшая, клетка быстро отмирает.

В некоторых случаях наблюдается ослизнение *КО* – целлюлоза и пектиновые вещества превращаются в слизи и камеди.

Иногда наблюдается и минерализация *КО* – отложение в ней солей кальция, кремнезема (*хвощи, осоки, злаки, крапива* и др. растения) и т.д.

### **Вакуоль.**

*Вакуоль* представляет собой наполненный жидкостью (*клеточным соком*) мембранный мешок (рис. 2.2.). От цитоплазмы содержимое вакуоли отграничено вакуолярной мембраной (*тонопласт*), которая обладает избирательной проницаемостью.

*Клеточный сок* представляет собой водный раствор органических и неорганических веществ: сахара (глюкоза, фруктоза, сахароза), растворимые белки, органические кислоты (яблочная, щавелевая, лимонная и др.), алкалоиды (атропин, папаверин, морфин), ферменты, пигменты (антоцианы, антофеины, антохлоры) и др.

Функции вакуолей многообразны:

- формируют внутреннюю водную среду клетки;
- поддерживают гидростатическое (тургорное) давление внутриклеточной жидкости;
- накапливают запасные вещества (например, сахароза) и отходы (например, кристаллы оксалата кальция), т.е. конечные продукты метаболизма клетки;
- иногда содержат гидролитические ферменты и выполняют функцию *лизосом*, т.е. разрушают макромолекулы и даже различные органоиды.

Одностороннее передвижение воды через полунепроницаемую мембрану (*тонопласт, плазмалемму*) в сторону водного раствора солей большей концентрации, называется *осмосом*. Поступающая в *клеточный сок* вода благодаря осмотическому давлению (разнице концентраций солей в растворе цитоплазмы и внутри вакуоли) оказывает давление на цитоплазму, а через нее – на стенку клетки, вызывая напряженное ее состояние, или *тургор*.

*Тургорное давление* (гидростатическое давление, направленное из центра клетки на ее стенки) в растительной клетке способствует поддержанию формы неодревесневших частей

растений и их положения в пространстве. Оно служит также одним из факторов роста, обеспечивая рост клеток растяжением. Потеря тургора вызывает завядание растений.

Недостаток воды в растении, и тем самым в отдельной клетке, ведет к явлению *плазмолиза*, т.е. к сокращению объема вакуоли и отделению протопласта от оболочки. *Плазмолиз* может быть вызван искусственно при погружении клетки в гипертонический раствор (т.е. с большей концентрацией солей в растворе, чем в клетке) какой-либо соли или сахара. *Плазмолиз* обычно обратим (*деплазмолиз*) и служит показателем живого состояния протопласта.

### **Цитоплазма.**

Основу *цитоплазмы* составляет ее *матрикс*, или *гиалоплазма*, – сложная бесцветная, оптически прозрачная коллоидная система, способная к обратимым переходам из золя в гель и обратно. Состоит из воды (70–90%), в которой растворены различные вещества: белки, липиды, полисахариды, неорганические вещества.

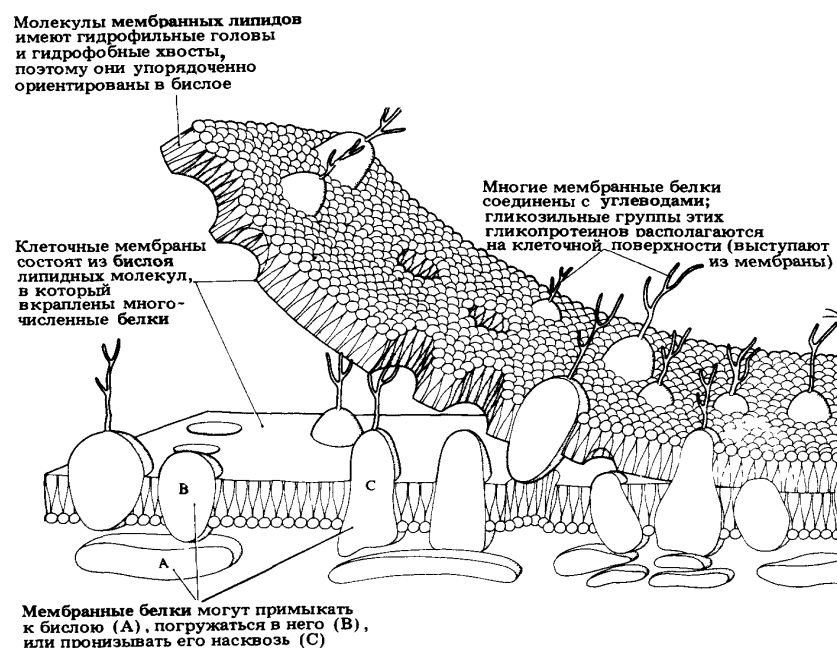
*Гиалоплазма* осуществляет взаимодействие между органоидами, участвует в обмене веществ и их транспорте, передаче раздражения и т.д.

Живым клеткам характерно активное движение *гиалоплазмы* – *циклоз*. В него вовлекаются и *органоиды*. Движение *гиалоплазмы* может быть *круговым* – вдоль стенок клетки, когда в центре находится одна большая вакуоль, и *струйчатым* – вокруг нескольких небольших вакуолей в разных направлениях.

Скорость перемещения *гиалоплазмы* зависит от температуры, интенсивности освещения, обеспеченности кислородом и др. факторов.

От *КО* *цитоплазма* отграничена мембраной – *плазмалеммой*.

Мембранная организация характерна для большинства органоидов клетки (рис. 2.4.). Любая мембрана представляет собой тонкую пленку, основу которой составляют



**Рис. 2.4.** Трёхмерная модель мембраны.

составляют *липиды*, молекулы которых размещены в два слоя (бислой). Эти два пласта скреплены между собой молекулами *структурных белков*. Часть этих белков проходит через бислой липидов насквозь, при этом образуются участки, через которые проникает вода и другие вещества. Кроме этого, в состав *мембран* входят молекулы *гликолипидов* (липидов, связанных с углеводами) и *гликопротеидов* (липидов связанных с белками).

*Мембраны* ограничивают содержимое клетки от окружающей среды, органоиды друг от друга и образуют их внутреннюю структуру. Кроме того, они воспринимают информацию от внешней среды, обеспечивают иммунитет – устойчивость к заболеваниям, нейтрализуют чужеродные и собственные ядовитые вещества, осуществляют межклеточные контакты.

Одним из основных свойств *мембраны* является ее избирательная проницаемость (полупроницаемость): одни вещества проходят через нее с трудом или вообще не проходят, другие – легко. Существует три основных механизма поступления веществ в клетку или выход а их из клетки наружу: *диффузия, осмос и активный транспорт*. *Диффузия* – процесс перемещения через мембраны газов по градиенту концентраций. *Осмос* – процесс перемещения воды через полупроницаемые мембраны (без затраты энергии). *Активный транспорт* – это сопряженный с потреблением энергии перенос молекул или ионов через мембрану против градиента концентрации.

Различные органоиды цитоплазмы (пластиды, комплекс Гольджи, эндоплазматическая сеть, митохондрии, рибосомы, лизосомы и др.) выполняют в клетке специальные функции.

#### 4. Клеточный цикл. Деление клеток

Размножение клеток происходит путем их деления. Период между двумя последовательными делениями клетки составляет *клеточный цикл*. Клеточный цикл состоит из двух стадий:

1. интерфазы – стадии активного роста и функционирования клеток;
2. деления клетки, состоящего из двух этапов – деления ядра (кариокинез) и разделения цитоплазмы между дочерними клетками посредством срединной пластинки (цитокенез).

Известно три способа деления растительной клетки: *амитоз* (прямое деление), *митоз* (непрямое деление) и *мейоз* (редукционное деление).

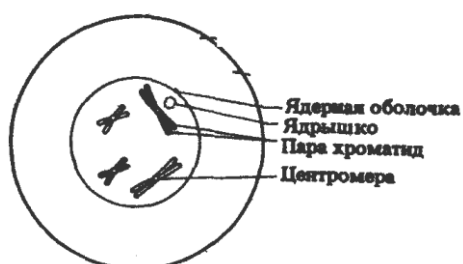
##### *Амитоз, или прямое деление.*

Содержимое клетки и ядра делится с помощью перетяжки без изменений структуры ядра. Ядерное вещество распределяется между дочерними клетками не всегда равномерно, вследствие чего образуются биологически неравноценные клетки. Наблюдается в клетках высокоспециализированных, старых и патологических тканей.

##### *Митоз (непрямое деление ядра, кариокинез).*

Биологическое значение *митоза* заключается в строго одинаковом распределении генетического материала между дочерними клетками с исходным, как у материнской клетки, набором хромосом. Осуществляется по мере роста тела растения, поэтому его нередко называют *соматическим делением*. У растений, грибов, части протистов половые клетки образуются также в результате митоза.

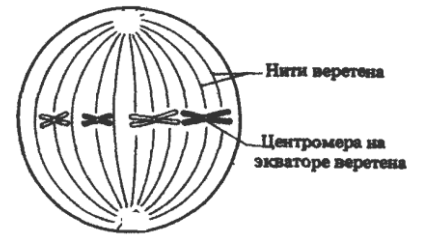
Выделяют четыре фазы *митоза*:



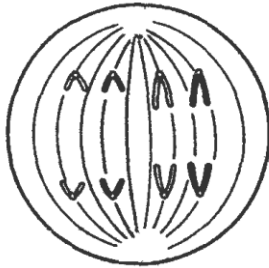
**Профаза.** Ядра увеличиваются в объеме; начинают проявляться хромосомы (хроматиды укорачиваются и утолщаются в результате их спирализации и конденсации), которые затем укорачиваются, обособляются и располагаются более упорядоченно; к концу профазы ядерная оболочка и ядрышко исчезают, на противоположных полюсах клетки образуется веретено деления, состоящее из микротрубочек.



**Метафаза.** Хромосомы окончательно обособляются и собираются в одной плоскости посередине между полюсами бывшего ядра – экваториальной пластинке; хроматиды отделяются друг от друга, оставаясь связанными лишь в области центромеры; микротрубочки веретена деления прикрепляются к центромерам.

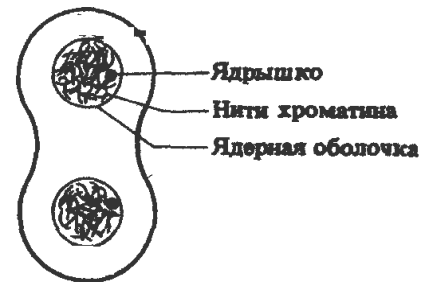


**Анафаза.** Центромеры делятся, каждая хромосома окончательно разделяется на две хроматиды, которые становятся хромосомами и с помощью веретена деления движутся к полюсам.



Дочерние хромосомы растаскиваются в стороны своими центромерами

**Телофаза.** Дочерние хромосомы достигают полюсов клетки, веретено деления исчезает, хромосомы набухают, удлиняются и становятся незаметными; появляются



ядрышки и ядерная оболочка вокруг двух новых ядер.

В **интерфазе** (стадия неделящегося ядра) достраивается вторая половина хромосом.

В жизни клетки митоз длится около 1 – 1,5 часа, в то время как интерфаза – 15 – 30 часов.

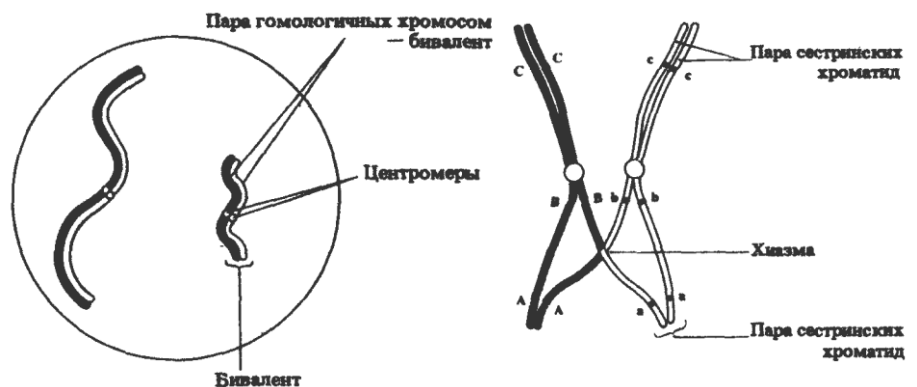
В конце митоза происходит деление цитоплазмы (**цитокинез**) и ее компонентов: между двумя дочерними клетками образуется срединная пластинка из пектиновых веществ, затем достраивается оболочка клеток.

### **Мейоз (редукционное деление).**

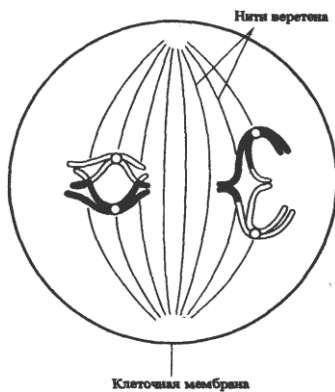
Это особый способ деления клеток, при котором, в отличие от митоза, происходит редукция (уменьшение) числа хромосом и переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное. У высших растений наблюдается при образовании спор (спорогенез); у многих грибов и водорослей – происходит в зиготе сразу после оплодотворения и приводит к образованию гаплоидного мицелия или таллома; у ряда многоклеточных водорослей происходит в половых органах и приводит к образованию гаплоидных гамет. Мейоз состоит из двух последовательных делений ядра, в процессе которых удвоение ДНК (хромосом) происходит один раз.

Первое деление сложное и связано с уменьшением числа хромосом (редукционное деление), а второе – сходно с обычным митозом.

**Профаза I.** Сложная и сильно растянутая во времени: хромосомы спирализуются (становятся видимыми); гомологичные хромосомы (одинаковые по строению, от отцовской и материнской гамет) сближаются, конъюгируют и образуют пары – **биваленты** (состоят из четырех хроматид); гомологичные хромосомы, составляющие бивалент, частично разделяются, как будто отталкиваясь друг от друга, однако хромосомы

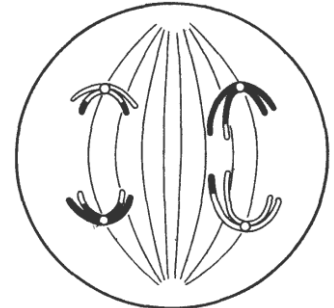


соединены между собой в нескольких точках – *хиазмах*; в каждой хиазме происходит обмен участками хроматид – *кроссинговер*; исчезает ядрышко и ядерная оболочка, формируется веретено деления; биваленты движутся в экваториальную плоскость.



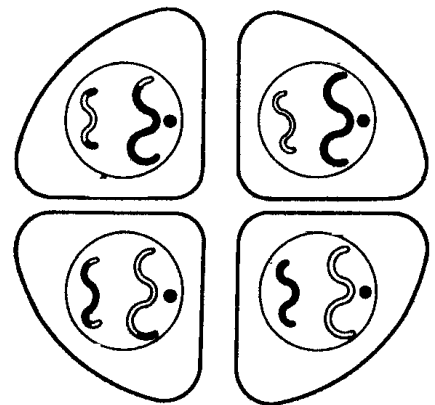
**Метафаза I.** Заканчивается формирование веретена деления; биваленты выстраиваются в экваториальной плоскости, образуя метафазную пластинку; микротрубочки прикрепляются к центромерам каждой хромосомы.

**Анафаза I.** Гомологичные хромосомы (каждая из которых состоит из двух хроматид) полностью разъединяются и движутся к противоположным полюсам клетки.



**Телофаза I.** Расхождение гомологичных хромосом к противоположным полюсам означает завершение первого деления мейоза. Число хромосом в одном наборе стало вдвое меньше, но находящиеся на каждом полюсе хромосомы состоят из двух хроматид. Вследствие *кроссинговера* при образовании хиазм эти хроматиды генетически не идентичны, и при втором делении мейоза им предстоит разойтись. Веретена и их нити обычно исчезают. У животных и некоторых растений хроматиды деспирализуются, вокруг них на каждом полюсе формируется ядерная мембрана и образовавшееся ядро вступает в интерфазу. Затем начинается формирование разделяющей клеточной стенки, как при митозе. Но, у многих растений не наблюдается телофазы, образования клеточной стенки, интерфазы, и клетка прямо переходит из *анафазы I* в *профазу II*.

Второе деление мейоза проходит по типу обычного митоза: в *профазе II* ядрышко и ядерная оболочка исчезают, образуется веретено деления; в *метафазе II* хромосомы движутся к центральной плоскости, к их центромерам прикрепляется веретено деления; в *анафазе II* хроматиды отделяются и передвигаются к полюсам; в *телофазе II* хроматиды собраны у полюсов, веретено деления исчезает, возникают ядрышки и ядерная оболочка. После этого происходит деление цитоплазмы.



**В результате двух последовательных делений мейоза, из одной исходной диплоидной клетки образуются четыре гаплоидные генетически разнородные клетки благодаря кроссинговеру и случайному расхождению гомологичных хромосом к полюсам клетки.**

### Тема 3

## ВИРУСЫ. БАКТЕРИИ

Вопросы:

1. Общая характеристика вирусов и их значение в природе.
2. Общая характеристика бактерий и их значение в природе.

### 1. Общая характеристика вирусов и их значение в природе

**Вирусы** (лат. *virus* – яд) – **субмикроскопические неклеточные агенты, способные размножаться только внутри живых клеток** (облигатные паразиты). Относятся к отдельному таксону (домéну) живых организмов.

Вирусы открыты русским ботаником Д.И. Ивановским (1864 – 1920 гг.) в 1892 году при исследовании мозаичной болезни листьев табака. Термин «вирус» был впервые предложен в 1898 г. голландским ученым М. Бейеринком (1851 – 1931 гг.).

В настоящее время известно более 6000 различных видов вирусов, однако предполагают, что их существует более 100 миллионов.

Размеры большинства изученных вирусов колеблются от 20 до 300 нм (длина некоторых нитевидных достигает 1 400 нм, но их диаметр составляет лишь 80 нм;  $1 \text{ нм} = 1 \cdot 10^{-9} \text{ м}$ ), т.е. большинство из них не видны в световой микроскоп (субмикроскопические) и их изучение стало возможным только после изобретения электронного микроскопа. Самый крупный вирус достигает 1,5 мкм в длину и 0,5 мкм в диаметре (*Pithovirus sibericum*).

*Pithovirus sibericum* открыт в 2014 году (выделен из образца многолетней мерзлоты из Сибири, возраст которого оценивается в 30 тыс. лет). В 2013 году самым крупным из известных вирусов считался *Pandoravirus* размерами 1 мкм × 0,5 мкм.

Зрелая вирусная частица (т.е. внеклеточная, покоящаяся – *вирион*) устроена очень просто: она состоит из одной или нескольких молекул нуклеиновых кислот, составляющих *сердцевину* вируса, и белковой оболочки (*капсид*) – это так называемые *простые вирусы*. Оболочка образована *капсомерами*, каждый из которых состоит из одной или двух белковых молекул. У каждого вируса капсомеры капсида располагаются в строго определенном порядке.

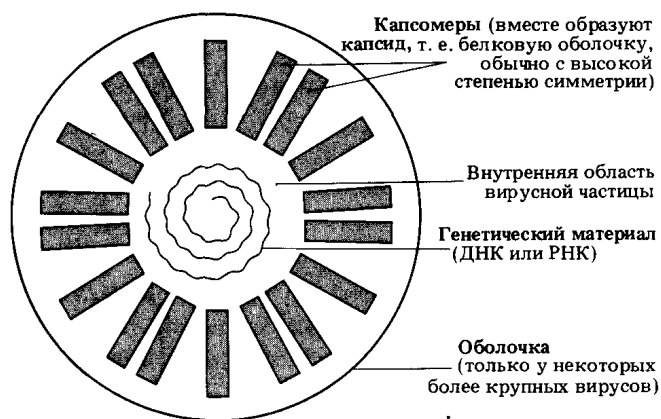


Рис. 3.1. Схематическое строение вируса.

*Сложные вирусы* (например, *герпеса* или *гриппа*) кроме белков капсида и нуклеиновой кислоты содержат дополнительную *липопротеидную мембрану* (оболочку, суперкапсид образуемый из плазматической мембраны клетки хозяина), различные *углеводы* и *ферменты* (рис.3.1).

Ферменты способствуют проникновению вирусной НК в клетку и выходу образовавшихся вирионов в среду (*нейраминидаза* миксовирусов,

АТФ-аза и лизоцим некоторых фагов и др.), а также участвуют в процессах транскрипции и репликации вирусной НК (различные *транскриптазы* и *репликазы*).

*Белковая оболочка* защищает нуклеиновую кислоту от различных физических и химических воздействий, а также препятствует проникновению к ней клеточных ферментов, предотвращая тем самым ее расщепление. Также, в составе капсида имеется рецептор, комплементарный рецептору заражаемой клетки – вирусы поражают строго определенный круг хозяев (определяющая функция).

Различные типы вирусов могут поражать только ограниченный круг хозяев, многие вирусы видоспецифичны. Некоторые, как, например, вирус *оспы*, могут поражать только один вид – людей, в подобных случаях говорят, что вирус имеет узкий диапазон хозяев. Напротив, вирус *бешенства* может поражать различные виды млекопитающих, то есть он имеет широкий диапазон хозяев. Вирусы растений безвредны для животных, а большинство вирусов животных безопасны для человека.

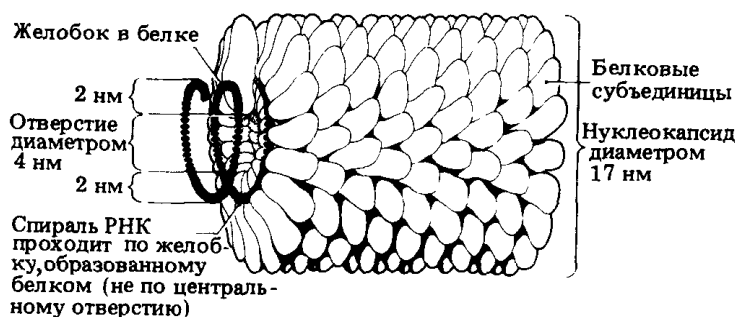


Рис. 3.2. Структура вируса табачной мозаики.

Вирионы ряда вирусов растений и ряда фагов имеют *спиральный* капсид, в котором белковые субъединицы (капсомеры) уложены по спирали вокруг оси. Например, ВТМ (*вирус табачной мозаики*) имеет форму палочек диаметром 15 – 17 нм и длиной до 300 нм (рис. 3.2.). Внутри его капсида имеется полый канал диаметром 4 нм. Генетическим материалом ВТМ является одноцепочечная РНК, плотно уложенная в желобке спирального

капсида. Для *вирионов* со спиральным капсидом характерно высокое содержание белка (90 – 98%) по отношению к нуклеиновой кислоте.

Капсиды вирионов многих вирусов (например, *аденовирус*, *вирус герпеса*, *вирус желтой мозаики турнепса*) имеют форму симметричного многогранника, чаще всего икосаэдра (многогранник с 12 вершинами, 20 треугольными гранями и 30 ребрами) – *изометрические капсиды* (рис. 3.3.). В таких вирионах содержание белка составляет около 50% по отношению к НК. Выделяют также продолговатый и комплексный капсиды.



Рис. 3.3. Геометрическая модель икосаэдра и аденовирус икосаэдрической формы.

***В отличие от всех остальных организмов вирусы не имеют клеточного строения!***

Генетический материал вируса может быть представлен молекулами либо ДНК, либо РНК, соответственно, вирусы подразделяют на ДНК-содержащие и РНК-содержащие (большинство вирусов). Молекулы нуклеиновой кислоты в вирионе могут быть линейными (РНК, ДНК) или иметь форму кольца (ДНК). Причем эти нуклеиновые кислоты могут состоять из одной цепочки или из двух. Вирусная НК имеет от 3 до 200 генов.

*ДНК-содержащие* вирусы – поксвирус, иридовирин, герпесвирус, аденовирус и др.

*РНК-содержащие* вирусы – парамиксовирус, коронавирусы, лейковирусы, рабдовирусы и др.

Нуклеиновая кислота вируса совмещает в себе функции обеих кислот (ДНК и РНК) – хранение и передача наследственной информации, а также управление синтезом белков.

**В отличие от вирусов все клеточные организмы содержат оба типа нуклеиновых кислот.**

Более сложное строение имеют вирусы бактерий – *бактериофаги* (рис. 3.4.). Обычно бактериофаги состоят из головки и хвоста (стержня и чехла, базальной пластинки и нитей отростка). Длинная молекула НК сложена в виде спирали внутри головки бактериофага (белковой оболочки).

К вирусам относятся также и *вириоды* – инфекционные агенты, представляющие собой низкомолекулярные (короткие) одноцепочечные кольцевые РНК, не кодирующие собственные белки (лишены капсида). Вириоды являются возбудителями ряда заболеваний растений.

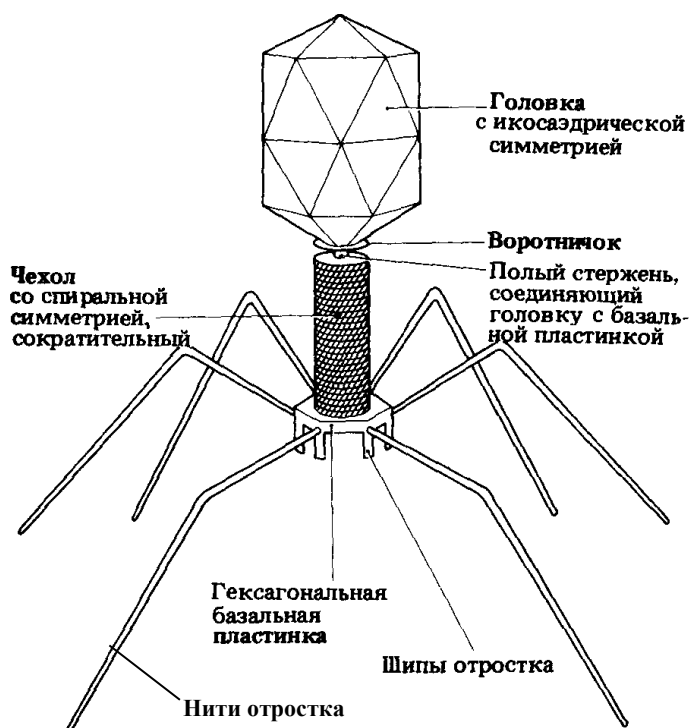


Рис. 3.4. Строение бактериофага.

Вне живой клетки *вирусы* размножаться не могут. Вирус попадает в клетку, либо впрыскивая в нее свою нуклеиновую кислоту оставляя при этом белковую оболочку снаружи клетки (как это делают *бактериофаги*), либо при фагоцитозе (пиноцитозе) вместе с белковой оболочкой (вирусы животных), либо через нарушенную клеточную оболочку (вирусы растений).

Вирусы растений распространяются, как правило, с помощью насекомых и нематод (круглые черви). Сосущие насекомые (например, цикады) переносят вирусы вместе с соком, который они высасывают из клеток флоэмы или эпидермиса. Также вирусы могут передаваться потомству через семена и споры.

Вирусные РНК или ДНК, попав в клетку-хозяина, начинают самовоспроизводиться (удваиваться). По программе и-РНК вируса на рибосомах клетки синтезируются специфические вирусные белки, после чего осуществляется

процесс самосборки новых вирусных частиц (нуклеиновые кислоты одеваются белковой оболочкой). Таким образом, вирус становится внутриклеточным паразитом на генетическом уровне. После размножения новое поколение *вирионов* (до 1000) выходит из клетки, разрушая ее (иногда не разрушая) и заражает другие (здоровые) клетки. Вирусная ДНК может также встраиваться в геном клетки-хозяина и размножаться дальше как составная часть хромосомы.

Происхождение вирусов неясно. Вероятно, вирусы существуют с момента появления первых живых клеток. По одной из гипотез (гипотеза клеточного происхождения) вирусы возникли около 3 млрд. лет назад из нуклеиновых кислот организмов (*прокариотов*) в результате выделения из генома свободных фрагментов, которые приобрели способность синтезировать белковую оболочку и делиться (удваиваться, реплицироваться) внутри клеток. Высказывается мнение, что новые типы вирусов и сейчас образуются из генома бактерий и *эукариот* (ядра, пластид, митохондрий).

### **Значение вирусов в природе.**

В природе вирусы имеют большое значение, так как они распространены повсеместно и поражают все группы живых организмов, часто вызывая различные заболевания.

1. Вирусы играют важную роль в регуляции численности популяций некоторых видов живых организмов.

Чайная ложка морской воды содержит около миллиона вирусов. Они необходимы для регуляции пресноводных и морских экосистем. Большая часть этих вирусов является бактериофагами, безвредными для растений и животных. Они поражают и разрушают бактерии в водном микробном сообществе, таким образом, участвуя в важном процессе круговорота углерода в морской среде. Органические молекулы, освобожденные из бактериальных клеток благодаря вирусам, стимулируют рост новых бактерий и водорослей. Микроорганизмы составляют более 90 % биомассы в море. По оценкам, каждый день вирусы убивают около 20 % этой биомассы, а количество вирусов в океанах в 15 раз превышает число бактерий и архей. Вирусы являются главными агентами, вызывающими быстрое прекращение цветения воды, убивающего другую жизнь в море, за счёт гибели вызывающих его водорослей.

2. Вирусы являются важным естественным средством переноса генов между различными видами, что вызывает генетическое разнообразие и направляет эволюцию. Считается, что вирусы сыграли центральную роль в ранней эволюции, ещё до расхождения бактерий, архей и эукариот. Вирусы и по сей день остаются одним из крупнейших живых хранилищ неисследованного генетического разнообразия на Земле.

3. Известно более 1000 заболеваний **растений**, вызванных вирусами (большинство из них РНК-содержащие). Наиболее распространены различные *некрозы* (участки мертвой ткани), *мозаики* (пятна, крапинки, полосы на органах растений), при которых повреждаются ткани паренхимы, уменьшается количество хлоропластов, разрушается флоэма и т.д.; наблюдается морщинистость или карликовость листьев. Вирусы вызывают задержку роста растений, что приводит к снижению урожайности сельскохозяйственных культур.

ВЖМТ – вирус желтой мозаики турнепса, ВТМ – вирус табачной мозаики, ВККТ – вирус карликовой кустистости томатов.

У **животных** вирусы (ДНК- и РНК-содержащие) вызывают такие заболевания, как: *ящур* (у крупного рогатого скота), *бешенство* (у собак, лисиц, волков), *миксоматоз* (у крыс), *саркома*, *лейкоз* и *чума* (у кур) и др. Очень часто заражаются этими болезнями и люди при контактах с зараженными животными.

У **человека** вирусы вызывают такие заболевания, как: *оспа* (вирус натуральной оспы), *инфекционный паротит* (парамиксовирус), *грипп* (миксовирус), *респираторные заболевания* (ОРЗ; риновирусы РНК-), *инфекционный гепатит*, *полиомиелит* (детский паралич; пикорнавирус), *бешенство*, *герпес*, *ВИЧ-инфекция* (вирус иммунодефицита человека – ВИЧ), *гемморагическая лихорадка Эбола* (вирус Эбола), *лихорадка Зика* (вирус Зика), *коронавирусная инфекция COVID-19* (коронавирус SARS-CoV-2) и др.

*Грипп* – единственное инфекционное заболевание, которое проявляется в виде периодических глобальных эпидемий, опасных для жизни человека. Инфекционные свойства вируса гриппа (поражает слизистые оболочки дыхательных путей), как и других вирусов, зависят от специфических белков вирусной оболочки, которые постоянно изменяются в результате рекомбинаций или мутаций. Поэтому новые штаммы вируса гриппа вызывают новые эпидемии, так как у человека не выработался пока к ним иммунитет. Так, зимой 1968/69 г. в США было зарегистрировано 50 млн. случаев *гонконгского гриппа*, при этом 70 000 человек погибло. Эпидемия *испанского гриппа* 1918/19 г. охватила весь земной шар, проходила в виде трех волн и унесла по старым оценкам 40–50 млн. человеческих жизней, а по современным оценкам эта цифра приближается к 100 млн.

Большинство исследователей полагают, что ВИЧ появился в Африке южнее Сахары в течение XX столетия. В настоящее время эпидемия ВИЧ-инфекции имеет масштаб пандемии. Сейчас 38,6 миллионов людей на земле заражено ВИЧ. По данным Минздрава Беларуси (2020 г.) в республике зарегистрировано более 22 тысяч ВиЧ-инфицированных. По оценкам ВОЗ от СПИДа (последней стадии ВИЧ-инфекции) умерло более 25 миллионов человек с момента регистрации первого случая заболевания 5 июня 1981 года, что делает его одной из наиболее разрушительных эпидемий за всю документированную историю (в Республике Беларусь с 1987 по 01.11.2019 гг. – 6 611). В 2007 году было зарегистрировано 2,7 млн случаев заражения ВИЧ и 2 млн смертей от связанных с ВИЧ заболеваний.

Крупная эпидемия *лихорадки Эбола* в западной Африке 2014–2015 г.г. унесла жизни более 11 000 человек, общее число случаев заражения более 28 тысяч человек (данные ВОЗ на сентябрь 2015). В августе 2014 года Всемирной организацией здравоохранения *лихорадка Эбола* была признана угрозой мирового масштаба. Впервые *вирус Эбола* был идентифицирован в 1976 году. Коэффициент летальности *лихорадки Эбола* составляет от 25% до 90% (в среднем 50%). Надежной вакцины против заболевания до 2015 года не существовало.

В начале 2016 года ВОЗ признала вирус *Зика* чрезвычайной ситуацией для стран Латинской Америки и угрозой мирового масштаба. Лихорадка *Зика* передается людям через укусы комаров рода *Aedes*. Заболевание давно знакомо экспертам ВОЗ (с 1952 года). Само по себе оно не представляет большой опасности. Однако заражение беременной женщины может привести к дефектам развития плода (*микроцефалия*).

Глобальная пандемия коронавирусной инфекции COVID-19 вызвана коронавирусом SARS-CoV-2. Вспышка впервые была зафиксирована в Китае (Ухань) в декабре 2019 года. 30 января 2020 года ВОЗ объявила эту вспышку чрезвычайной ситуацией в области общественного здравоохранения, имеющей международное значение, а 11 марта – пандемией. В ходе пандемии зарегистрировано свыше 30 млн случаев заболевания более в чем 200 странах мира; более 950 тысяч человек скончалось. В Республике Беларусь по данным на 01.10.2020 зарегистрировано более 78,5 тысяч случаев заболевания, свыше 830 человек скончались.

Вирусные заболевания с трудом поддаются лечению, поскольку вирусы не чувствительны к антибиотикам. К счастью, во многих случаях иммунная система ограничивает дальнейшее распространение инфекции.

Наиболее эффективными медицинскими мерами против вирусных инфекций являются вакцинации, создающие иммунитет к инфекции, и противовирусные препараты (например, *ацикловир* против герпеса, *ламивудин* против ВИЧ и вируса гепатита В), избирательно ингибирующие репликацию вирусов.

4. Человеком вирусы широко используются в микробиологических исследованиях (биотехнология, геновая инженерия). Возможно использование вирусов для борьбы с вредителями сельскохозяйственных культур.

В США с хлопковой совкой эффективно борются с помощью вируса. Данный метод борьбы практически безвреден, так как вирусы, как правило, видоспецифичны.

Бактериофаги поражают бактерии (проникают внутрь и активно их разрушают), в том числе и болезнетворные. Поэтому возможно их использование для предупреждения и лечения многих инфекционных заболеваний, для борьбы с болезнетворными бактериями: *чумой, брюшным тифом, холерой* и др.

## 2. Общая характеристика бактерий и их значение в природе

**Бактерии – как правило, микроскопические организмы, клетки которых не имеют ограниченного мембраной ядра (прокариотические, доядерные организмы).**

*Прокариоты* – первые организмы, появившиеся на Земле ~3,6 млрд. л.н.

Ранее по одной из классификаций к надцарству **Прокариоты** относилось всего лишь одно царство – **Дробянки (Бактерии)**, которое подразделялось на три подцарства: *архебактерии* (метанобразующие), *зубактерии* (настоящие бактерии) и *оксифотобактерии* (*хлороксибактерии* и *цианобактерии*). По другим классификациям к надцарству **Прокариоты** относилось 2 царства (Архебактерии и Эубактерии) или 3 царства (Архебактерии, Эубактерии и Оксифотобактерии). В 1990 году на основании данных молекулярной биологии **Прокариоты** разделены на два *домена* наравне с **Эукариотами** – **Археи** и **Бактерии**.

*Бактерии* – самая распространенная группа живых организмов в природе. Бактерии можно обнаружить в почве, воде, пыли, воздухе (до 40 км), в продуктах питания, на других организмах, а также и внутри их.

В 1 г плодородной почвы содержится в среднем около 40 млн. бактерий (по другим данным от 0,2 до 2 и более млрд.); в 1 см<sup>3</sup> парного молока – более 3 млрд. бактерий.

Бактерии являются *космополитами*: одни и те же виды можно найти на всех материках, т.е. почти повсеместно. Они приспособлены к самым разным экологическим условиям. Их можно найти даже в горячих источниках (при t до +88°C). Известны бактерии, которые существуют при высоком давлении на дне океана при t выше +360°C (термофилы).

Аэробные бактерии *Microccus radiodurans* могут выдерживать радиоактивное облучение в 6,5 млн. рентген, что в 10 тыс. раз превышает дозу, смертельную для человека. Некоторые бактерии могут находиться даже в ядерных реакторах.

К настоящему времени описано ~10000 видов бактерий, однако предполагается, что их свыше 1 млн. видов (по другим данным – более 3 млрд.).

**Размеры и формы.** Размеры клеток бактерий составляют в среднем 0,5 – 5 мкм (от 0,1 до 750 мкм; 1 мкм = 10<sup>-6</sup>м). Большинство бактерий можно рас-



смотреть только под микроскопом (*микробы*). Однако есть и бактерии, видимые невооруженным глазом, например, *Thiomargarita namibiensis* – шаровидная бактерия, достигающая 0,1–0,3 (до 0,75) мм в диаметре.

Большинство бактерий представляют собой одноклеточные организмы, однако некоторые являются колониальными и даже «многоклеточными» (многие нитчатые *цианобактерии*).

Бактерии открыты в 1676 году голландским ученым А. Левенгуком. В 1695 г. вышла в свет его книга «Тайны природы», в которой были впервые описаны микробы. Название «бактерии» ввел в употребление в 1828 году Христиан Эренберг.

По форме клеток среди бактерий выделяют несколько групп (рис. 3.5.):

- *кокки* – имеют шарообразную форму (*монококки* – одиночные; *диплококки* – спаренные (*пневмококк*); *стрептококки* – соединенные в виде цепочки (*Streptococcus thermophilus*); *сарцины* – в виде плотных пачек; *стафилококки* – в виде виноградной грозди (*Staphylococcus aureus*));

- *бациллы* – палочковидные, вытянутые (*Escherichia coli* – *кишечная палочка*, *Salmonella typhi* – *тифозная палочка*);

- *вибрионы* – дугообразно изогнутые в виде запятой (*Vibrio cholerae* – *вибрион холеры*);

- *спириллы* – вытянутые, извитой формы в виде спирали (*Spirillum*).

Среди *цианобактерий* имеются также бактерии в виде многоклеточных нитей (*Oscillatoria*, *Spirulina*, *Anabaena*, *Nostoc* и др.).



Рис. 3.5. Разнообразие форм бактерий.

**Строение клетки.** Бактериальные клетки имеют примитивное строение (рис. 3.6.). Снаружи бактериальная клетка ограничена *оболочкой*. У большинства бактерий основным структурным веществом оболочки является *муреин* (гликопептид), у некоторых (*цианобактерии*) оболочка содержит некоторое количество целлюлозы, муреина, но главный компонент – другие полисахариды и пектиновые вещества.

Оболочка придает клетке определенную форму и прочность (выдерживает внутреннее давление протопласта в гипотоническом растворе); обладает избирательной проницаемостью и антигенными свойствами (благодаря белкам и углеводам, входящим в ее состав).

Снаружи оболочки у многих бактерий образуется *слизистая капсула*, состоящая из молекул полисахаридов, которая представляет собой дополнительный защитный слой.

У многих почвенных бактерий в условиях жаркого засушливого климата капсула предохраняет клетку от высыхания. Нередко она защищает бактериальную клетку от проникновения фага. У некоторых бактерий капсульная слизь является источником запасных питательных веществ, а также способствует закреплению бактерий на поверхности субстратов, а иногда и их передвижению.

Под оболочкой внутри клетки размещается густая *цитоплазма*. На внутренней поверхности *плазмолеммы* (белково-липидный мембранный комплекс) находятся *ферменты*. В мембранах бактерий отсутствуют молекулы холестерина и некоторых других липидов, присущих мембранам эукариот. У многих

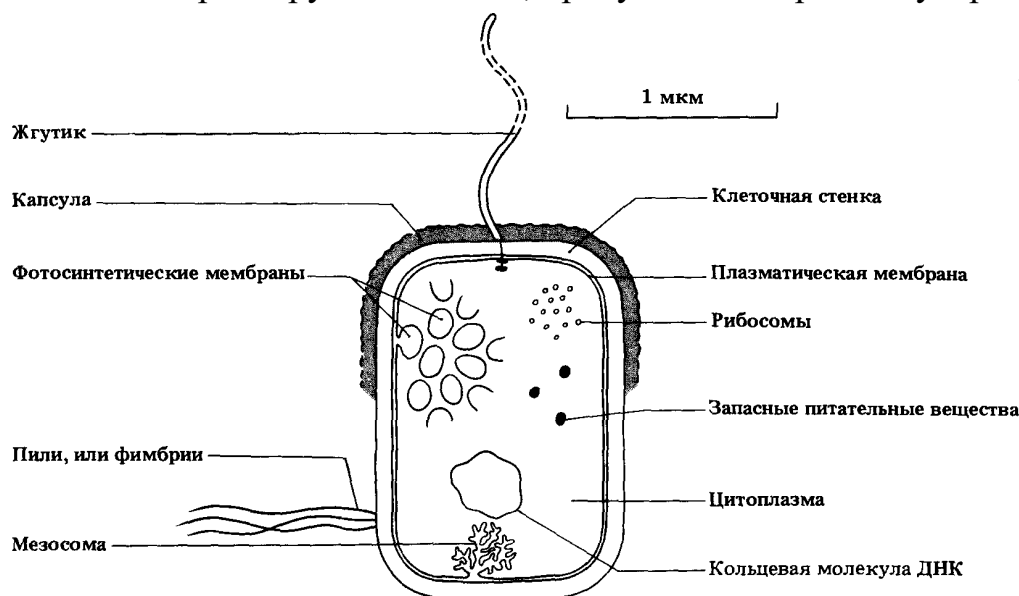


Рис. 3.6. Обобщенная схема строения клетки бактерии.

бактерий *плазмолемма* образует впячивания внутрь клетки (так как темпы роста ее обычно превышают темпы роста клеточной оболочки) — *ламеллы* (мембранные стопки), *тилакоиды*, *аэросомы* (газовые вакуоли), *хлоросомы* (данные структуры ранее назывались *мезосомами*), участвующие в бескислородном дыхании (спиртовом, молочнокислом и др. брожении). У бактерий, способных к фотосинтезу на подобных впячиваниях плазмолеммы расположены фотосинтетические пигменты (у ряда бактерий — *бактериохлорофиллы*; у *цианобактерий* — *хлорофилл а*, *каротиноиды*) где и осуществляется фотосинтез (у *цианобактерий* — с выделением  $O_2$ , у других *бактерий* без выделения  $O_2$ ).

*Зеленые и пурпурные серобактерии* в процессе фотосинтеза используют не воду, а соединения серы:  $CO_2 + 2H_2S \rightarrow (CH_2O) + S_2\downarrow + H_2O$ .

Считается, что обогащение атмосферы кислородом в Архее связано с деятельностью именно *цианобактерий*:  $CO_2 + 2H_2O \rightarrow (CH_2O) + O_2\uparrow + H_2O$

Подобные мембранные образования участвуют у некоторых бактерий и в фиксации атмосферного молекулярного азота (представители рода *Azotobacter*, *Rhizobium*, *Anabaena*, *Nostoc*).

В цитоплазме имеются *рибосомы* (70S), однако они меньше рибосом эукариот (80S) и расположены в цитоплазме свободно (не связаны с мембранами).

Рибосомы бактериального типа (70S) входят в состав органоидов эукариот – митохондрий и хлоропластов, что свидетельствует о возможном пути возникновения двумембранных органоидов клеток эукариот (теория симбиогенеза).

В цитоплазме бактерий иногда заметны *включения* запасных питательных веществ (*крахмал*, *гликоген*, но чаще *волютин* – вещество, включающее остатки фосфорной кислоты).

Аналогом ядра у бактерий является структура, состоящая из ДНК и белков – *генофор* (нуклеоид), который не имеет собственной оболочки. Генетическая система *прокариот* (одиночные кольцевые молекулы ДНК) закреплена на клеточной мембране и соответствует примитивной хромосоме.

На поверхности многих бактериальных клеток имеются тонкие нитевидные структуры – *фимбрии*, представляющие собой прямые полые цилиндры, отходящие от цитоплазматической мембраны (их число может достигать от 1 до нескольких сотен, как, например, у *кишечной палочки*).

*Фимбрии* выполняют функцию прикрепления клетки к поверхности субстрата или сцепления клеток; половые фимбрии (*F-пили*) участвуют в передаче материала ДНК из клетки-донора в клетку-реципиент при размножении.

Бактерии лишены *пластид*, *митохондрий*, *аппарата Гольджи* и других органоидов имеющих у эукариот. Отсутствует и внутриклеточное движение.

У ряда нитчатых *цианобактерий* (*Носток*, *Анабена*) имеются специализированные клетки – *гетероцисты* с сильно утолщенными бесцветными 2-хслойными оболочками (принимают участие в размножении и в процессе фиксации молекулярного азота).

**Движение.** Бактерии реагируют на различные раздражители и способны перемещаться (*таксис*). Движение у некоторых осуществляется с помощью *жгутиков* (одного, как у *Rhizobium*, или нескольких, как у *Azotobacter*), другие – при помощи выбрасываемой слизи или благодаря вращению вокруг своей оси. Некоторые неподвижны (*цианобактерии*).

Нередко бактериальная клетка проходит в 1 с расстояние в 20 – 60 мкм (часто во много раз больше длины собственного тела). К спринтерам среди бактерий относится *холерный вибрион*, его скорость – 200 мкм/с.

**Образование спор.** Некоторые бактерии (в основном из рода *Clostridium* и *Bacillus*) при наступлении неблагоприятных условий образуют *споры* (эндоспоры), устойчивые к низким или высоким температурам и обезвоживанию.

Часть цитоплазмы, содержащая ДНК, уплотняется и покрывается плотной споровой оболочкой. Эндоспоры многих бактерий способны выдерживать 10-минутное кипячение при 100 °С, высушивание в течение 1000 лет и, по некоторым данным, сохраняются в почвах и горных породах в жизнеспособном состоянии миллионы лет.

Если покоящаяся, устойчивая структура образуется из целой клетки, то она называется *цистой* (ее образуют некоторые виды рода *Azotobacter*).

**Размножение.** Митоз и мейоз у бактерий отсутствует.

Размножаются бактерии бесполом путем – делением клеток надвое (*бинарное деление*). Этому предшествует удвоение (репликация) нити ДНК генофора. Иногда у бактерий встречаются почкующиеся формы (формирование дочерней клетки меньшего размера, чем материнская клетка).

Иногда у некоторых бактерий (например, *кишечная палочка*) наблюдается примитивный *половой процесс*, однако при этом не образуются гаметы (половые клетки) и не происходит слияние клеток. Клетки бактерий просто обмениваются генетическим материалом (частями ДНК или очень редко всей) – *генетическая рекомбинация*.

Генетическая рекомбинация может осуществляться *трансформацией* (передача НК без соприкосновения), *конъюгацией* (передача НК при непосредственном контакте) или *трансдукцией* (передача НК посредством вирусов – умеренных *бактериофагов*).

**Питание.** Большинство бактерий – *гетеротрофы*. Они питаются:

- *сапротрофно* (мертвым, гниющим органическим материалом), выделяя при этом во внешнюю среду пищеварительные ферменты, а затем, поглощая растворенные вещества;

- *паразитически* (разлагают органику внутри живого организма-хозяина);

- *мутуалистически* (живут внутри других организмов, питаются за их счет, однако приносят хозяину и существенную пользу).

Например, бактерии рода *Rhizobium* вступают в симбиоз с корнями бобовых растений (образуют клубеньки), питаются за их счет и фиксируют молекулярный азот, который используют растения. *Кишечная палочка* живет в толстом кишечнике человека и производит необходимые витамины В и К. В пищеварительной системе *жвачных животных*, а также *термитов* бактерии разрушают целлюлозу до сахаров.

Некоторые бактерии питаются *автотрофно*. В зависимости от источника энергии используемого при этом, бактерии подразделяются на *фотосинтетики* (зеленые и пурпурные серобактерии, цианобактерии и др.) и *хемосинтетики* (нитрифицирующие, железобактерии, серобактерии и др.).

Хемосинтезирующие бактерии в качестве атомов углерода используют  $\text{CO}_2$ , а энергию для синтеза органических веществ получают путем окисления неорганических веществ (азота, серы, аммиака, водорода, нитратов и соединений железа). Например, *серобактерии* окисляют серу до сульфат-ионов, *нитрифицирующие* бактерии окисляют аммиак до нитратов.

## **Значение в природе.**

1. Участвуют в биогеохимических циклах. Улучшают плодородие почв.

Гетеротрофные бактерии выполняют в биосфере функцию *редуцентов* – разлагают мертвые органические остатки до простых минеральных веществ ( $\text{CO}_2$ ,  $\text{H}_2\text{O}$  и др.), возвращая их опять растениям. Установлено, что более 90%  $\text{CO}_2$  биосферы образуется в результате деятельности бактерий и грибов (остальные 10% пополняются в атмосфере за счет дыхания эукариот, а также за счет хозяйственной деятельности человека).

Участвуют в процессах *гниения* (разложение белков и других азотистых соединений до аммиака – *аммонификация*), *нитрификации* (окисление аммиака до нитритов ( $\text{NO}_2^-$ ) и нитратов ( $\text{NO}_3^-$ ) – *Nitrosomonas*, *Nitrobacter*), *денитрификации* (превращение нитратов и нитритов в аммиак, молекулярный азот, оксиды азота – *Thiobacillus*), фиксации атмосферного азота (участвуют симбиотические (клубеньковые бактерии *Rhizobium*) и свободноживущие бактерии (*Azotobacter*, *Clostridium*, *Nostoc*, *Anabaena*)), образование сульфитов и т.д.

Участвуют в образовании различных полезных ископаемых (железных руд, фосфоритов, месторождений серы, нефти, угля и др.).

## 2. Вступают в симбиоз с другими организмами.

Бактерии из рода *Rhizobium* с корнями бобовых; некоторые *цианобактерии* являются одним из компонентом лишайников; бактерии и травоядные животные и т.д. В кишечнике человека в норме обитает от 300 до 1000 видов бактерий общей массой до 1 кг, а численность их клеток на порядок превосходит численность клеток человеческого организма. Они играют важную роль в переваривании углеводов, синтезируют витамины, вытесняют патогенные бактерии. Можно образно сказать, что микрофлора человека является дополнительным «органом», который отвечает за пищеварение и защиту организма от инфекций.

## 3. Применяются при биологической очистке сточных вод.

## 4. Получение различных продуктов (пищевых, технических и др.).

Например, молочнокислые бактерии (*Lactobacillus*) используются для получения молочнокислых продуктов (кефир, йогурт, сливки, сыр и др.); уксуснокислые бактерии (*Acetobacter*) сбраживают спирт до уксусной кислоты; получают различные ферменты, лимонную кислоту, спирт и т.д. Некоторые бактерии (*Актиномицеты*) используются для производства антибиотиков, образующиеся в процессе их жизнедеятельности (в практике широко используются свыше 50 таких антибиотиков: стрептомицин, тетрациклин, грамицидин и т.д.), а также инсулина, интерферона. Бактерии используют для получения белка (так называемый белок одноклеточных), который можно использовать на корм скоту, а также в качестве пищевой добавки для человека (например, *Spirulina*). Метанобразующие бактерии (*архебактерии*) применяются для получения биогаза из различных органических отходов (широко практикуется в Китае). На рисовых полях в тропиках искусственно разводят цианобактерию *анабену* для обогащения почвы азотом. Некоторые бактерии используются при квашении, засолке, силосовании и т.д.

## 5. В микробиологических исследованиях.

Одно из достижений генетической инженерии – это перенос генов, кодирующих синтез инсулина у человека, в клетки бактерий (75 % диабетиков мира уже получают этот, так называемый рекомбинантный, инсулин); получение интерферона.

## 6. Использование бактерий в качестве биологического метода борьбы с вредителями и сорняками в сельском хозяйстве.

Определенные виды бактерий из рода *Bacillus* заражают и вызывают гибель гусениц некоторых бабочек и личинок, родственных им насекомых. Препарат таких бактерий используют для опыления посевов.

## 7. Вызывают порчу пищевых продуктов.

## 8. Многие бактерии являются возбудителями болезней человека, животных и растений.

У растений вызывают *рак* томатов, *гниль* капусты, моркови и др. У животных – пищевые отравления, вызванные сальмонеллами (*сальмонеллез*), *туберкулез* и др. У человека – бактериальная *пневмония*, *дифтерия*, *тиф*, *туберкулез*, *сибирская язва*, *сальмонеллез*, *холера*, *сифилис*, пищевые бактериальные отравления и т.д.

9. Некоторые бактерии (цианобактерии *Микроцистис*, *Осциллятория*, *Анабена* и др.) вызывают «цветение» воды (при их массовом размножении вода окрашивается в зеленый цвет), что приводит к гибели гидробионтов из-за отравления продуктами жизнедеятельности ( $H_2S$ ,  $NH_3$ ,  $CH_4$ ) и недостатка  $O_2$ .

## *Тема 4*

### **ГРИБЫ. ВОДОРОСЛИ. ЛИШАЙНИКИ**

*План:*

1. Общая характеристика грибов и их значение в природе.
2. Общая характеристика водорослей и их значение в природе.
3. Лишайники как симбиотические ассоциации.

#### **1. Общая характеристика грибов и их значение в природе**

**Грибы** (лат. *Fungi* или *Mycota*) – обособленная группа эукариотических гетеротрофных организмов с осмотрофным типом питания, совмещающих признаки растений и животных.

Изучением грибов занимается наука – *микология* (от греч. *mykes* – гриб).

**Происхождение.** Возраст ископаемых остатков грибов составляет ~450–600 млн. л.н., причем все известные ископаемые грибы очень напоминают современные. Однако предполагают, что они произошли гораздо раньше (~1 млрд. л.н.).

Некоторые современные микологи полагают, что основная часть грибов произошла от бесцветных жгутиковых простейших, еще до разделения живых организмов на растения и животные.

**Классификация.** Общепринятой классификации грибов в настоящее время не существует. Примерно до середины XX века грибы относили к царству **Растения** (в составе отдела **Грибы** подцарства **Низшие растения**). С начала 70-х гг. XX века грибы стали рассматривать в качестве самостоятельного царства органического мира наряду с царствами животных и растений.

К концу XX века на основании данных по генетике, цитологии и биохимии, традиционно относящиеся к грибам организмы, были разделены на несколько не родственных между собой ветвей и распределены по различным царствам живой природы – **Протозоа** (*Protozoa*), **Хромиста** (*Chromista*) и **Настоящие грибы** (*Fungi*).

В 4-х царственной системе эукариотических организмов (Протисты, Животные, Растения, Грибы), такие организмы, относящиеся ранее к грибам и грибоподобным организмам, как *слизевики* (миксомицеты), представители отдела *Оомикота* отнесены к царству **Протисты** (*Protista*). В царстве **Настоящие грибы** (*Fungi*; от лат. *fungus* – гриб) выделяют такие основные отделы, как *Хитридиомикота*, *Зигомикота*, *Аскомикота*, *Базидиомикота*, *Дейтеромикота*, а также *Лишайники* и ряд других отделов.

В настоящее время в царстве **Настоящие грибы** описано около 100 тыс. видов вместе с лишайниками, которых насчитывается ~13,5 тыс. видов.

В Республике Беларусь обнаружено ~2,3 тыс. видов грибов, а также ~480 видов лишайников.

**Строение клетки.** Грибная клетка, как правило, имеет хорошо выраженную твердую клеточную *оболочку* на 80 – 90% состоящую из азотсодержащих

полисахаридов (в основном *хитина*, как и у насекомых), связанных с белками и липидами. В ее состав входят также *пигменты* (каротиноиды) и др. вещества.

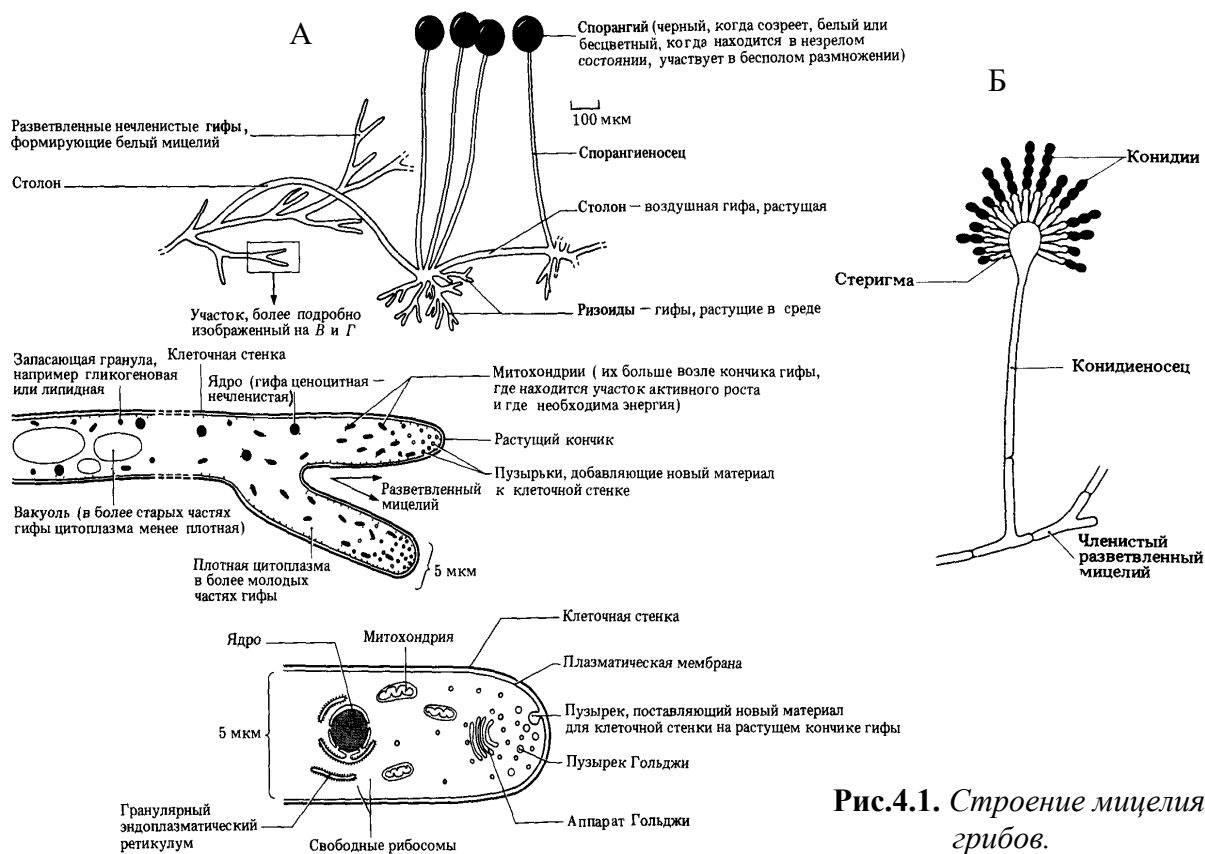
В протопласте, окруженном *плазмалеммой*, хорошо различимы *рибосомы*, *митохондрии*, *эндоплазматическая сеть*, *лизосомы*, *вакуоли*. Аппарат Гольджи обычно развит слабо. В грибных клетках могут находиться от 1 до 20 – 30 ядер, которые имеют типичное строение, но очень мелкие (1 – 3 мкм). Также в грибных клетках имеются многочисленные включения: гранулы *гликогена* (важнейшее запасное вещество грибов, как и животных), капли *липидов*, *волютин*, органические кислоты. Конечный продукт метаболизма азота – *мочевина* (как и у животных).

В отличие от растений, в грибных клетках **нет пластид** и **фотосинтетических пигментов**, **не образуется крахмал**, в фазе метаболической активности **отсутствует центральная вакуоль**.

**Строение тела.** Размеры грибов колеблются в широких пределах: от микроскопических (микромикеты) до полуметра и более (макромикеты).

Основой вегетативного тела большинства грибов является *мицелий*, или *грибница*, представляющая собой систему микроскопических тонких нитей – *гиф* с апикальным (вершечным) ростом и боковым ветвлением (рис. 4.1.).

Вегетативное тело дрожжей представлено одиночными почкующимися или делящимися клетками. Если почкующиеся клетки не расходятся, образуется *псевдомицелий* (рис. 4.2.). Тело внутриклеточных паразитов (ряд *хитридиомикот*, грибоподобных организмов *оомикот*) представлено одиночной клеткой, иногда лишенной оболочки.



**Рис.4.1. Строение мицелия грибов.**  
А – Ризопус; Б – Аспергилл.

Часть мицелия гриба, пронизывающая субстрат, называется *субстратным* мицелием, а часть, располагающаяся на поверхности, – *воздушным* мицелием.

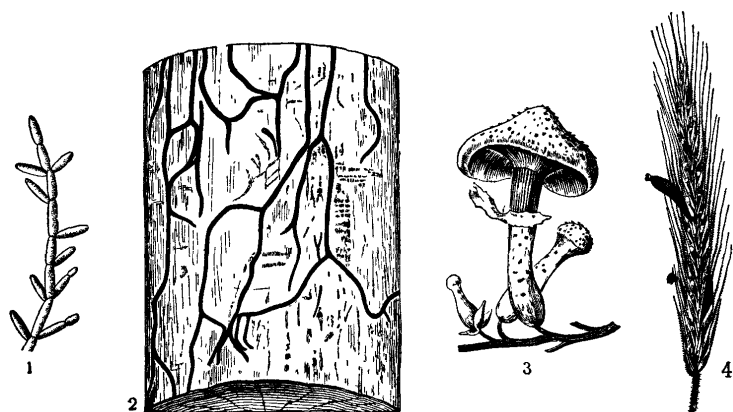
Субстратный мицелий служит для прикрепления к субстрату, поглощения и транспортировки воды и растворенных в ней минеральных веществ. На воздушном мицелии обычно образуются органы размножения.

Для части настоящих грибов (представители отделов *Хитридиомикота*, *Зигомикота*) характерны «неклеточные» гифы мицелия, лишенные перегородок и представляющие собой как бы одну гигантскую клетку, часто сильно разветвленную с большим числом ядер, т.е. они не имеют перегородок (септ) внутри – *нечленистые (несептированные)* гифы.

У большинства грибов (представители отделов *Аско-*, *Базидио-* и *Дейтеромикота*) мицелий разделен перегородками (*септами*) на отдельные части – отсеки (*компартменты*), внешне похожие на клетки, содержащие одно или несколько гаплоидных ядер. В центре перегородки остается пора, через которую проходит цитоплазма. Такие гифы называются *членистыми* или *септированными*. Грибы, мицелий которых состоит из таких гиф, относятся к подцарству *Высшие грибы (Dicarya)*.

У ряда грибов (представители отделов *Аско-* и *Базидиомикота*) образуется так называемое *плодовое тело* – структура, состоящая из *плектенхимы* – ложной ткани, образующейся в результате переплетения и срастания нитей грибницы.

У представителей отдела *Аскомикота* различают три типа плодовых тел: *клеистоций* (замкнутое плодовое тело), *перитеций* (полузамкнутое), *апотеций* (открытое). В *плодовых телах* располагаются органы полового спороношения – *аски*. У многих представителей отдела *Базидиомикота* плодовое тело (*базидиокарп*, *базидиом*) открытого строения и состоит из пенька (ножки) и шляпки (т.н. *гименомицеты*). На нижней стороне шляпки находится трубчатый или пластинчатый гименофор, который выстлан гимением, содержащим органы полового спороношения – *базидии*. Базидиомикоты с плодовыми телами закрытого строения называются *гастеромицетами* (например, *дождевики*).



**Рис. 4.2.** *Формы мицелия.*

1 – псевдомицелий дрожжей; 2 – ризоморфы опенка на пне; 3 – плодовые тела опенка на ризоморфах; 4 – склероции спорыньи.

гифы имеют утолщенные темноокрашенные стенки и выполняют защитную функцию, а внутренние (тонкостенные, светлоокрашенные) – проводящую. Могут достигать нескольких

Одними из формами мицелия, являются также *мицелиальные тяжи*, *ризоморфы*, *склероции*. (рис. 4.2.).

*Мицелиальные тяжи* – плотно склеенные слизистым веществом пучки гиф толщиной до нескольких мм; они хорошо заметны у основания крупных плодовых тел шляпочных грибов, трутовиков в виде беловатых или окрашенных нитей. По ним протекают вода и питательные вещества.

*Ризоморфы* – это хорошо развитые и дифференцированные мицелиальные тяжи. Их наружные



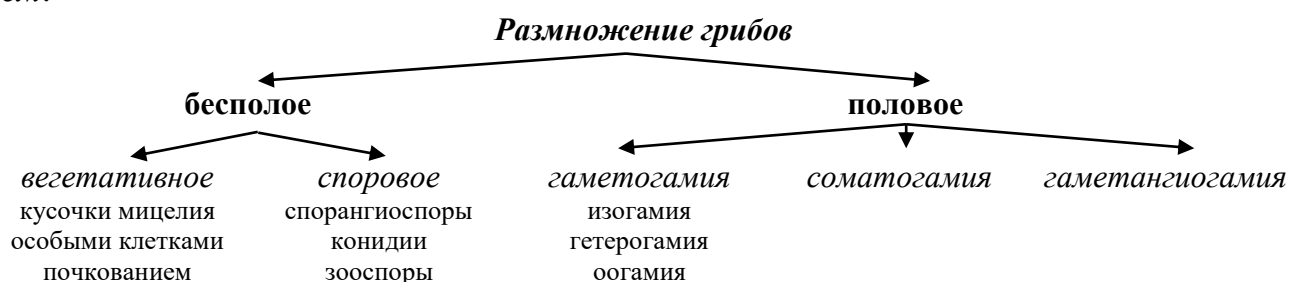
метров в длину (например, у *опенка*). Так, например, при помощи ризоморф *опенок* легко перемещается от дерева к дереву и вызывает их заражение. Кроме того, он способен формировать плодовые тела на деревьях на высоте 2 – 3 м и более над землей.

*Склероции* – плотные переплетения гиф мицелия. Служат для перенесения неблагоприятных условий зимой, во время засухи и т.д. Размеры от 1 мм до 20 – 30 см в диаметре и массой до 20 кг. Склероции богаты запасными питательными веществами (гликогеном, жирами). Из них развивается мицелий или органы спороношения.

**Размножение.** Для грибов характерно *бесполое* и *половое* размножение (рис. 4.3.).

*Бесполое* размножение бывает *вегетативным* и *споровым*.

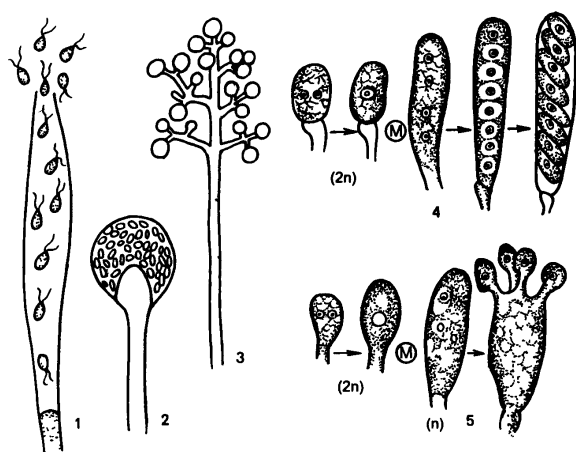
*Вегетативное* размножения осуществляется фрагментами мицелия или в результате распада гиф на отдельные клетки, каждая из которых дает начало новому организму. *Дрожжевые* грибы способны размножаться *почкованием*.



**Рис. 4.3.** Схема размножения грибов.

Особые клетки с тонкими оболочками, отчленивающимися с кончика гиф, называются *артроспорами (оидиями)*, а с толстыми темноокрашенными оболочками – *хламидоспорами* (предназначены для перенесения неблагоприятных условий).

*Бесполое споровое* размножение грибов осуществляется *спорангиоспорами*, *конидиоспорами* или *конидиями*, *зооспорами* (рис. 4.4.).



**Рис. 4.4.** Спороношение у грибов.

*Бесполое:* 1 – зооспоры; 2 – спорангиоспоры; 3 – конидиоспоры.

*Половое:* 4 – образование аскоспор; 5 – образование базидиоспор.

*Спорангиоспоры* развиваются эндогенно в *спорангиях*, возникающих на специализированных гифах – *спорангионосцах*, поднимающихся над субстратом, характерны для большинства низших грибов (например, *мукор* – белая плесень); *конидиоспоры* или *конидии* развиваются экзогенно на *конидионосцах*, характерны представителям отделов *Аско-*, *Базидио-* и *Дейтеромикота* (например, *пеницилл* – зеленая плесень); *зооспоры* – голые подвижные клетки, снабженные жгутиками, развивающиеся эндогенно в зооспорангиях у представителей отделов *Хитридио-* и *Оомикота* (грибоподобные организмы), в основном водных. У некоторых грибов (например, из семейства *тамнидиевых* отдела *Зигомикота*) в цикле развития наблюдается несколько форм бесполого спороношения.

Половое размножение отмечено у всех групп грибов, кроме представителей отдела *Дейтеромикота* (поэтому их и называют *несовершенными грибами*).

Формы полового процесса у грибов условно можно разделить на три основные группы: *гаметогамия*, *гаметангиогамия* и *соматогамия* (рис. 4.5.).

*Гаметогамия* – слияние *гамет* (половых клеток с  $n$  набором хромосом), образующихся в органах полового размножения – *гаметангиях*. Часто наблюдается у низших грибов.

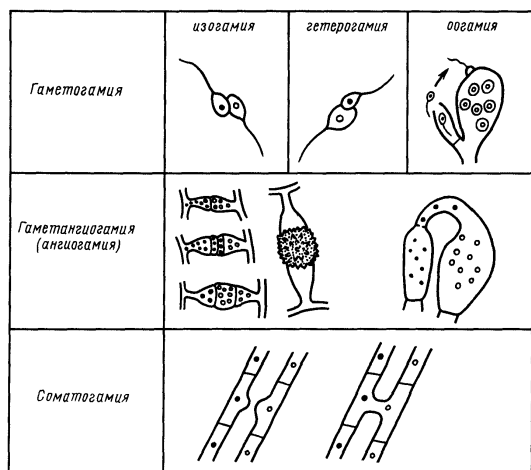


Рис. 4.5. Формы полового процесса у грибов.

Гаметогамия может быть *изогамной* (слияние морфологически неразличающихся подвижных гамет), *гетерогамной* (слияние подвижных гамет, различающихся по размерам) и *оогамной* (слияние мелких подвижных сперматозоидов, образующихся в *антеридиях* (мужские половые органы)) с крупными неподвижными яйцеклетками, образующихся в *оогониях* (женские половые органы).

*Соматогамия* (характерна представителям отдела *Базидиомикота*) – слияние двух вегетативных клеток мицелия

с образованием полового продукта – *базидии*, на которой, в результате мейоза, образуется 4 гаплоидные *базидиоспоры*, прорастающие в гаплоидные гифы (рис. 4.4).

*Гаметангиогамия* – слияние содержимого двух специализированных половых структур (*гаметангиев*) не дифференцированных на гаметы. Гаметангиогамия характерна для представителей отдела *Зигомикота* (образуется *спорангий*) и *Аскомикота* (образуется *аск* – сумка, в ней образуются 8 гаплоидных *аскоспор* (рис. 4.4)).

Характерной особенностью полового процесса у низших грибов является то, что зигота после обязательного периода покоя редуционно (мейоз) делится и прорастает с образованием органов бесполого размножения (спорангиев), в которых образуются споры, прорастающие в гаплоидные гифы. Следовательно, у большинства примитивных грибов вся жизнь проходит в гаплоидной стадии (диплоидная стадия – зигота – кратковременна).

У высших грибов при половом процессе (гаметангиогамия, соматогамия) вначале сливаются цитоплазмы – *плазмогамия*, а мужские и женские ядра располагаются друг около друга, образуя *дикарионы*. У представителей отдела *Аскомикота* дикариотическая стадия представлена аскогенными гифами (гифами, на которых образуются органы полового спороношения – *аски*) и кратковременна. У представителей отдела *Базидиомикота* она занимает большую часть жизненного цикла. Впоследствии происходит слияние ядер – *кариогамия*. Образующееся диплоидное ядро (зигота) без периода покоя редуционно делится с образованием гаплоидных спор.

Таким образом, в цикле развития высших грибов наблюдается чередование гаплоидной (гаплоидные гифы преобладают у представителей отдела *Аскомикота*), дикариотической (дикариотические гифы преобладают у представителей отдела *Базидиомикота*) и диплоидной (кратковременная, в виде зиготы) фаз.

**Питание.** Грибы – гетеротрофные организмы, поглощают готовые органические питательные вещества, всасывая их всей поверхностью мицелия путем *осмоса*. По типу питания грибы бывают *сапротрофами*, *паразитами* и *мутуалистами*.

*Сапротрофные* грибы извлекают питательные вещества из мертвого разлагающегося органического материала (например, плесени – *Penicillium*, *Mucor*).

Грибы секретируют (выделяют) ферменты в органическое вещество, так что переваривание происходит вне мицелия. Образующиеся при этом растворимые продукты всасываются грибом.

*Паразитические* грибы живут внутри других организмов-хозяев, которые обеспечивают грибы пищей и убежищем.

*Облигатные* паразиты (паразиты, которые могут жить и расти только в живых клетках), как правило, не вызывают гибели своих хозяев (например, *ржавчинные*, *головневые*). *Факультативные паразиты* – это организмы, которые в основном питаются сапротрофно, но при подходящих условиях могут паразитировать (например, возбудитель *серой гнили земляники*).

*Мутуалистические* грибы вступают в тесную обоюдную взаимовыгодную связь с другими организмами (с корнями высших растений или с водорослями).

*Микориза* – мутуалистическая ассоциация гриба с корнями растений; *лишайник* – ассоциация гриба и водоросли или цианобактерии.

**Экологические группы.** Среди наземных грибов (~70 000) выделяют: *копрофилы* – обитают на навозных кучах, местах скопления помета животных и т.д. (*навозники*, *тилоболусы* и др.);

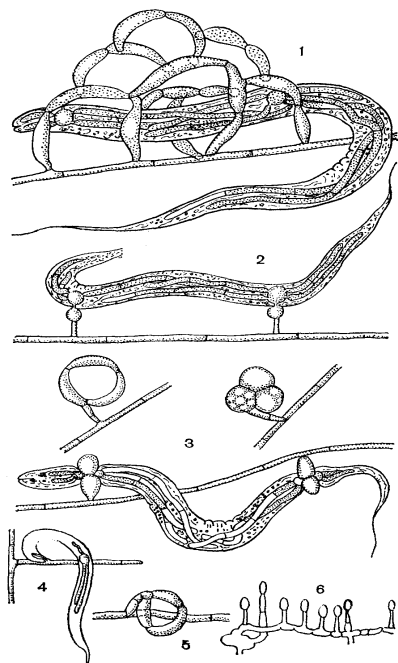
*кератинофилы* – живут на рогах, копытах и волосах животных (представители семейства *гимноасковых*);

*ксилофилы* – живут на живой и мертвой древесине, разрушая ее (*трутовики* и др.);

*хищные* – живущие как сапротрофы, но могут питаться *нематодами*, *коловратками*, *простейшими*, *мелкими насекомыми*;

Большинство хищных грибов – *гифомицеты* (один из порядков отдела *Дейтеромицота*). Однако сюда относятся и некоторые представители других отделов (*Оо-*, *Хитридио-*, *Зиго-* и *Базидиомицота*).

Мицелий хищных грибов развивается в почве, на растительных остатках и других субстратах, но часть питания они получают из тканей пойманной ими жертвы. Захват жертвы осуществляется при помощи различных ловчих приспособлений (Рис. 4.6.):



**Рис. 4.6.** Типы ловушек хищных грибов.

1 – клейкие трехмерные сети; 2, 6 – клейкие головки; 3 – сжимающиеся кольца; 4 – клейкие выросты гиф; 5 – несжимающиеся кольца.

- *клеякие ловушки* представлены: боковыми выростами гиф, покрытыми клейким веществом (например, у *Arthrobotrys perpasta*); овальными или шаровидными клейкими головками, сидящими на коротких двуклеточных веточках мицелия (*Arthrobotrys entomophaga*); клейкими сетями, состоящими из большого числа колец (*Артроботрис малоспоровый*);

- механические ловушки в виде *неклеяких несжимающихся колец* (*Дактилярия бело-снежная*);

- *сжимающиеся кольца* (представители родов *дактилярия, монакроспориум, артроботрис*).

*почвенные* – живут в почве, участвуют в разложении органического вещества, в образовании гумуса (например, *муковорые*);

*подстилочные* – грибы, разрушающие лесную подстилку (опавшие листья, хвою);

*водные* (в основном представители отдела *Хитридиомикота* и *Оомикота*) живут сапротрофно на растительных остатках, паразитируют на растениях и животных, обрастают деревянные части судов, пристаней и т.д.

### **Значение.**

1. В природе участвуют в биологическом круговороте веществ в качестве *редуцентов*.

Сапротрофные грибы разлагают органические вещества отмерших животных и растений до минеральных веществ, делая их доступными для *автотрофов*; участвуют в образовании гумуса; вместе с бактериями являются основными поставщиками CO<sub>2</sub>.

2. Человек использует в промышленности и медицине.

*Дрожжи* применяются в хлебопекарной, пивоваренной, винодельной, спиртовой промышленности – сбраживают сахар с выделением спирта и CO<sub>2</sub>.

Биологически активные вещества, органические кислоты грибов используются в микробиологической промышленности.

Из грибов получают ферменты:

- *пектиназы* – используют для осветления фруктовых соков;

- *целлюлазы* – для переработки сырья, грубых кормов, остатков бумажных отходов;

- *протеазы* – для гидролиза белков;

- *амилазы* – для гидролиза крахмала и др.

Грибы используют для получения витаминов группы В, регуляторов роста растений (например, *гиббереллин* получают при помощи грибов из рода *Фузариум*), белка, антибиотиков (пенициллин, фузагиллин, гризеофульвин), лимонной кислоты (при помощи *Aspergillus niger*), в качестве сырья для получения лекарственных препаратов (например, *спорынья*) и т.д.

3. Широко употребляются в пищу.

По своей питательной ценности грибы стоят примерно на уровне овощей. С добавлением грибов в пищу улучшается вкус блюд.

В сухом веществе плодового тела шляпочных грибов содержится в среднем 20 – 40% белка, 17 – 60% углеводов, 1,5 – 10% липидов и 6 – 25% минеральных элементов, органических кислот, витаминов (А, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, РР), смол и эфирных масел, придающих грибам своеобразный запах и вкус. Только измельчение сушеных грибов в муку высвобождает белки!!!

4. Препараты на основе некоторых грибов применяются в качестве биологического метода борьбы с сорняками и вредителями.

*Боверин* – препарат для уничтожения вредных насекомых; *триходермин* – для борьбы с почвенными патогенами растений; *вертициллин* – для борьбы с белокрылкой в теплицах.

## 5. Велико и отрицательное значение грибов:

- паразитируют на растениях и животных;

*Olpidium brassicae* (отдел *Хитридиомикота*) – вызывает «черную ножку» капустной рассады.

*Synchytrium endobioticum* (отдел *Хитридиомикота*) – вызывает рак картофеля.

*Phytophthora infestans* (отдел *Оомикота*, грибоподобные протисты) – вызывает гниль картофеля (клубней и ботвы).

*Saprolegnia* (отдел *Оомикота*, грибоподобные организмы) – паразитирует на рыбах, часто вызывая их гибель.

*Entomophthora* (отдел *Зигомикота*) – паразитирует на насекомых и др.

Фитопатогенные грибы наносят большой вред сельскому и лесному хозяйству.

- являются возбудителями заболеваний человека (микозы) и домашних животных (особенно большой ущерб наносят пчеловодству);

Некоторые продукты жизнедеятельности грибов являются ядами и влияют на организм человека при очень малых концентрациях (0,000001 доли %).

*Микотоксикозы* – заболевания человека и животных, связанные с отравлением пищевых продуктов и кормов токсинами (ядами) грибов.

Давно известно явление «пьяного хлеба» – заражение зерна грибами из рода *фузариум*. Льняное масло, полученное с использованием грибов этого же рода – «пьяное масло».

Среди *дрожжей* нет видов, образующих токсические для человека вещества (они меняют вкус, цвет, внешний вид пищевых продуктов, но не выделяют токсины)!!!

- вызывают повреждения различных материалов – сапротрофно развиваются на пищевых продуктах, промышленных материалах и изделиях (древесина, шпалы, деревянные мосты и постройки, резина, книги, газеты, топливо), тем самым приносят большой экономический ущерб (ускоряют коррозию металлов, портят оптику и т.д.);

Очень опасна вредоносная деятельность грибов в книгохранилищах и музеях (таких грибов насчитывается до 200 видов). Они способны в течение 3 месяцев разрушить от 10 до 60% волокон бумаги.

## 6. Некоторые грибы используются в культовых мероприятиях.

Например, культ священных мексиканских грибов. Грибы рода *псилоцибе* съеденные человеком в сыром виде вызывают галлюцинации, сопровождающиеся веселостью, возбуждением, фантастическими видениями. Вещество *псилоцибин* сейчас синтезировано и применяется в психотерапии.

Галлюциногены содержатся и в других грибах (*красный мухомор*, рожки-склероции *спорыньи пурпурной* и др.).

## **Грибы – обособленная группа эукариотических гетеротрофных организмов, совмещающих признаки растений и животных.**

С растениями грибы сближает наличие хорошо выраженной клеточной оболочки, неподвижность в вегетативном состоянии, размножение спорами, неограниченный рост, поглощение веществ путем осмоса.

С животными грибы сближает гетеротрофность, наличие в клеточной оболочке хитина, отсутствие пластид и фотосинтетических пигментов, накопление гликогена как запасного вещества, образование и выделение продукта жизнедеятельности – мочевины.

## 2. Общая характеристика водорослей и их значение в природе

Примерно до середины XX века все растения делили на две группы: *низшие* и *высшие*. К *низшим* растениям относили *бактерии, грибы, слизевики, водоросли, лишайники*. Представители этих групп чрезвычайно разнородны, однако им характерны некоторые общие признаки: отсутствие сложноустроенных тканей и органов (корень, стебель, лист) как у высших растений.

В настоящее время прокариотические организмы (*бактерии*) представлены двумя доменами (Археи и Бактерии), часть *грибов* выделена в самостоятельное царство живых организмов (Настоящие грибы), включая и *лишайники* (рассматриваются в качестве отдела). Слизевики и другие грибоподобные организмы отнесены к царству **Протисты**.

По одной из классификаций в царстве **Растения** выделяют три подцарства: *Багрянки* (красные водоросли), *Настоящие водоросли* и *Высшие растения*.

Вегетативное тело *багрянок* и *настоящих водорослей* не расчленено на органы и ткани. Их нередко, по-старому, называют *низшими растениями*.

В соответствии с системой живых организмов Роберта Уиттекера (1969) *багрянки* и *настоящие водоросли* относятся к царству **Протисты**.

В мире известно более 40 000 видов эукариотических водорослей (по другим данным – более 100 тыс.), которые ранее объединялись в 11 отделов: *красные, диатомовые, зеленые, бурые, динофитовые, криптофитовые, рафидофитовые, желтозеленые, золотистые, харовые, эвгленовые*.

В Беларуси обнаружено более 3000 видов водорослей.

Понятие «водоросли» в научном отношении страдает большой неопределенностью. Само слово «водоросли» означает лишь то, что это простейшие организмы, растущие в воде. Однако, в воде могут встречаться и семенные (*кувшинка, ряска*) и высшие споровые (*мох фонтиналис, хвощ приречной, полушник озерный, папоротник сальвиния*) вторичноводные растения. К тому же в водоемах обитают и фотосинтезирующие бактерии (*цианобактерии*), которые не являются растениями или протистами, однако они способны к оксигенному фотосинтезу (часто их называют *синезелеными водорослями*). С другой стороны, значительное количество микроскопических водорослей произрастает и на суше (в отличие от «водных» эти «сухопутные» водоросли легко переносят высыхание и очень быстро оживают при малейшем увлажнении).

В настоящее время вопрос о количестве и составе отделов водорослей, как представителей царства **Протисты**, окончательно не решен. К тому же, ряд систематиков среди эукариотов выделяют царство **Хромисты**, к которому относят отделы Охрофитовые водоросли (классы: *золотистые, желто-зеленые, бурые водоросли*) и Диатомовые водоросли, а такие отделы как *красные, зеленые и харовые водоросли* – к царству **Растения**, *эвгленовые водоросли* (в ранге класса) – к царству **Простейшие** (Protozoa).

**Водоросли** (лат. *Algae*) – *гетерогенная группа преимущественно фотоавтотрофных водных организмов, не имеющих сложно устроенных тканей и органов*.

Общим для водорослей является их способность к автотрофному способу питания благодаря наличию фотосинтезирующего аппарата (вместе с тем некоторые водоросли наряду с автотрофным обладают и гетеротрофным способом питания). Разные группы водорослей различаются:

- ✓ набором пигментов,

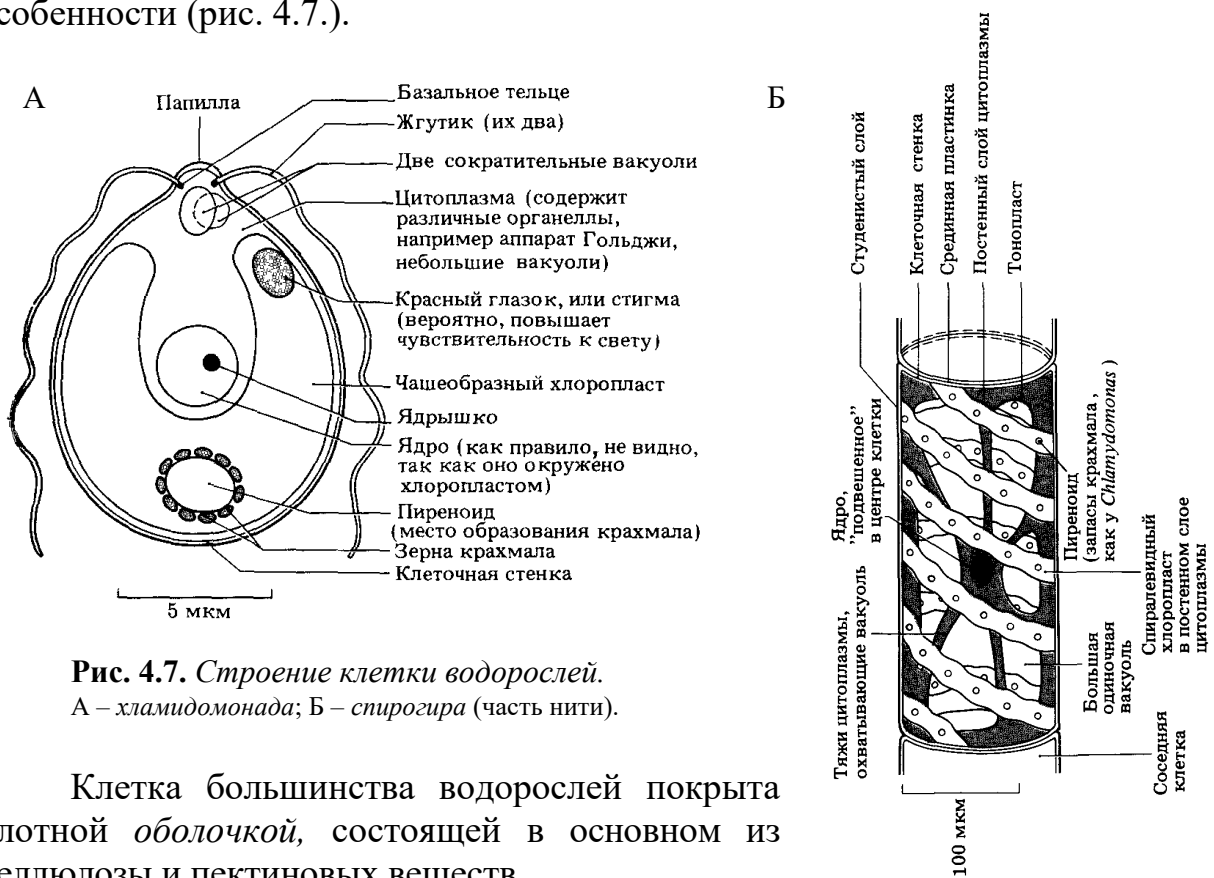
- ✓ строением хлоропластов,
- ✓ продуктами фотосинтеза,
- ✓ числом и строением жгутиков.

Считается, что отделы водорослей произошли от разных групп одноклеточных организмов, т.е. непосредственно не родственны друг другу. От них, вероятно, происходят наземные хлорофиллоносные растения.

С учётом того, что водоросли – искусственная группа, включающая самые разные по систематическому положению организмы, говорить о происхождении и эволюции водорослей в целом смысла нет, так как одни из них – прокариоты, а другие, относящиеся к эукариотам, также имеют самое разное происхождение.

Наука, изучающая водоросли – *альгология*.

**Строение клетки.** Организация клетки большинства водорослей мало отличается от организации типичных клеток растений, однако имеет и свои особенности (рис. 4.7.).



**Рис. 4.7.** Строение клетки водорослей.  
А – хламидомонада; Б – спирогира (часть нити).

Клетка большинства водорослей покрыта плотной *оболочкой*, состоящей в основном из целлюлозы и пектиновых веществ.

Оболочка водорослей слоистая (2-х – 3-слойная). Как правило, внутренние слои оказываются целлюлозными, а наружный – пектиновым, который защищает клетку от губительного действия кислот и других реагентов.

У многих водорослей в оболочке откладываются добавочные компоненты: карбонат кальция (*харовые*), альгиновая кислота (*бурые*), железо (*красные, вольвоксовые*). У *диатомовых* водорослей в покровах клеток (панцире) вместо целлюлозы содержится *кремний*.

Лишь немногие водоросли являются «голыми» (т.е. без оболочки, окруженные лишь плазмалеммой), чаще они покрыты *пелликулой* – плотным эластичным белковым слоем и способны легко изменять форму своего тела (*эвгленовые*).

Снаружи от оболочки у некоторых водорослей имеется *кутикула* (*порфира*, *эдогониум*, *бурые водоросли*), *слизистая капсула* (у многих одноклеточных *зеленых водорослей*) – продукт жизнедеятельности оболочки. Также оболочки многих водорослей (например, *динофитовые*) снабжены различного рода выростами в виде щетинок, шипиков и чешуек (выполняют защитную функцию, способствуют парению организма в толще воды и др.).

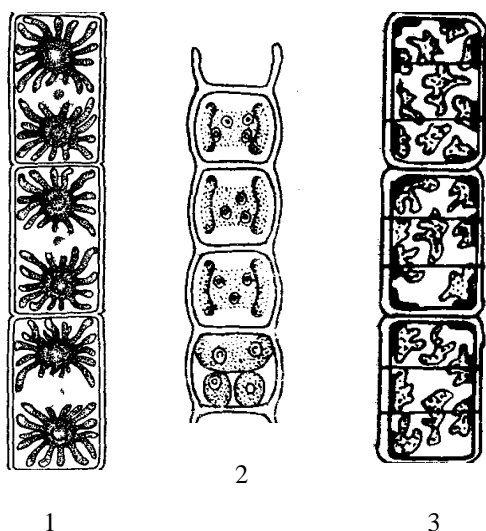
Под оболочкой находится протопласт, включающий *цитоплазму* и *ядро* (ядра). У большинства водорослей цитоплазма расположена тонким постенным слоем, окружая большую *центральную вакуоль* с клеточным соком.

У большинства водорослей в клетке имеется всего 1 ядро, но, например, у *кладофоры* их несколько десятков, а у *водяной сеточки* (*гидродиктион*) – несколько сотен. Клетки с большим количеством ядер называются *ценоцитными*.

В клетках водорослей присутствуют все *органойды* типичные растительным клеткам: *эндоплазматическая сеть*, *рибосомы*, *комплекс Гольджи*, *митохондрии*, *хлоропласты* и другие.

Однако, *хлоропласты* водорослей (*хроматофоры*) отличаются от хлоропластов высших растений огромным разнообразием форм, месторасположением в клетке, а также набором пигментов.

По форме они могут быть чашевидными (*хламидомонада*), спиральными (*спирогира*), пластинчатыми (*мелозира*, *улотрикс*), звездчатые (*зигнема*) и др. (рис. 4.7., 4.8.).



**Рис. 4.8.** Некоторые формы хлоропластов водорослей.

1 – звездчатый у *зигнемы*; 2 – пластинчатый у *улотрикса*; 3 – пластинчатый у *мелозиры*.

В хлоропластах имеются различные пигменты: *хлорофиллы a, b, c, d*; *каротиноиды* (оранжевые, желтые, бурые), *фикоцианин* (синий), *фикоэритрин* (красный).

В хлоропластах ряда водорослей находятся особые образования – *пиреноиды* – зоны синтеза и накопления запасных веществ: *крахмал* (*зеленые, харовые*), *ламинарин* (*бурые*), *парамилон* (*эвгленовые*), *багрянковый крахмал* (*красные*) и др. Чаще всего хлоропласт содержит только 1 пиреноид, но у некоторых водорослей (*спирогира*, *кладофора*) их число доходит до нескольких десятков. У многих водорослей пиреноиды отсутствуют.

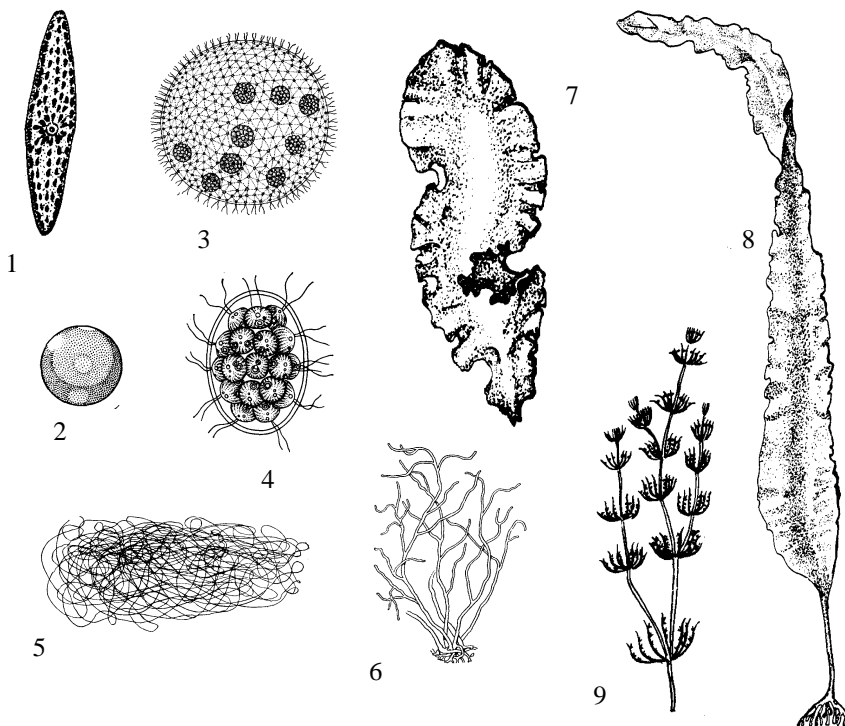
У одноклеточных водорослей присутствует также светочувствительный красный глазок – *стигма* (регулирует световой поток, попадающий на фоторецепторы), *пульсирующие вакуоли* (удаляют из клетки излишки воды, выполняют экскреторную функцию) и *жгутики* (служат для передвижения). Почти все водоросли, за исключением *красных*, могут образовывать подвижные клетки.



**Строение тела.** Водоросли могут быть одноклеточными (*хламидомонада*, *хлорелла*), колониальными (*водяная сеточка*, *вольвокс*, *пандорина*) и многоклеточными (нитчатые – *спиросгира*, *улотрикс*; пластинчатые – *фукус*, *ламинария*, *порфира*, *ульва*, *саргассум*; харофитные – *хара*, *нителла*). Их размеры колеблются от микроскопических (1 мкм – *хлорелла*) до гигантских (по некоторым данным представители рода *макроцистис* достигают от 60 до 213 м в длину).

Тело многоклеточных водорослей представлено *талломом* (слоевищем), не имеет сложно устроенных тканей и органов как у высших растений (листьев, стеблей и корней), хотя у некоторых и есть внешне похожие части (рис. 4.9.).

Таллом бурой водоросли *ламинарии сахаристой* представлен лентообразной пластинкой размером от 1 до 13 м в длину, в нижней части переходящей в цилиндрический стволик диаметром до 3–4 см и длиной от 1 см до 1 м и более, который прикрепляется к каменистому грунту при помощи ризоидов (рис. 4.9.).



**Рис. 4.9.** *Формы тела водорослей.*

одноклеточные: 1 – *плеуросигма*, 2 – *хлорококк*; колониальные: 3 – *вольвокс*, 4 – *пандорина*; многоклеточные: 5 – *спиросгира*, 6 – *дербезия*, 7 – *порфира*, 8 – *ламинария*, 9 – *хара*.

*толовые*, *золотистые*, *эвгленовые*); у более высоко организованных монадное строение имеют клетки, служащие для бесполого и полового размножения;

- *пальмеллоидная* – характеризуется неподвижными клетками, подобными монадным (имеют характерные для одноклеточных организмов монадного типа органоиды) (*зеленые*);

- *коккоидная* – характеризуется неподвижными клетками с плотной клеточной оболочкой, одиночными или соединенными в колонии (например, *зеленые*, *золотистые*; у *диатомовых* – это единственная структура);

- *нитчатая* – соединение неподвижных клеток в нити (чаще при помощи цитоплазматических тяжей), которые могут быть простыми и ветвящимися, свободноживущими и прикрепленными, объединенными часто в слизистые колонии (*зеленые*, *желтозеленые* и др.);

*Слоевище* водорослей отличается большим разнообразием морфологических структур, отражающие основные этапы их эволюции.

Выделяют следующие основные морфологические структуры водорослей:

- *амебоидная* – свойственна одноклеточным организмам и характеризуется отсутствием постоянной формы клетки, оболочки и жгутиков. Передвигаются эти водоросли, как и амёбы, с помощью ложноножек (например, *золотистые* и *желтозеленые*);

- *монадная структура* – свойственна одноклеточным организмам, характеризуется наличием в клетках одного, двух или нескольких жгутиков, благодаря которым они передвигаются (*динофитовые*, *криптофитовые*);

- *разноритчатая* – это усложненная нитчатая структура, состоящая из нитей стелющихся по субстрату и отходящих от них вертикальных нитей (*зеленые, золотистые, красные, бурые*);

- *тканевая (паренхиматозная)* – характеризуется многоклеточными слоевищами в форме пластинок, состоящих из одного, двух и более слоев клеток (*зеленые, бурые, красные*);

- *сифональная* – слоевище характеризуется отсутствием клеточных перегородок и, как правило, большим количеством ядер, это в основном морские водоросли (*зеленые, жёлтозеленые*);

- *харофитная* – крупное многоклеточное слоевище линейно-членистого строения, где различают главный «побег», «листья» и ризоиды (*харовые*).

**Размножение.** Водоросли размножаются *бесполом* и *половым* путем.

Бесполое размножение осуществляется *вегетативно* или *спорами*.

*Вегетативное* размножение у одноклеточных осуществляется делением клетки (митоз), у колониальных и многоклеточных – частями колоний и слоевища, или же специальными органами (например, клубеньками у *харовых* водорослей).

У ряда нитчатых водорослей (например, *улотрикс*) отдельные клетки округляются, накапливают большое количество запасных питательных веществ и пигментов, их оболочки утолщаются. Такие клетки называются *акинетами*. Они способны переживать неблагоприятные условия, при которых обычные вегетативные клетки водорослей погибают и их нити разрушаются. При наступлении благоприятных условий *акинеты* прорастают в нити.

*Споровое* размножение осуществляется при помощи *апланоспор* (неподвижных спор) или *зооспор* (подвижных – у большинства водорослей)), образующихся путем деления протопласта обычных клеток или в специальных клетках – *спорангиях*.

*Половое* размножение осуществляется с помощью половых клеток – *гамет* (*гаметогамия*), после их слияния образуется *зигота*, которая дает новую особь или зооспоры. *Гаметы* образуются в особых клетках – *гаметангиях*. Лишь у *харовых* водорослей гаметангии многоклеточные. Основные типы полового размножения – *изо-, гетеро-* и *оогамия* (при оогамии женский гаметангий – *оогоний*, мужской – *антеридий*). Также у водорослей встречаются *конъюгация* – слияние протопластов неспециализированных неподвижных клеток (*спирогира*) и *хологамия* – слияние двух взрослых одноклеточных подвижных организмов (некоторые *вольвоксовые*).

У ряда водорослей (например, *хламидомонада*) каждая особь способна формировать и споры, и гаметы в зависимости от времени года и внешних условий (например, температуры). У других функции бесполого и полового размножения выполняют разные особи – *спорофиты* (образуют споры) и *гаметофиты* (образуют гаметы). У целого ряда водорослей происходит строгое *чередование поколений* – гаплоидного *гаметофита* и диплоидного *спорофита*.

При гетероморфной смене форм развития в жизненном цикле водоросли гаметофиты и спорофиты морфологически различаются, при изоморфной смене форм развития – морфологически не отличаются. Также гаметофиты могут быть *однодомными* (обоеполыми) – на одной особи развиваются и мужские, и женские гаметы, или *двудомными* (раздельнополыми) – мужские гаметы развиваются на одних особях, а женские – на других.

**Питание.** Основным способом питания водорослей является фотоавтотрофный. Однако многие водоросли в определенных условиях способны питаться гетеротрофно, как осмотротрофно поверхностью клетки (например, *жгутиконосцы*), так и путем заглатывания через клеточный рот (*эвгленовые, динофитовые*). В разных отделах водорослей есть виды, которые являются строгими (облигатными) фотосинтетиками (например, *хлорококк, хламидомонада* др.), другие – облигатными гетеротрофами.

**Экологические группы.** Большинство *водорослей* живет в пресноводных водоемах и морях. Однако существуют и наземные, почвенные и другие экологические группы водорослей.

Крупные морские водоросли, главным образом *бурые*, образуют нередко целые подводные леса. Большинство водных водорослей обитает от поверхности воды до глубины 20–40 м, единичные виды (*красные, бурые*) при хорошей прозрачности воды опускаются до 200 м. В 1984 году *кораллиновая* красная водоросль найдена на глубине 268 м.

Выделяют следующие *экологические группы* водорослей:

- *водные: фитопланктон* – совокупность преимущественно мелких, плавающих в толще воды водорослей (*вольвокс, пандорина, фрагилярия, эвглена, хламидомонада*); *фитобентос* – водоросли, живущие на дне водоемов или обрастающие различные водные предметы, а также плавающие на поверхности воды зеленые ватообразные скопления, называемые *тиной* (*хара, нителла, кладофора, улотрикс, спирогира, пиннулярия, навикола, ламинария, фукус*);

- *наземные* (аэрофитные, несколько сотен видов) – водоросли, образующие различно-окрашенные налеты и пленки на деревьях (*плеврококк, хлорококк, хлорелла, трентеполия*), скалах, сырой земле, крышах и стенах домов, на заборах (*космарий, пиннулярия, ботридиум*) и т.д.;

- *почвенные* – водоросли, обитающие на поверхности почвы или в ее самых верхних горизонтах (в РБ ~200 видов: *диатомовые, зеленые, желтозеленые: хламидомонада, хлорелла, хлорококк, навикола, пиннулярия*);

- *криофитон* – водоросли льда и снега (~350 различно-окрашенных видов; явление «красного снега» – скопление одноклеточной водоросли *хламидомонады снежной*; зеленая окраска снега – *рафидонема снежная*; коричневая окраска снега и льда – *анцилонема норденшельда*); и др.

**Значение.**

1. В водоемах являются основным источником органического вещества – *продуценты*.

По современным оценкам, на долю океана приходится, по меньшей мере, половина мировой первичной продукции, выражающейся в количестве фиксированного углерода.

Водоросли (в первую очередь фитопланктон) – очень важное звено в водных экосистемах, с них начинается большинство пищевых цепей.

2. Участвуют в биогеохимических циклах веществ.

Обогащают гидросферу и атмосферу кислородом, причем водорослями выделяется в атмосферу ~50% всего O<sub>2</sub>. Фиксируют углекислый газ. Участвуют в круговороте Ca и Si.

3. Участвуют в почвообразовании.

4. Вступают в симбиоз с другими организмами.

Многие водоросли (*хлорококк*, *плеврококк* и др.), поселяясь на поверхности различных организмов (растениях, животных) являются *эпифитами*. Другие вступают во взаимовыгодное сожительство (мутуализм): *зоохлореллы* обитают внутри *амеб*, в щупальцах *зеленой гидры*; *эвглена* – в эпителиальных клетках задней кишки личинок некоторых видов *стрекоз*; *хлорелла* – в вакуолях *инфузорий*; некоторые водоросли обитают внутри *моллюсков*, в щупальцах *медуз* и т.д. Некоторые водоросли вступают в мутуалистические отношения с грибами, при этом образуются исключительно симбиотические ассоциации – *лишайники*. Отдельные водоросли являются *паразитами* (*гарвиелла удивительная* лишенная хлорофилла развивается на красной водоросли *родомеле*).

5. Участвуют в процессе естественного самоочищения сточных и загрязненных вод, регенерации воздуха в замкнутых системах (при космических полетах, подводном плавании), могут быть использованы для очистки вод загрязненных радионуклидами (*хлорелла* способна накапливать радионуклиды).

6. Являются индикаторами загрязнения и засоления среды.

7. Применяются человеком в качестве пищевых продуктов (*ламинария*, *алария*, *ульва*, *порфира*), удобрений и кормовых добавок для животных, источник витаминов (А, В<sub>1</sub>, В<sub>2</sub>, В<sub>12</sub>, С и D) и биостимуляторов.

Употреблять в пищу можно, по-видимому, почти все водоросли, так как ядовитых форм среди них нет. Например, на Сандвичевых островах из 115 имеющихся видов водорослей местное население употребляет в пищу около 60.

Особенно богата витаминами красная водоросль *порфира*. Наибольшей известностью как лечебное и профилактическое средство пользуется морская капуста (*ламинария сахарная*), применяемая против некоторых желудочно-кишечных расстройств, склероза, зоба, рахита и др. заболеваний.

8. Являются сырьем для промышленности.

Агар-агар (из *красных*), альгин (из *бурых*) получаемые из водорослей применяются в пищевой (при производстве мармелада, пастилы, мороженого и т.д.; в качестве добавки к хлебу – не так быстро черствеет), бумажной (придает плотность и глянец), фармацевтической промышленности (для изготовления кремов, мазей), в научных исследованиях (твердая среда для культивирования микроорганизмов).

*Диатомин* (скопления отмерших диатомовых водорослей) используется почти в 50 отраслях промышленности. Их ценное качество – высокая пористость и низкий удельный вес. Большое количество диатоминов идет на приготовление легких кирпичей; применяется в качестве добавки к цементу. Но наиболее широко применяется в качестве фильтрующего материала при производстве масел, жиров, в сахарной и химической промышленности.

Некоторые вещества используются в парфюмерии, для получения клея (альгиновые кислоты) и т.д. Используются для получения органических кислот, спиртов, лаков и др.

Из *бурых* водорослей получают йод, бром.

9. Вместе с бактериями вызывают «цветение» воды.

«Цветение» наблюдается при достаточно теплой погоде, когда в воде много питательных веществ (такая ситуация очень часто искусственно создается человеком, когда в воду сбрасывают промышленные стоки или же когда в реки и озера попадают удобрения с полей). В результате начинается взрывоподобное размножение продуцентов, и они начинают отмирать раньше, чем их успеют съесть. При последующем разложении остатков происходит столь же интенсивное размножение аэробных бактерий (редуцентов) и вода лишается кислорода. Вследствие чего начинают гибнуть рыбы и другие животные и растения. Токсины, образующиеся при «цветении» воды, в особенности при размножении цианобактерий (синезеленых водорослей), усиливают гибель животных.

### 3. Лишайники как симбиотические ассоциации

Известно около 20 000 (~26 000) видов лишайников (по числу видов встречающихся в них грибов, так как грибной компонент видоспецифичен). В Республике Беларусь отмечено около 600 видов.

Наука, изучающая лишайники – *лихенология* (от лат. *lichen* – лишайник).

**Лишайники** – своеобразная группа симбиотических ассоциаций, тело которых (*слоевище*) образовано грибом (*микобионтом*) и водорослью или цианобактериями (*фотобионтом*), вступающих в тесное взаимодействие.

*Микобионт* лишайников представлен в основном *аскомикотами*, лишь у некоторых тропических и субтропических (~20 видов) – *базидиомикотами*.

*Фотобионт* представлен чаще *зелеными* водорослями, реже *желтозелеными* и *бурыми*, а также *цианобактериями*.

Ученые предполагают, что лишайниковые микобионты не встречаются в природе в свободноживущем состоянии. Микобионты в каждом виде лишайника видоспецифичны.

Многие лишайники имеют в составе фотобионта одни и те же водоросли. Наиболее широко распространенным фотобионтом лишайников является одноклеточная зеленая водоросль *требуksия* (предполагают, что она присутствует в половине всех известных лишайников; она имеется у всех видов родов *пармелия* и *кладония*). Из цианобактерий наиболее обычным фотобионтом в слоевище лишайников являются представители рода *носток* и *глеокакса*; из зеленых водорослей – представители *хлорококковых* (*мирмеция*, *хлорококкум*, *хлорелла*, *глеоцистис* и др.) и *улотриксковых* (*коккоботрис*, *лептозира*, *физиолиnum*, *тренеполия* и др.); желтозеленые (*гетерококкус*) и бурые (*нетродерма*) водоросли в лишайниках встречаются очень редко.

Большинство фотобионтов лишайников встречается в свободноживущем состоянии, но некоторые известны лишь в их слоевищах (*требуksия*, *коккомикса*, *лобоккоккус* и др.).

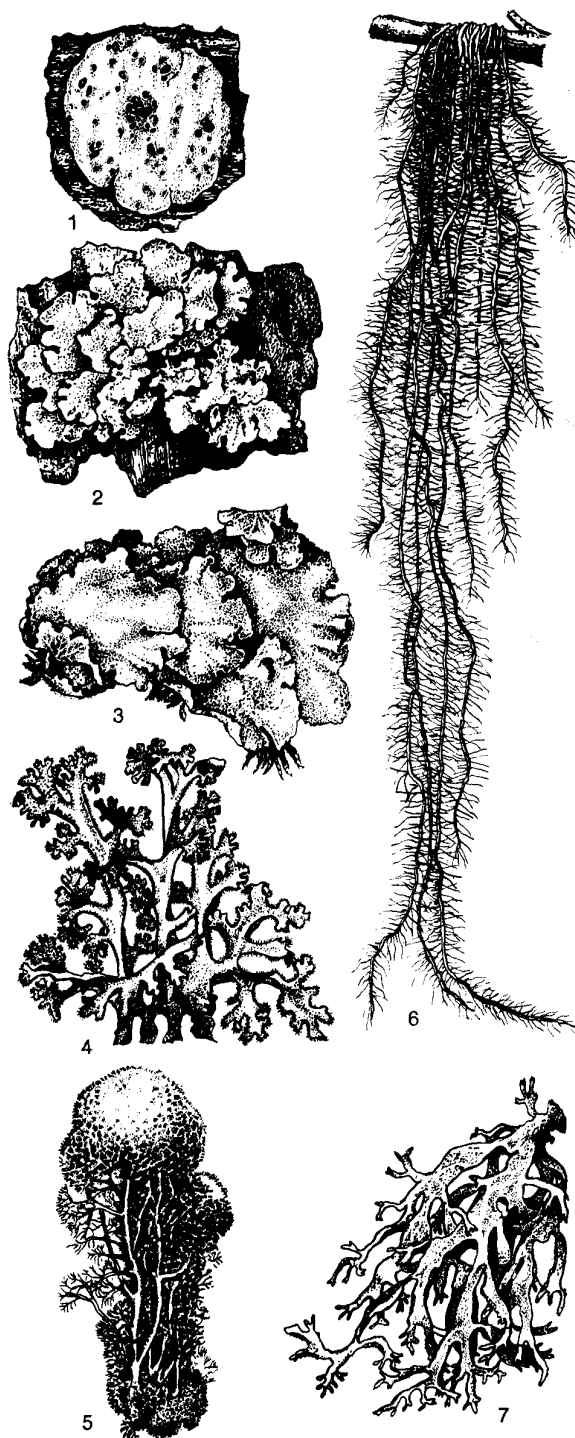
Фотобионты лишайников отличаются замедленным ростом (по сравнению со свободноживущими формами), повышенной устойчивостью к воздействию высокой температуры, способностью переносить длительное высушивание.

О характере взаимоотношений симбионтов лишайника нет единого мнения. Большинство исследователей считают, что гриб паразитирует на водоросли (умеренно, поражая не все клетки водорослей, а лишь некоторые), а водоросль на грибе (обоюдный паразитизм). Причем гриб может питаться паразитически за счет живых клеток водоросли (при помощи гаусторий), и сапротрофно, используя в пищу отмершие клетки и продукты их обмена. В тоже время гифы гриба защищают клетки водоросли от иссушения и механических повреждений, а также обеспечивают их водой и минеральными веществами.

Гифы гриба взаимодействуют с клетками водоросли при помощи: *гаусторий* – боковых выростов гиф, которые прорывают оболочку клетки водоросли и проникают в ее протопласт; *импрессорий* – боковых выростов гиф, которые не прорывают оболочку клетки водоросли, а лишь вдавливают ее внутрь; *апессорий* – вершиной грибной гифы, которая плотно прижимается снаружи к клеточной оболочке водоросли.

Существует мнение, что водоросль и гриб лишайника находятся в гармоничном сожительстве, приносящем им взаимную выгоду (мутуалистические отношения): водоросль доставляет грибу органические соединения, а гриб водоросли – воду и минеральные вещества (в настоящее время эта точка зрения устарела).

**Строение.** Лишайники – многолетние ассоциации. Возраст их достигает десятков, сотен и даже тысяч лет. Их размеры составляют от нескольких до десятков см и даже до 7 – 8 м (*уснея удлиненная*).



**Рис. 4.10.** Лишайники.

1 – леканора разнообразная, 2 – пармелия козлиная, 3 – пельтигера собачья, 4 – цетрария исландская, 5 – кладония альпийская, 6 – уснея длиннейшая, 7 – эверния сливовая.

Однако существуют накипные лишайники, слоевище которых целиком растет внутри камня (используя мелкие трещинки или растворяя горные породы, выделяя кислоты) или коры дерева. Некоторые накипные лишайники имеют шаровидное слоевище, не прикрепленное к

Вегетативное тело лишайников представлено *талломом* или *слоевищем*, образованным переплетением грибных гиф (составляют большую часть) с клетками водоросли (составляют 10 – 15% объема лишайника).

Слоевище лишайников очень разнообразно по окраске, размерам, форме и строению.

В зависимости от наличия пигментов, которые откладываются в оболочках гиф (реже в протопласте), лишайники окрашены в самые различные цвета: белый, розовый, ярко-желтый, оранжевый, оранжево-красный, серый, голубовато-серый, коричневый, черный и др. Иногда цвет слоевища зависит от окраски лишайниковых кислот, которые откладываются в виде кристаллов или зернышек на поверхности гиф.

Например, красновато-оранжевую окраску лишайнику *ксантории настенной* придает особое лишайниковое вещество – *париетин*, которое в виде оранжевых кристаллов покрывает гифы корового слоя.

В зависимости от внешнего облика различают три основных морфологических типа *слоевищ* лишайников: *накипный*, *листоватый* и *кустистый* (рис. 4.10.).

*Накипные*, или *корковые* лишайники наиболее простые, имеют вид порошковатых, зернистых, бугорчатых, гладких налетов или корочек, плотно срастающихся с субстратом и не отделяющихся от него без значительных повреждений (*графис*, *леканора*, *ризокарпон*, *псора*).

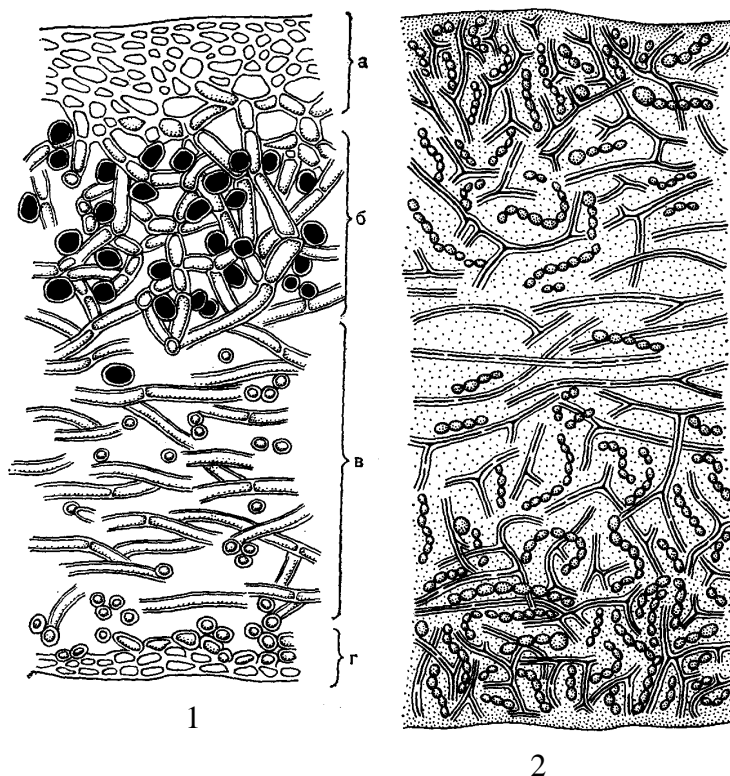
У подавляющего большинства накипных лишайников слоевище развивается на поверх-

субстрату – кочующие лишайники (встречаются в засушливых областях; свободно перекачиваются при помощи ветра) – эти лишайники, главным образом представителей рода *аспицилия*, иногда называют «лишайниковой манной» (раньше их добавляли в пищу).

*Листоватые* лишайники более высоко организованы, имеют вид пластинок, распростертых по субстрату и не полностью сросшихся с ним при помощи пучков грибных гиф – *ризинами* или *гомфами*, и довольно легко отделяющихся от субстрата без значительных повреждений слоевища (*пармелия*, *ксантория*, *пелтигера*, *умбиликария*).

*Кустистые* лишайники наиболее высоко организованы, имеют форму столбиков или лент, обычно разветвленных и срастающихся с субстратом только основанием (гаптерами) и растущих от него вертикально вверх или свисающих вниз (*кладония*, *уснея*, *цетрария*, *эверния*).

В зависимости от анатомического строения различают два типа слоевищ лишайников (рис. 4.11). У одних лишайников грибные гифы и водоросли располагаются равномерно по всей толще слоевища – *гомеомерные* (такое строение наиболее характерно для тех лишайников, фотобионтом которых являются цианобактерии). У других (большинства) – слоями: сверху переплетающиеся и тесно сомкнутые грибные гифы (верхняя кора), под ними рыхлые грибные гифы чередуются с водорослями, внутри расположена сердцевина, состоящая из рыхлых грибных гиф с большими пустотами заполненными воздухом, под ней расположена нижняя кора, сходная с верхней – *гетеромерные*.



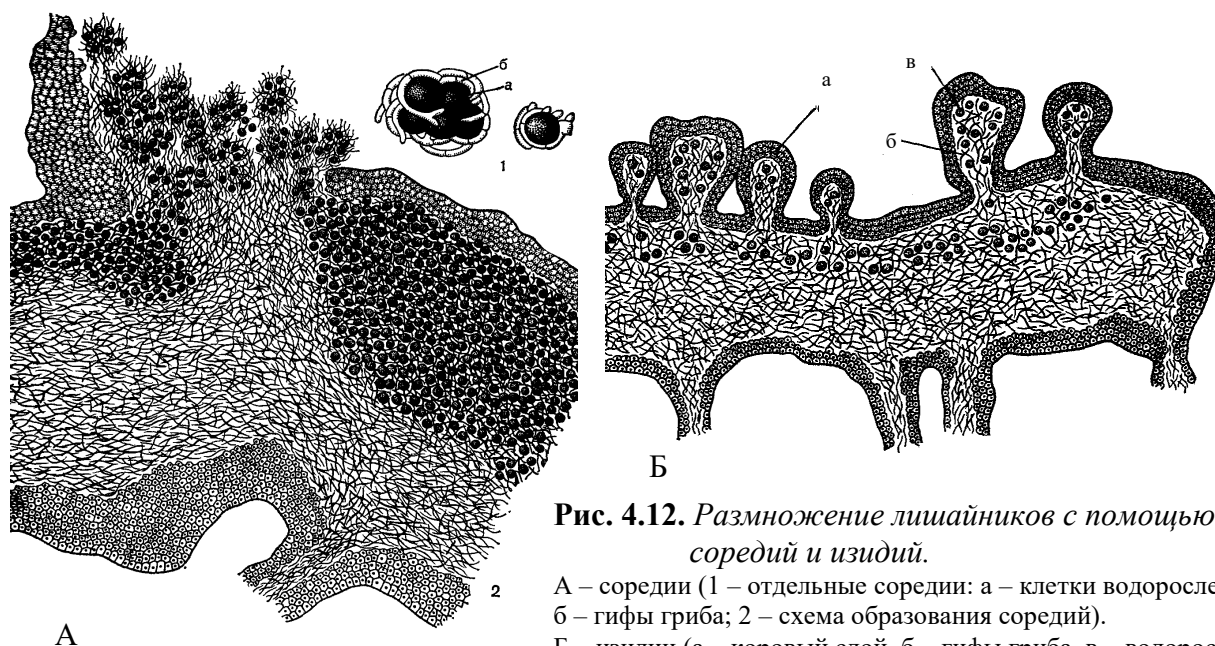
**Рис. 4.11.** Анатомическое строение слоевища лишайников.

1 – гетеромерное слоевище (а – верхняя кора, б – слой водорослей и гиф, в – сердцевина, г – нижняя кора);  
2 – гомеомерное слоевище.

**Размножение.** Размножаются лишайники главным образом *вегетативным* путем – *фрагментацией* (отделение участка слоевища; происходит механически в сухую погоду) или с помощью специальных образований – *соредий* и *изидий* (рис. 4.12.).

*Соредии* – мельчайшие образования, включающие одну или несколько клеток водоросли окруженных грибными гифами. Образуются внутри лишайника. В окружающую среду попадают через повреждения лишайника и разносятся ветром, каплями дождя. Соредии встречаются примерно у 30% видов лишайников, главным образом у высокоорганизованных форм (листоватых и кустистых). Как правило, виды, образующие соредии, очень редко формируют плодовые тела.

*Изидии* – бугорчатые палочковидные выросты на верхней поверхности слоевища, состоящие из водорослей и гифов грибов. Характерным признаком изидий является то, что они, в отличие от соредий, всегда снаружи покрыты коровым слоем. Они отламываются от тела лишайника (при помощи животных, человека) и прорастают в новое слоевище. Известны примерно у 15% видов лишайников (высокоорганизованных: листоватых и кустистых).



**Рис. 4.12.** Размножение лишайников с помощью соредий и изидий.

А – соредии (1 – отдельные соредии: а – клетки водорослей, б – гифы гриба; 2 – схема образования соредий).

Б – изидии (а – коровый слой, б – гифы гриба, в – водоросли).

Каждый из компонентов лишайника способен размножаться самостоятельно: водоросли простым делением, грибы – конидиями, пикноконидиями (маленькие бесцветные клеточки, образующиеся в пикнидиях – особых замкнутых вместилищах шаровидной или овальной формы с маленьким отверстием наверху), стилоспорами (крупные 2-х и многоклеточные споры) образующиеся на конидиеносцах (бесполое размножение), либо аско- и базидиоспорами (половое размножение), которые прорастают в мицелий, но новый лишайник образуется лишь при соединении гиф с соответствующей водорослью (характерной для данного вида лишайника).

При половом размножении на слоевищах образуются плодовые тела, внутри которых развиваются сумки или базидии со спорами. Считается, что для лишайников характерна редукция, утрата процесса оплодотворения. Возможно, что во многих случаях процесса оплодотворения вовсе не происходит и плодовое тело формируется из неоплодотворенного *аскогона* (нижней части женского полового органа – архикарпа). Причем у большинства лишайников плодовое тело обычно формируется из многих архикарпов и окружающих их гиф. Развитие и созревание плодового тела у лишайников – очень медленный процесс, который длится 4 – 10 лет (т.е. плодовые тела у лишайников многолетние).

**Питание.** Комплексная природа лишайников обеспечивает им питание из воздуха, атмосферных осадков, пыли, субстрата. Лишайники поглощают воду и растворенные в ней минеральные вещества всей поверхностью тела (при помощи грибных гиф). Накопление органических веществ в процессе фотосинтеза (водорослями) происходит очень медленно (интенсивность фотосинтеза у лишайников намного ниже, чем у высших растений), чем и объясняется незначительный их ежегодный прирост (от 1 до 8 мм/год у *накипных* и от 1 до 35 мм/год у *листовых* и *кустистых*).



Температурный оптимум фотосинтеза для большинства лишайников находится в пределах от +10 до +20<sup>0</sup>С, но они поглощают углекислоту и при более высокой (до +35<sup>0</sup>С) и более низкой температуре (даже до –25<sup>0</sup>С).

Лишайники способны впитывать воду в очень больших количествах, обычно до 100 – 300% от сухой массы слоевища, а некоторые слизистые лишайники (*коллемы*, *лептогиумы* и др.) даже до 800 – 3900%.

Большинство лишайников легко переносит полное высыхание. Фотосинтез и питание у них в это время прекращаются.

Минимальное содержание воды в лишайниках в природных условиях составляет примерно 2 – 15% от сухой массы слоевища.

Важным компонентом в питании лишайников является азот. Те лишайники, которые имеют в качестве фотобионта *зеленые* водоросли, воспринимают соединения азота из водных растворов. Возможно, что часть азотистых соединений лишайники берут и прямо из субстрата – почвы, коры деревьев и т.д. Лишайники, имеющие в качестве фотобионта *цианобактерии* (особенно представителей рода *носток*), способны фиксировать атмосферный азот (благодаря цианобактериям).

У некоторых форм на поверхности слоевища не образуется корового слоя и воздух беспрепятственно проникает внутрь по промежуткам между рыхло расположенными гифами. Однако у большинства лишайников на поверхности образуется плотный коровый слой. Для осуществления нормального газообмена на поверхности слоевища таких лишайников образуются особые отверстия в коровом слое – специальные органы, которые служат для аэрации внутренних частей. Кроме этого, воздух может проникать внутрь слоевища и через обычные разрывы в коровом слое лишайника (возникающие в результате особенностей роста слоевища или его повреждения ветром, животными, человеком).

Многие лишайники способны расти на самых разных субстратах, однако большинство видов обладают избирательной способностью и поселяются на немногих или даже на одном определенном субстрате.

Например, эпифитные лишайники растут строго на определенных видах деревьев. Однако видовой состав эпифитных лишайников зависит не только от вида дерева, но и от его возраста и даже высоты над землей.

Лишайники обладают удивительной способностью извлекать из окружающей среды и накапливать в своем слоевище различные элементы, в том числе и радиоактивные. В лишайниках накапливается намного больше цинка, кадмия, олова и свинца, чем во мхах и цветковых растениях.

Сейчас известно ~75 веществ, которые характерны исключительно лишайникам (их часто называют *лишайниковыми кислотами*). Установлено, что лишайниковые вещества подавляют рост грибов и мхов, всхожесть семян цветковых растений, угнетают бактерий, разрушают твердые минеральные субстраты.

### **Значение.**

1. Развиваясь на почве, стволах деревьев, валунах и скалах, лишайники образуют в биогеоценозах определенные растительные группировки – *синузии*, которые являются компонентами биогеоценозов и играют определенную роль в их жизни, динамике и круговороте веществ.

Лишайникам нередко принадлежит роль пионеров растительности при заселении свежееобнаженных субстратов в горах, Арктике, Антарктике и др. районах земного шара.

В «лишайниковых зарослях» обитает огромное количество *клещей, ногохвосток, сеноедов, гусениц, листоедов, тараканов, пауков, клопов, цикад, жуужелиц* и др. (зарегистрировано около 300 – 400 видов беспозвоночных животных, жизнь которых так или иначе связана с лишайниками). Некоторые из них используют слоевища лишайников как временное убежище, но целый ряд животных (*клещи, ногохвостки, сеноеды, гусеницы* низших бабочек и др.) питаются слоевищами лишайников и продуктами их разрушения.

Используя солнечную энергию, поглощая воду и минеральные соли для построения своего тела, лишайники образуют определенную *биомассу* (обычно она не велика, но в некоторых биогеоценозах горных тундр составляет около 40 ц/га, а в долинных тундрах – около 20 ц/га, в лишайниковом сосняке может достигать 20 ц/га, в сосняке брусничном – около 6 ц/га, в некоторых биогеоценозах широколиственных лесов – 2 – 6 ц/га).

## 2. Участвуют в образовании почвы.

Лишайники принимают участие в химическом выветривании горных пород (благодаря лишайниковым кислотам, разрушающим горные породы).

## 3. Используются в пищу некоторыми позвоночными животными.

Некоторые виды *кладонии* (известные под названием *оленьего мха* или *ягеля*) являются почти единственным источником питания северных оленей. Общее количество видов лишайников, поедаемых оленями, составляет не менее 50. Но особенно олени предпочитают *кладонии*. Среди них наиболее «любимыми» являются *кладония альпийская, кладония оленья, кладония лесная* и *кладония мягкая* – эти виды и называют *ягелем*.

## 4. Некоторые виды употребляются в пищу и человеком.

В Японии готовят различные блюда из *умбиликарии съедобной*, а в пустынях Среднего Востока употребляют *астцилию съедобную* или лишайниковую манну.

5. Из лишайников получают *лишайниковые кислоты* (из них изготавливают антибиотики против различных бактерий; ароматические вещества, используемые в парфюмерии, краски, лакмус, спирт).

Наибольшее значение как сырье для парфюмерной промышленности приобрела *эверния сливовая*, из которой получают *резиниоид* – концентрированный спиртовой экстракт, имеющий вид густой жидкости темного цвета. Его используют на парфюмерных фабриках в качестве ароматического начала для некоторых сортов духов и одеколонов («Кармен», «Чайка», «Шипр» и др.), для придания им стойкости. Используется он и в кремах, пудрах, мылах, сухих духах.

## 6. Используются как биоиндикаторы чистоты воздуха.

Лишайники по-разному реагируют на загрязненность воздуха: некоторые из них не выносят даже малейшего загрязнения и погибают; другие, наоборот, живут только в городах и прочих населенных пунктах. Из компонентов загрязненного воздуха на лишайники самое отрицательное влияние оказывает двуокись серы (SO<sub>2</sub>) – уже при концентрации 0,08–0,10 мг на 1 м<sup>3</sup> воздуха она начинает вредно действовать на многие лишайники: в хлоропластах водорослевых клеток появляются бурые пятна, начинается деградация хлорофилла, плодовые тела лишайников хиреют. Концентрация SO<sub>2</sub>, равная 0,5 мг/м<sup>3</sup>, губительна для всех видов лишайников, произрастающих в естественных ландшафтах. При концентрации SO<sub>2</sub> 0,05–0,2 мг/м<sup>3</sup> могут произрастать *ксантории, фисции, анапихии, леканоры* и др.; при концентрации SO<sub>2</sub> менее 0,05 мг/м<sup>3</sup> – *пармелии, алектории* и др.

**Тема 5.1**  
**МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ.**  
**РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ И ОРГАНЫ.**  
**СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ КОРНЯ**

*План:*

1. Понятие о растительных тканях и органах.
2. Свойства и функции корня.
3. Виды корней и корневых систем.
4. Внешнее строение корня.
5. Внутреннее (первичное и вторичное) строение корня.
6. Основные видоизменения (метаморфозы) и специализации корней.

**1. Понятие о растительных тканях и органах**

По типам морфологической организации растения подразделяются на две большие группы – *низшие* и *высшие*.

Тело *низших растений* не расчленено на органы, а представлено или одиночной клеткой, или колонией клеток, или многоклеточным слоевищем (талломом).

*Высшие растения* в отличие от *низших* – сложные многоклеточные организмы, дифференцированные на органы и ткани, приспособленные к обитанию в наземной среде.

У большинства наземных растений клетки тела неодинаковы по своим функциям, строению и происхождению. Комплексы клеток, сходные по происхождению, строению и приспособленные к выполнению одной или нескольких функций, получили название **тканей**. Ткани имеются почти у всех высших растений, за исключением некоторых мхов (печеночники). *Низшие растения* (эукариотические водоросли), как правило, тканей не имеют.

Ткани, состоящие из одного типа клеток, называются *простыми*, а состоящие из разных типов клеток – *сложными*, или *комплексными*.

В зависимости от выполняемых основных функций выделяют:

- *меристемы*, или *образовательные ткани* – за счет них формируются все прочие ткани, и осуществляется длительный рост растений;

Обладают способностью к делению и образованию новых клеток; клетки меристем отличаются высокой метаболической активностью, у них тонкие оболочки, густая цитоплазма с крупным ядром, вакуоли многочисленные, мелкие, пластид и митохондрий мало; выделяют первичные (*прокамбий*, *перицикл*) и вторичные (*камбий* и *феллоген*) меристемы, а также апикальные (верхушечные), латеральные (боковые) и интеркалярные (вставочные); существуют также раневые меристемы – образуются в местах повреждений тканей и органов и дают начало *каллюсу* – защитной ткани прикрывающей место поражения.

- *покровные ткани* – выполняют барьерную функцию, защищая внутренние ткани от высыхания (регулируют транспирацию и газообмен) и повреждения, являются барьером для проникновения болезнетворных микроорганизмов;

Располагаются на границе с внешней средой. Большинство из них состоит из плотно сомкнутых живых, реже мертвых клеток. Выделяют первичные (*эпидерма*, *эпibleма* – образуются из первичных меристем) и вторичные ткани (*перидерма* – образуется из феллогена).

- *проводящие ткани* – служат для передвижения по растению питательных веществ;

Комплексные ткани; первичные и вторичные; выделяют *ксилему*, состоящую из трахеид, сосудов, волокон, паренхимы (трахеиды и сосуды имеют вторичные утолщения, мертвые, их оболочки как правило лигнифицируются) и *флоэму* в состав которой входят ситовидные элементы (ситовидные клетки у споровых и голосеменных и ситовидные трубки с клетками-спутницами у покрытосеменных), паренхимные клетки, элементы сердцевинных лучей и механические элементы; большинство клеток – живые; элементы флоэмы и ксилемы объединяются в тяжи проводящей системы (по *ксилеме* происходит перемещение воды с растворенными минеральными веществами от корней к листьям, а по *флоэме* – перемещение продуктов фотосинтеза от листьев к местам их использования или отложения в запас).

- *механические* – опорные ткани обеспечивающие прочность органов растения, их способность противостоять нагрузкам на растяжение, сжатие и изгиб;

Состоят из живых или мертвых клеток с сильно утолщенными неодревесневшими или одревесневшими оболочками, некоторые из них способны расти; выделяют два типа – *колленхиму* (клетки вытянуты вдоль оси органа с неравномерно утолщенными оболочками, располагается непосредственно под эпидермой или чуть ниже, часто образует сплошное кольцо, обычна в черешках и по обеим сторонам крупных жилок) и *склеренхиму* (состоит из клеток с одревесневшими и равномерно утолщенными оболочками, как правило мертвые, два типа – *волокна* (входят в состав флоэмы – лубяные и ксилемы – древесинные) и *склереиды* (встречаются в стеблях, листьях, плодах, семенах по одиночке (идиобласты) или в виде скоплений; главным образом противостоят сдавливанию).

- *основные* – составляют большую часть растения, занимают участки между другими постоянными тканями и присутствуют во всех вегетативных и репродуктивных органах;

Относительно мало специализированные; состоят из живых паренхимных клеток, с тонкими оболочками; в соответствии с основной выполняемой функцией выделяют: *ассимиляционную* (фотосинтез), *запасную* (накопление белков, жиров и углеводов), *водоносную* (запасание воды) и *воздухоносную* (со значительно развитыми межклетниками) ткани.

- *секреторные, или выделительные* – активно выделяют из растений или изолируют в их тканях продукты метаболизма и воду.

Элементы этих тканей встречаются во всех органах; их клетки паренхимные и тонкостенные, долго остаются живыми, затем отмирают; *гидатоды* (внешняя секреция), *идиобласты* (накопление кристаллов оксалата кальция, слизи и др.), *смоляные ходы*, *эфирномасляные каналы*, *млечники*, *трихомы*, *железки*, *нектарники*.

*Орган* – часть многоклеточного организма, имеющая тканевое строение и выполняющая определенные функции. Выделяют *вегетативные* и *репродуктивные* органы. *Вегетативные органы*, представляющие вегетативное тело растения, выполняют основную функцию обеспечения жизнедеятельности организма. *Репродуктивные органы* обеспечивают размножение растений.

*Генеративные органы* растений – *архегонии*, *антеридии* и *спорангии*. У покрытосеменных растений архегонии и антеридии редуцируются. Цветок – это *репродуктивный орган*, включающий в себя органы бесполого (спорангии) и полового (остатки архегония и антеридия) размножения.

Основные вегетативные органы растений – *листостебельный побег* (обеспечивает фотосинтез) и *корень* (обеспечивает водоснабжение и минеральное питание) (рис. 5.1.1).

## 2. Свойства и функции корня

**Корень** – один из основных вегетативных органов растения, в типичном случае выполняющий функцию водного и минерального питания.

Корень – осевой орган, которому характерны следующие свойства:

- цилиндрическая форма;
- радиальная симметрия;
- неограниченный верхушечный рост за счет деятельности апикальной меристемы;
- положительный геотропизм (рост в направлении вектора силы тяжести);
- интенсивное ветвление и огромная внешняя поверхность, позволяющая более полно освоить почвенное пространство;
- отсутствие листьев и цветков;
- наличие в редких случаях эндогенных *придаточных почек*, из которых развиваются *придаточные побеги*.

Корни, как и все другие органы, поглощают кислород и выделяют углекислый газ.

В жизни растений корень выполняет следующие основные функции:

- **поглощение** из субстрата воды и растворенных в ней минеральных веществ;
- **закрепление** растения в субстрате (механическая функция);
- **отложение** запасных питательных веществ (запасающая функция);
- **синтез** различных веществ (аминокислоты, алкалоиды, гормоны (гиббереллины, цитокинины) и др.) необходимых для развития других органов;
- **взаимодействие** с корнями других растений посредством выделения веществ (*аллелопатия*), с грибами (*микориза*) и клубеньковыми бактериями (*клубеньки* на корнях бобовых и др.);
- **вегетативное размножение** (благодаря придаточным почкам из которых вырастают побеги – корневые отпрыски, например у *розы, терна, сирени, осины, осота, малины* и др.).

У многих растений корни выполняют и иные особые функции, например, проведение воздуха к подземным частям растения (*пневматофоры* мангровых зарослей), фотосинтез и запас атмосферной влаги (*воздушные корни* тропических эпифитов), прикрепление к опоре (корни-прицепки лазающих растений, например у *плюща*).

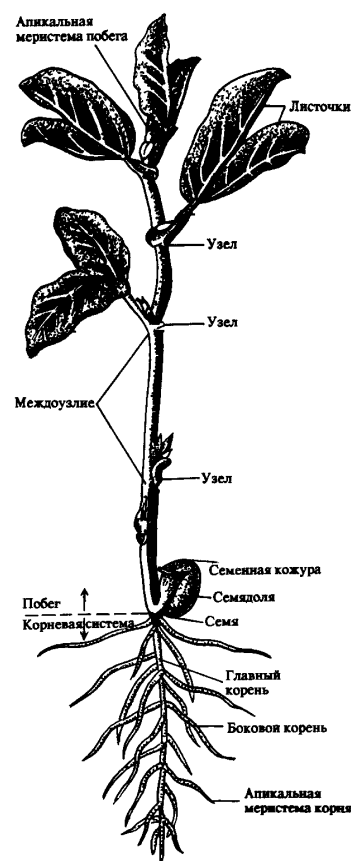


Рис. 5.1.1 Строение молодого растения конских бобов.

### 3. Виды корней и корневых систем

По происхождению выделяют три типа корней (рис. 5.1.1; 5.1.2):

- *главный корень* – первый корень семенного растения, развивающийся из зародышевого корешка. В почве занимает вертикальное положение и, как правило, толще остальных; у споровых растений (*плаунов, хвощей и папоротников*) его нет;

- *придаточный корень* – корень, берущий начало от других органов растения: стеблей (*кукуруза, ива*), листьев (*бегония*), корневищ (*ландыш, осоки*), клубней (*картофель*), луковиц (*лук*);

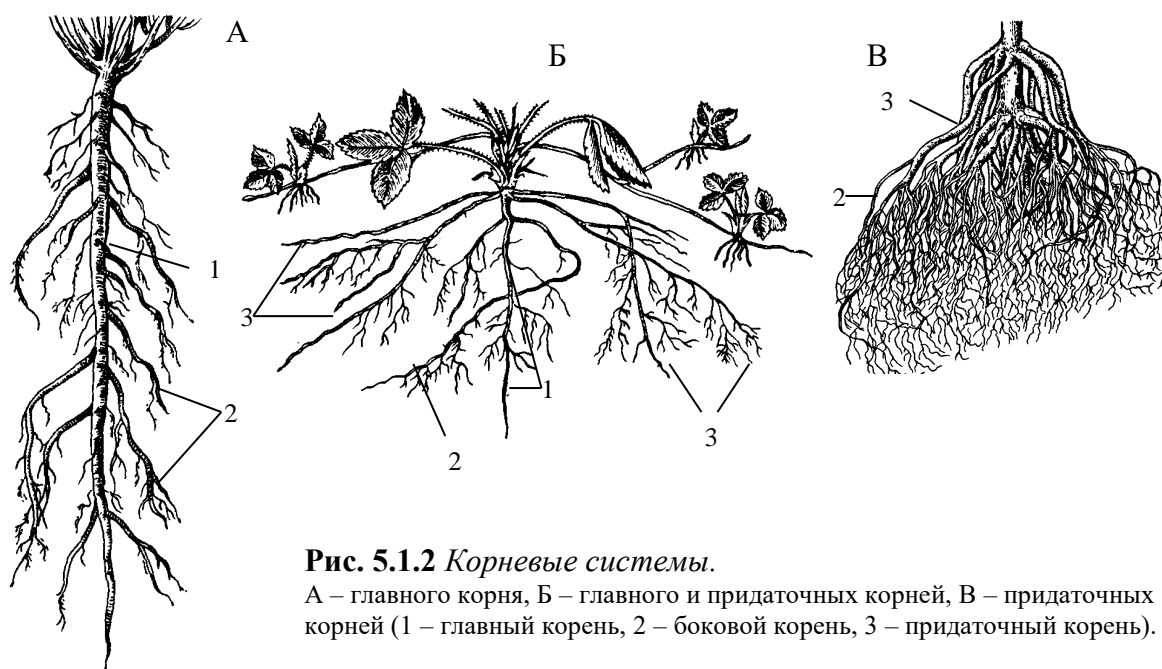
- *боковой корень* – ответвление главного или придаточного корней. Отличается слабо выраженным положительным геотропизмом – растет горизонтально или косо вниз.

Совокупность всех корней одного растения независимо от их происхождения и структуры называется *корневой системой*.

Чаще всего выделяют три типа *корневых систем*:

- *система главного корня, или стержневая* – корневая система с хорошо выраженным главным корнем, а также с его ответвлениями – боковыми корнями. Характерна для большинства голосеменных (*ель, сосна*) и древесных двудольных растений (*береза, тополь, осина*), многих трав (*одуванчик, морковь*). В некоторых случаях главный корень не разветвляется или ветвится мало – *простой корень (морковь, ряска)*;

- *система придаточных корней, или мочковатая* – корневая система, представленная в основном придаточными корнями, а также боковыми. Такая система встречается у покрытосеменных однодольных растений (*злаки, осоки, ситники*) и некоторых двудольных (*лютики*);



**Рис. 5.1.2** Корневые системы.

А – главного корня, Б – главного и придаточных корней, В – придаточных корней (1 – главный корень, 2 – боковой корень, 3 – придаточный корень).

- *система главного и придаточных корней, или смешанная* – корневая система, представленная как хорошо развитым главным, так и придаточными

корнями, а также боковыми. Характерна некоторым двудольным растениям (*подсолнечник, фасоль, земляника* и др.).

В зависимости от того субстрата, в котором расположены корни и откуда они извлекают воду и минеральные вещества, различают четыре *экологических типа* корней:

- *подземные* – целиком или хотя бы частично расположены в грунте (у 70% высших растений);

- *водяные* – всегда расположены в толще воды и никогда не достигают дна водоема (*ряска, многокоренник, водокрас*);

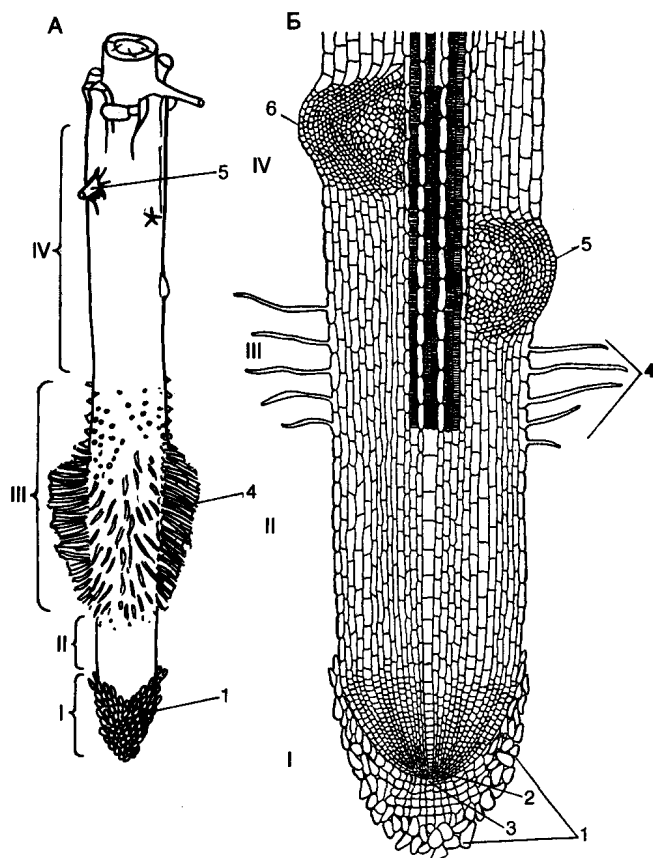
- *воздушные* – находятся в воздухе, поглощают атмосферную влагу. Например, у растений-эпифитов – обитателей влажных тропиков (*орхидеи, монстера*);

- *гаустории и прицепки* – корни-присоски паразитических растений (*повилика, омела*), корни-прицепки эпифитных лиан (*плющ*).

Некоторые растения корней вообще не имеют: *мхи* (вместо корней развиты ризоиды – экзогенные выросты покровной ткани; у сфагновых мхов и их нет), некоторые водные растения (папоротник *сальвиния, вольфия бескорневая* (самое маленькое цветковое растение на нашей планете), *пузырчатка*).

#### 4. Внешнее строение корня

Различные части корня выполняют неодинаковые функции и характеризуются определенными морфологическими особенностями. Эти части получили название *зон корня* (рис. 5.1.3):



- *зона деления* – апикальная меристема корня (от 1 до 5 мм), в результате интенсивного деления ее клеток формируются все прочие зоны и ткани корня; от повреждений защищена *корневым чехликом* – постоянно обновляющимся образованием на верхушке растущего корня – представлен особой паренхимной тканью, которая защищает апикальную меристему от трения о почвенные частицы и способствует продвижению корня благодаря выделению слизи; водные растения, как правило, корневого чехлика не имеют.

**Рис. 5.1.3.** Общий вид (А) и продольный разрез (схема Б) молодого корешка:

I – корневого чехлик, прикрывающий зону деления; II – зона роста; III – зона всасывания; IV – зона проведения;

1 – корневого чехлик, 2 – апекс корня, 3 – калиптроген, 4 – корневые волоски, 5, 6 – боковые корни.

ют (вместо него формируется чехликоподобное образование – *корневой кармашек*);

- *зона роста*, или *растяжения* – зона роста клеток (несколько мм), растягиваясь в продольном направлении, проталкивает корневое окончание вглубь почвы; клетки зоны характеризуются высоким тургором; в этой зоне начинается дифференциация клеток;

- *зона всасывания* (от нескольких мм до нескольких см) ответственна за поглощение воды и минеральных веществ с помощью корневых волосков – выростов клеток *эпibleмы*; продолжительность жизни корневых волосков – 10–20 дней;

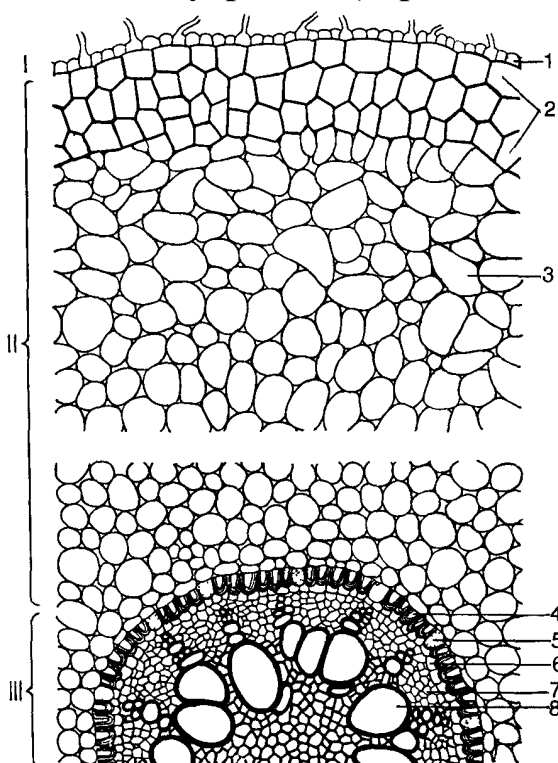
У одного растения *ржи* примерно 14 млрд. корневых волосков суммарной длиной более 10 000 км.

- *зона проведения* обладает хорошо развитой проводящей тканью, передает почвенные растворы в вышележащие части растения; корневые волоски вместе с клетками ризодермы слущиваются, обнажая опробковевшую экзодерму, защищающую живые ткани корня; здесь появляются боковые корни (отсюда и второе название зоны – зона ветвления); составляет основную массу корня.

Резких границ между зонами корня нет.

Место перехода корня в стебель называется *корневой шейкой*.

#### 4. Внутреннее (первичное и вторичное) строение корня



**Рис. 5.1.4.** Первичное строение корня ириса. I – эпibleма; II – первичная кора; III – центральный цилиндр.

1 – эпibleма с корневыми волосками, 2 – экзодерма, 3 – мезодерма (коровая паренхима), 4 – эндодерма, 5 – пропускная клетка, 6 – перицикл, 7 – первичная флоэма, 8 – первичная ксилема.

Снаружи молодые корневые окончания покрыты *эпibleмой* – однослойной первичной покровной тканью корня (образуется из *дерматогена* – наружный слой верхушечной меристемы кончика корня) (рис. 5.1.4.). В зоне поглощения клетки эпibleмы образуют корневые волоски, а в зоне проведения они довольно быстро слущиваются. Проникновение воды и солей в *корневые волоски* и далее в клетки *кору* и *центрального цилиндра* происходит путем осмоса, диффузии и активного переноса.

Под *эпibleмой* располагается *первичная кора* (дифференцируется из *перипibleмы* – внешний слой верхушечной меристемы, лежащий глубже *дерматогена*).

Наружные клетки *первичной коры*, лежащие непосредственно под *эпibleмой*, называются *экзодермой*. Она бывает однослойной и многослойной (2 – 3 слоя). В зоне проведения после слущивания



вания эпиблемы экзодерма оказывается снаружи, может опробковевать и выполняет функцию защитной покровной ткани.

Основная масса первичной коры – *мезодерма* – образована паренхимными клетками: многослойная, рыхлая, с межклетниками. Через нее проходит радиальный (ближний) транспорт воды с минеральными веществами от эпиблемы к центральному цилиндру; здесь осуществляется активный синтез метаболитов и откладываются запасные питательные вещества.

Самым внутренним слоем коры является *эндодерма*, которая выполняет роль барьера – контролирует передвижение веществ из коры в осевой цилиндр и обратно (рис. 5.1.5.). На ранних этапах развития *эндодерма* состоит из живых, тонкостенных клеток, расположенных плотно, без межклетников. Позднее ее клетки приобретают некоторые характерные структурные особенности: на радиальных стенках клеток *эндодермы* появляются особые утолщения (в результате суберинизации и одревеснения) – *пояски Каспари*, с помощью которых перекрывается передвижение растворов вдоль клеточных стенок (*апопластный путь*). В результате этого все вещества в *центральный цилиндр* и из него могут проникать только через живые протопласты клеток *эндодермы* (*симпластный путь*) и под их контролем (избирательная проницаемость, защита от проникновения болезнетворных микроорганизмов). У однодольных в клетках *эндодермы* могут происходить дальнейшие изменения: на внутренней поверхности первичных оболочек клеток откладывается *суберин* и далее вторичная целлюлозная оболочка, которая со временем одревесневает, таким образом перекрывается и второй путь передвижения веществ – *симпластный* (через цитоплазму клеток). В некоторых клетках этого не происходит и они остаются только с *поясками Каспари*, это так называемые *пропускные клетки* – у однодольных только через них осуществляется физиологическая связь между первичной корой и осевым цилиндром. *Пропускных клеток* в *эндодерме* мало, а ее диаметр намного меньше, чем внешний диаметр корня в области *эпиблемы*, поэтому вокруг *эндодермы*

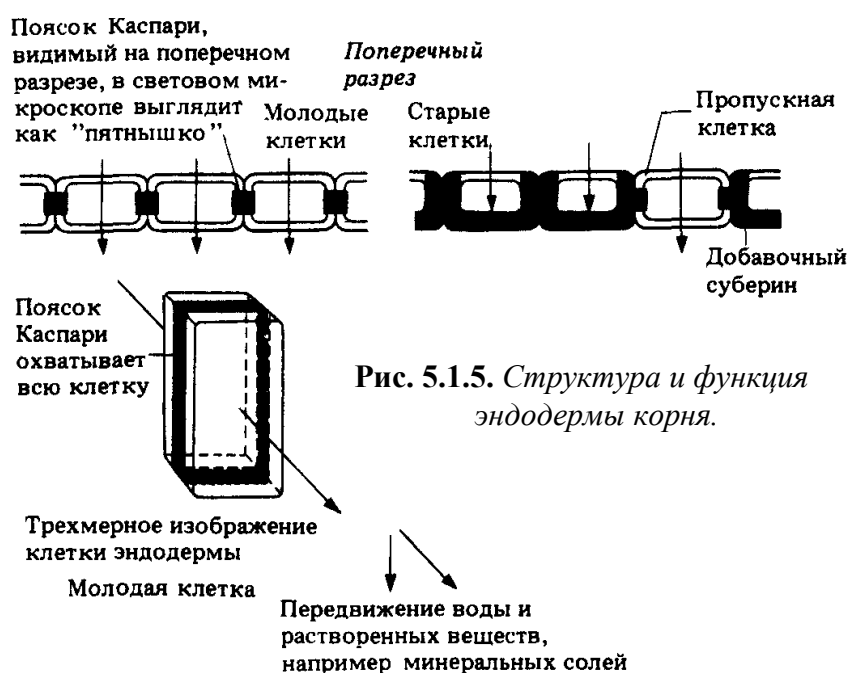


Рис. 5.1.5. Структура и функция эндодермы корня.

образуется повышенное в сравнении с другими тканями количество воды. В результате этого вода проникает через *пропускные клетки* в сосуды *ксилемы* с определенным давлением, которое получило название *корневого давления* (рис. 5.1.6.).

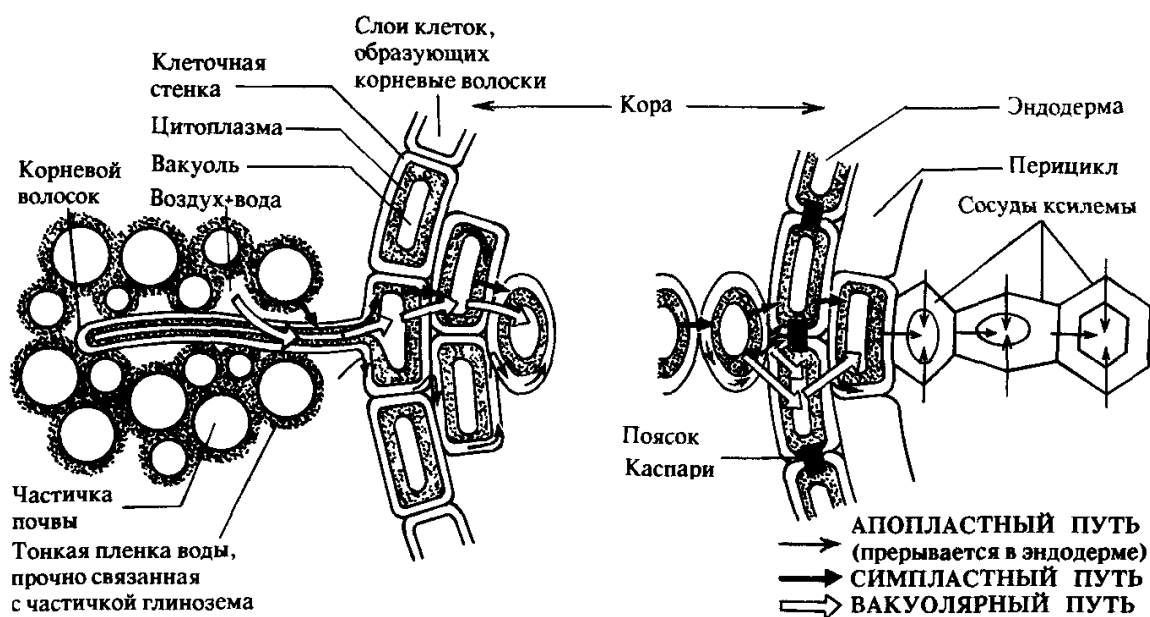


Рис. 5.1.6. Схема передвижения воды в корне.

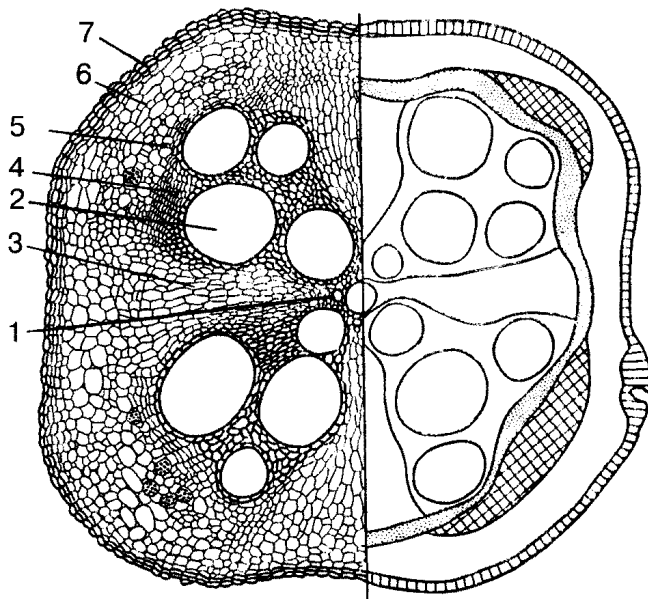
Центральный (осевой) цилиндр (формируется из плеромы – внутренней части апикальной меристемы) начинает дифференцироваться в зоне роста, вплотную к зоне деления. Наружный его слой – *перицикл* представляет собой однослойную образовательную ткань, состоящую из живых паренхимных клеток. В *перицикле* закладываются боковые корни, а также у некоторых растений возникают зачатки придаточных почек. У двудольных растений он участвует во вторичном утолщении корня, отчасти образуя камбий и феллоген.

Центральную часть цилиндра занимает *сосудистоволокнистый пучок*, состоящий из *первичной ксилемы* и *первичной флоэмы* (проводящие ткани образуются из *прокамбия*, который закладывается под *перициклом*). Элементы *флоэмы* и *ксилемы* закладываются по кругу, чередуясь друг с другом, и развиваются центростремительно (по направлению к центру корня), однако *ксилема* растет быстрее и занимает центр корня – сформировавшаяся структура проводящей ткани получила название *радиального проводящего пучка*.

Сердцевина не типична для корня, но иногда (например, у *кукурузы*) заметна в центре в виде небольшого участка механической ткани или тонкостенных клеток, возникающих из *прокамбия*.

Такое *первичное* строение корня сохраняется до конца жизни у *хвощей*, *плаунов*, *папоротников* и *однодольных*, а у остальных – только в зоне всасывания.

Для голосеменных и двудольных растений характерны *вторичные* изменения в строении корня, обеспечивающие его рост в толщину. *Вторичные* изменения происходят за счет вторичных меристем – *камбия* и *феллогена* (рис. 5.1.7.).



**Рис. 5.1.7.** Вторичное строение корня тыквы.  
1 – первичная ксилема, 2 – вторичная ксилема, 3 – радиальный луч, 4 – камбий, 5 – первичная и вторичная флоэма, 6 – основная паренхима, 7 – пробка.

ренхиму, которая образует *радиальные лучи* напротив первичной ксилемы. Образуется камбиальное кольцо.

Вследствие быстрого нарастания изнутри вторичных тканей, обуславливающего сильное утолщение корня, первичная кора нередко разрывается.

*Перицикл* также становится активным: он делится и в центробежном направлении откладывает пробковый камбий – *феллоген*. *Феллоген* делится и кнаружи откладывает *пробку* (феллему) – вторичную покровную ткань корня. *Пробка* изолирует *первичную кору* от проводящих тканей, она теряет связь с живыми клетками *центрального цилиндра*, отмирает и слущивается. Внутри *феллоген* откладывает *феллодерму*, которая затем превращается в паренхимную ткань и образует вместе с *перициклом* *вторичную кору*. Снаружи корни двудольных растений, имеющие вторичное строение, покрыты *перидермой*. *Корка* образуется редко, лишь на старых корнях деревьев.

Многолетние корни древесных растений в результате длительной камбиальной активности нередко сильно утолщаются. *Вторичная ксилема* у таких корней сливается в сплошной цилиндр, окруженный снаружи кольцом камбия и сплошным кольцом вторичной флоэмы.

Таким образом, этапы перехода корня от *первичного* строения ко *вторичному* следующие:

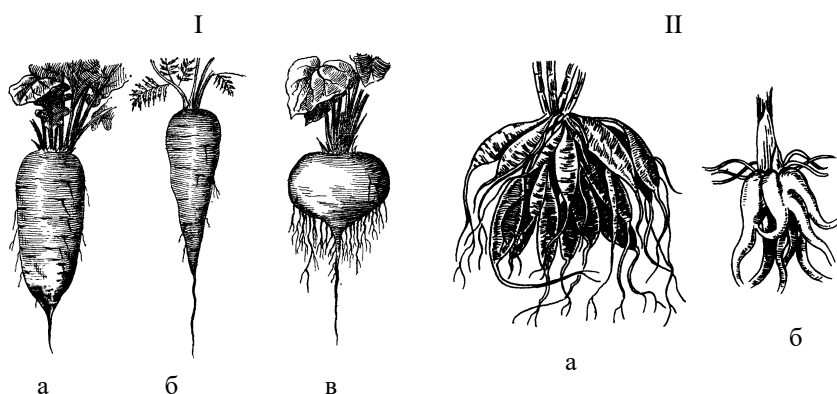
1. Появление *камбия* между лучами ксилемы и флоэмы и образование камбиального кольца;
2. Образование *феллогена* перициклом, возникновение вторичной коры;
3. Сбрасывание *первичной коры*;
4. Смена *радиального* расположения тканей ксилемы и флоэмы *коллатеральным*.

Вначале *камбий* появляется из клеток паренхимы центрального цилиндра (прокамбия) между сосудами первичной ксилемы и первичной флоэмы (с внутренней стороны). Участки *камбия* постепенно разрастаются, огибают флоэму и соприкасаются с перициклом. Клетки *камбия* прокамбиального происхождения делятся и дифференцируются: к центру откладывается *вторичная ксилема*, кнаружи – *вторичная флоэма*. В местах, где сосуды *первичной ксилемы* соприкасаются с *перициклом*, клетки последнего также превращаются в *камбий* (перициклического происхождения), но он дифференцируется только в *па-*

## 5. Основные видоизменения (метаморфозы) и специализации корней

Большинство растений имеют корни типичного строения. Но у многих видов в процессе эволюции корни приспособились к выполнению особых функций, в связи с чем, строение их изменилось. Такие изменения называются *метаморфозами*.

**Запасающие корни.** У многолетних растений запасные питательные вещества могут откладываться и в корнях. Если функция запаса становится основной, то такие корни называются *запасающими*.



**Рис. 5.1.8.** Запасающие корни.

I – корнеплоды: а – редьки, б – моркови, в – свёклы;

II – корневые шишки: а – георгины, б – орхидеи.

По происхождению и структуре различают два типа запасяющих корней: *корнеплоды* и *корневые шишки* (рис. 5.1.8.).

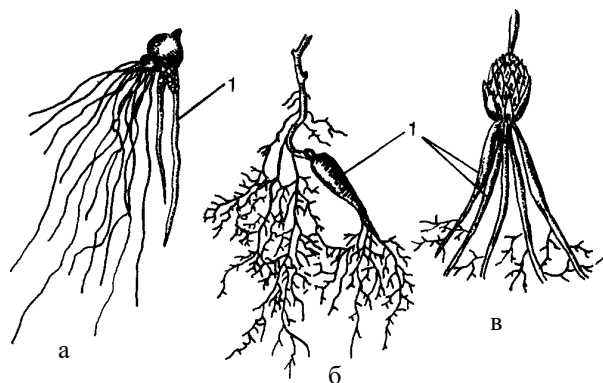
*Корнеплоды* образуются за счет разрастания главного корня. В образовании *корнеплода* принимает участие нижняя часть стебля, причем у *свёклы*, *репы*, *редиса*

она составляет большую часть *корнеплода*, а собственно корень – только нижняя его часть, на котором развиваются боковые корни.

Запасные продукты у *корнеплодов* (крахмал, инулин, различные сахара) могут откладываться в паренхиме вторичной коры (*морковь*, *петрушка*) или в паренхиме древесины (*редька*, *репа*, *редис*). Изредка запасные вещества откладываются в паренхиме, образованной деятельностью нескольких добавочных колец *камбия* (*свёкла*) – пример *третичного строения* (установлено, что образование добавочных *камбиальных колец* стимулируется деятельностью листьев – их число примерно равно числу листьев, деленному на два).

*Корневые шишки* (*корневые клубни*) возникают при разрастании боковых корней (*георгина*, *чистяк*, *ятрышник*, *батат*). Образовывают *придаточные почки* и служат не только для перезимовки, но и для вегетативного размножения.

**Втягивающие (контрактильные) корни.** Характерны для многих корневищных и луковичных растений, обитающих чаще всего в экстремальных условиях (регионы с сухим жарким климатом или суровой зимой), а также для некоторых сельскохозяйственных растений (*клевер*, *гречиха*, *люцерна*, *морковь*, *свёкла*). Укорачиваясь у основания, такие корни (более длинные, чем обычные) способны втягивать луковицы или корневища в почву на оптимальную для их сохранения глубину (рис. 5.1.9.).



**Рис. 5.1.9.** Втягивающие корни.

а – крокуса, б – кислицы, в – лилии;

1 – втягивающие корни.

**Корни-гаустории, или присоски.** Такие корни характерны для паразитических растений (*омела, заразиха, повилика* и др.).

У *омелы*, например, паразитирующей на стволах и ветвях различных древесных растений, образуются длинные цилиндрические или слегка сплюснутые корни, растущие в коре растения-хозяина (рис. 5.1.10.). От них в проводящую ткань отходят присоски, которые поглощают его питательные вещества (воду и минеральные вещества). Из придаточных почек на этих корнях образуются побеги, пробивающиеся через кору наружу.

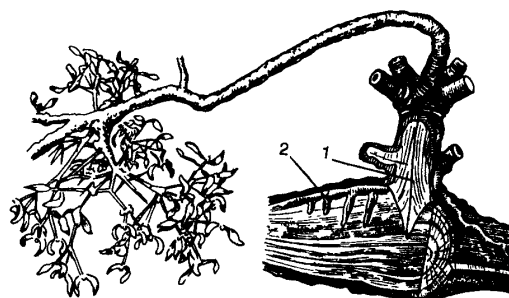


Рис. 5.1.10. Омела на ветке тополя.

1 – корень-гаустория,  
2 – корень в коре тополя.

**Ходульные корни.** Образуются у растений своеобразных растительных сообществ – *мангровых зарослей*, а также встречаются у некоторых небольших деревьев тропического дождевого леса, особенно на болотистой почве; они имеются также у некоторых *пальм* и даже у *кукурузы*. Образуясь на стволах и ветвях деревьев и стеблях трав (т.е. они придаточные), они растут вниз, укрепляются в почве и прочно удерживают растение. Наиболее эффектны ходульные корни некоторых видов *фикуса*, образующие экзотическую жизненную форму – *баньян* (рис. 5.1.11.).

**Досковидные опорные корни.** Наиболее характерны для крупных деревьев тропического дождевого леса. В отличие от *ходульных* – это боковые корни.

Расположенные у самой поверхности почвы или над ней, они развивают более или менее плоские прилегающие к стволу вертикальные надземные выросты, придающие дополнительную опору растению (рис. 5.1.11.).

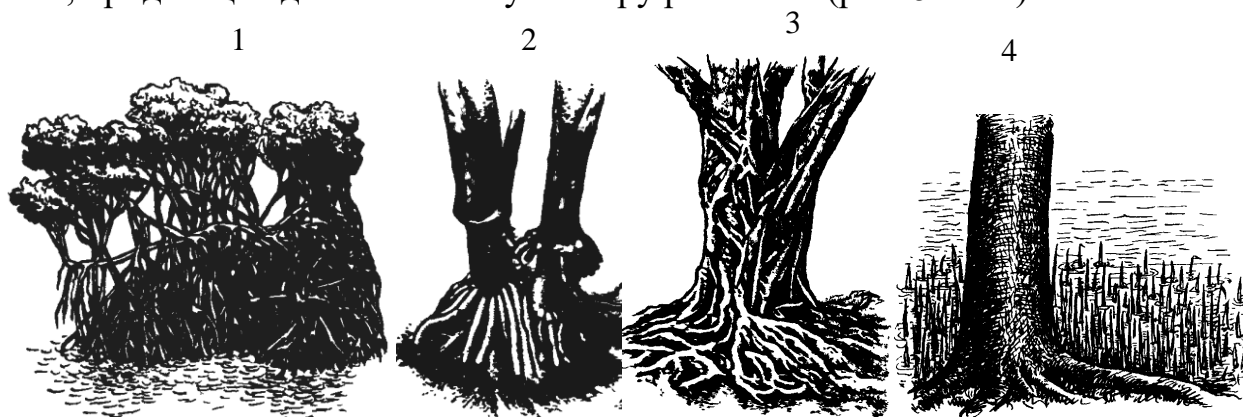


Рис. 5.1.11. Видоизменения корней.

1 – ходульные корни растений мангровых зарослей, 2 – ходульные корни кукурузы,  
3 – досковидные корни, 4 – пневматофоры.

**Пневматофоры, или вентиляционные (дыхательные) корни.** Развиваются у ряда тропических деревьев, растущих на бедных кислородом почвах. Они имеются у мангровых деревьев, а также у деревьев, произрастающих в лесах на пресноводных тропических болотах. Образуются из подземных боковых корней и растут вертикально вверх, поднимаясь над почвой или водой (обладают отрицательным геотропизмом). Значение *пневматофоров* заключается, прежде всего, в снабжении подземных частей корня воздухом (рис. 5.1.11.).

**Воздушные корни.** Образуются у тропических эпифитных растений (орхидные, ароидные и бромелиевые). Эпифиты – это растения, поселяющиеся на других растениях (стволах и ветвях) и использующие их как субстрат (не паразитируют). Их воздушные корни свободно висят в воздухе и приспособлены к поглощению капелек дождя или росы (благодаря особой многослойной всасывающей ткани – веламен).

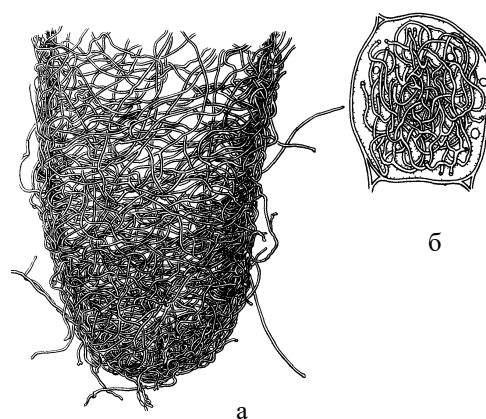
Клетки веламена постепенно отмирают, и поэтому вода всасывается не осмотическим, а капиллярным путем, проникая внутрь через большие поры и сквозные отверстия.

**Микориза.** Микориза представляет собой мутуалистическую ассоциацию (симбиоз) корней многих растений с гифами грибов (некоторые зигомикоты и аскомикоты, но главным образом базидиальные грибы) (рис. 5.1.12.). Грибной компонент облегчает корням получение воды и минеральных веществ из почвы, а также, видимо, передает им некоторые органические вещества. Гриб в свою очередь получает от растения углеводы и другие питательные вещества.

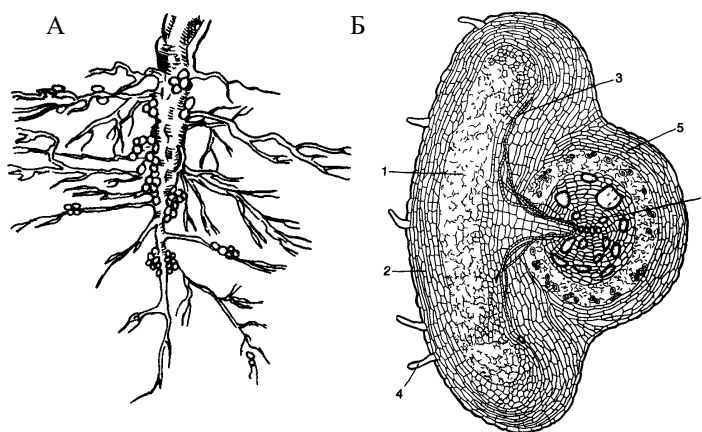
Различают эктотрофную микоризу, когда гифы гриба охватывают корень только снаружи, иногда проникая в межклетники коровой паренхимы (сосна, береза, дуб, ива и др.), и эндотрофную микоризу, когда грибной чехол вокруг корня не образуется, а гифы проникают глубоко в корень и внедряются в клетки коровой паренхимы (яблоня, груша, земляника, злаки, орхидные и др. – характерна для большинства покрытосеменных).

**Клубеньки.** Клубеньки представляют собой разрастание паренхимной ткани корня (у многих бобовых), вызванное некоторыми видами бактерий из рода *Rhizobium* (рис. 5.1.13). Эти микроорганизмы способны фиксировать атмосферный молекулярный азот, переводя его в связанное легкоусвояемое растением состояние. С другой стороны, бактерии используют вещества, находящиеся в корнях растения, а также стимулируют разрастание корней. Благодаря данному симбиозу происходит обогащение почвы азотом.

На корнях ольхи, лоха, облепихи также образуются клубеньки, однако они возникают в результате симбиоза с актиномицетами, которые также способны фиксировать атмосферный азот.



**Рис. 5.1.12. Микориза.**  
а – эктотрофная микориза дуба,  
б – эндотрофная микориза ятрышника.



**Рис. 5.1.13. Клубеньки на корнях люпина.**  
А – внешний вид; Б – поперечный срез клубенька: 1 – бактериальная ткань, 2 – кора клубенька, 3 – трахеиды клубенька, 4 – корневой волосок, 5 – первичная кора корня, 6 – центральный цилиндр корня.

## Тема 5.2 МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ. ПОБЕГ. СТРОЕНИЕ И ФУНКЦИИ СТЕБЛЯ

*План:*

1. Побег как орган растения.
2. Строение, функции и типы почек.
3. Ветвление побега.
4. Функции и типы стебля.
5. Внутреннее строение стебля (первичное и вторичное).

### 1. Побег как орган растения

*Побег* – основной орган растения, выполняющий в типичном случае функции воздушного питания и размножения. Однако нередко *побег* выполняет и другие функции и способен к метаморфозам.

*Вегетативный побег*, выполняющий функцию воздушного питания, состоит из *стебля, листьев и почек* (рис. 5.2.1).

*Стебель* – осевая часть *побега*, имеющая более или менее цилиндрическую форму и выполняющая две главные функции – опорную и проводящую; *листья* – в типичном случае плоские боковые части (органы) побега, сидящие на *стебле* и выполняющие главную функцию побега – фотосинтез; *почки* – представляют собой зачатки новых побегов, которые обеспечивают длительное нарастание побега и его ветвление.

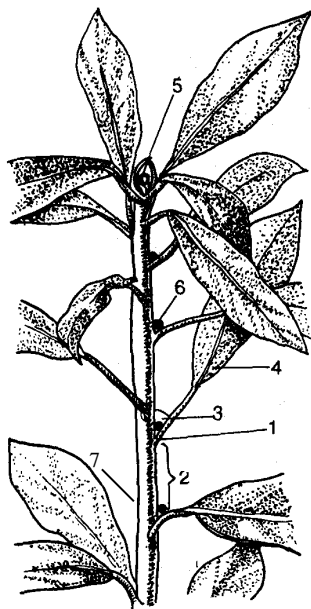
Главная внешняя черта, отличающая *побег* от *корня*, – его олиственность.

*Вегетативный побег* состоит из *узлов и междоузлий* (рис. 5.2.1).

*Узел* побега называется участок стебля с отходящим от него листом (или мутовкой листьев). Участки между соседними *узлами* называются *междоузлиями*.

*Узел* с листом (листьями) и почкой (почками) и нижележащее *междоузлие* образуют *метамер* – структурный элемент вегетативного побега.

На *побеге* обычно расположено несколько, иногда много *узлов и междоузлий*, повторяющихся вдоль оси *побега*, таким образом, *побег* имеет *метамерное строение*.

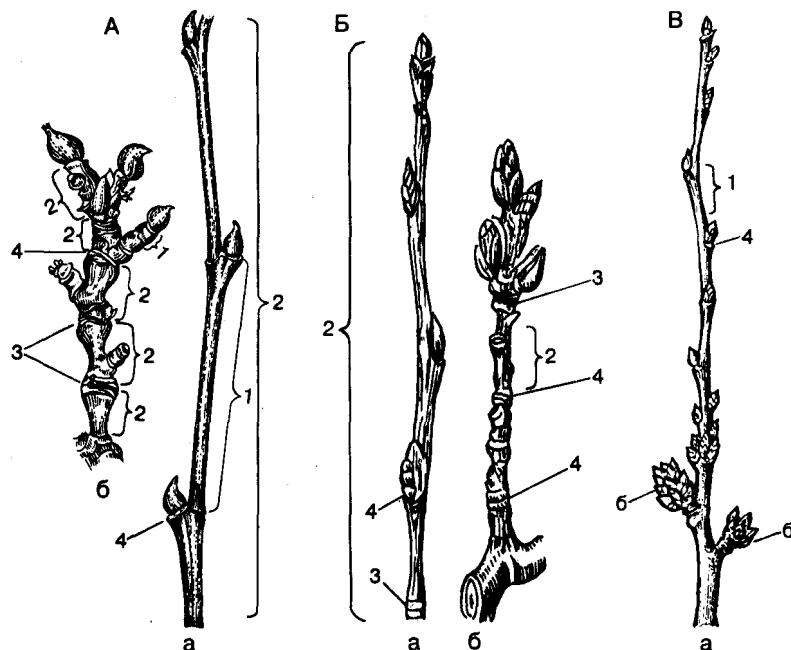


**Рис. 5.2.1.** *Строение побега ивы.*

1 – узел, 2 – междоузлие, 3 – пазуха листа, 4 – кроющий лист, 5 – верхушечная почка, 6 – боковая (пазушная) почка, 7 – стебель.

В зависимости от длины *междоузлий* побеги делят на *удлиненные* – с более или менее расставленными *узлами* (характерны для большинства растений: *липа, дуб, вероника, роза* и т.д.) и *укороченные* – со сближенными *узлами* (ха-

рактерны для многих древесных растений: *сосна, лиственница, тополь, яблоня* и др.) (рис. 5.2.2). У одного и того же растения наряду с удлинненными побегами могут развиваться и укороченные (*яблоня, береза, сосна*). У древесных растений на укороченных побегах чаще всего развиваются репродуктивные органы – цветки (у плодовых деревьев такие побеги называются *плодушками*).



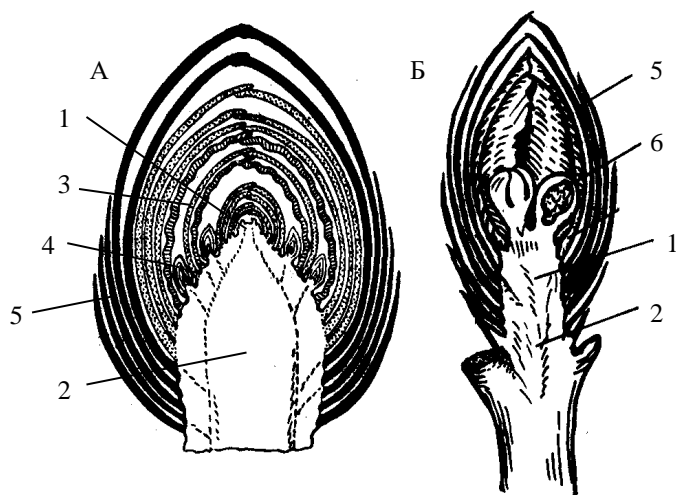
**Рис. 5.2.2.** Удлиненные (а) и укороченные (б) побеги.

А – платана; Б – осины; В – вишни обыкновенной.

1 – междоузлие, 2 – годичный прирост, 3 – почечные кольца, 4 – листовый рубец.

## 2. Строение, функции и типы почек

*Почка* представляет собой сильно укороченный зачаточный побег.



**Рис. 5.2.3.** Строение и типы почек.

А – вегетативная почка дуба;

Б – репродуктивная почка вишни.

1 – конус нарастания, 2 – зачаточный стебель, 3 – зачаточные листья, 4 – пазушные почки, 5 – почечные чешуи, 6 – зачаток цветка (соцветия).

По внутреннему строению различают *вегетативные, репродуктивные и вегетативно-репродуктивные почки* (рис. 5.2.3).

*Вегетативная почка* состоит из короткой зачаточной оси (стебля) с конусом нарастания на верхушке (апекс) и тесно расположенных на оси зачаточных листьев (примордиев), в пазухах которых могут находиться зачаточные почки следующего порядка (например, у дуба).

В *репродуктивных почках* образуются только зачатки цветков или соцветий (*вишня, яблоня*). Цветочная почка, несущая один цветок, называется *бутоном* (например, у розы).



В вегетативно-репродуктивных почках закладываются как вегетативные элементы (стебель с листьями), так и репродуктивные (цветок или соцветие) (*сирень, бузина, копытень*).

Новые листовые бугорки (зачатки листьев, листовые примордии) в почке закладываются в основании конуса нарастания, развиваются снизу вверх и вследствие более ускоренного роста на внешней стороне изгибаются к верхушке, образуя замкнутую почку. Наружные листовые зачатки защищают внутренние части почки от высыхания и повреждений и создают внутри почки темную влажную камеру, в которой сохраняется в активном состоянии меристема.

Наружные листья или их части иногда, видоизменяясь, превращаются в почечные (кроющие) чешуи, выполняющие защитные функции (защищают зачаточный побег от иссушения, механических повреждений и т.д.). Почечные чешуи могут быть пропитаны густым клейким слизистым веществом (*каштан, тополь*) или иметь войлочное опушение (*дуб каштанolistный, ясень обыкновенный*), что усиливает их защитные функции.

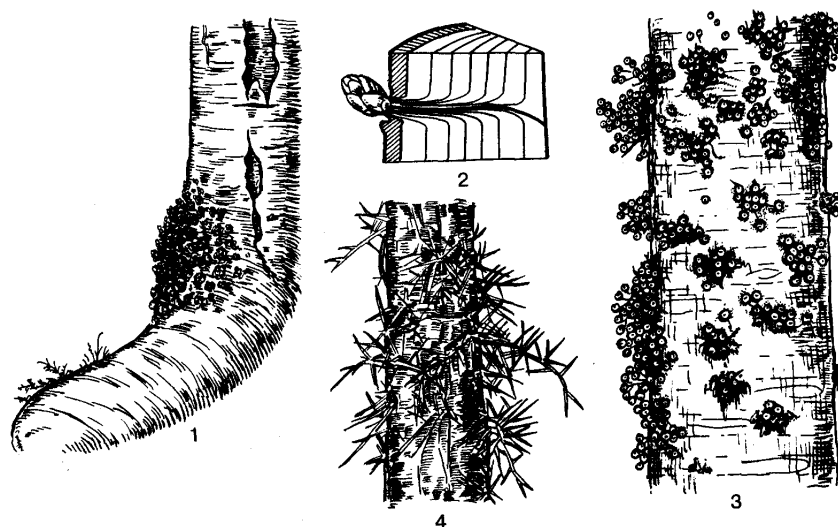
Почки, имеющие кроющие чешуи, называются закрытыми (характерны для древесных растений холодного и умеренного поясов, а также для субтропических и тропических областей с сухим периодом: *дуб, береза, липа, вишня* и т.д.). Открытые, или голые почки, лишены специальных видоизмененных чешуй. Конус нарастания у таких почек окружен только листовыми зачатками разного возраста и защищены они более взрослыми фотосинтезирующими листьями. В вегетационный период открытые почки находятся на верхушке растущих побегов многих древесных растений, у которых зимой были закрытые почки, а также на побегах многих одно- и многолетних трав (например, *клевер*). Некоторые травянистые растения зимуют с открытыми почками (*кошачья лапка, зеленчук, живучка*). У многих деревьев влажных тропических лесов открытые почки функционируют круглый год.

По расположению на органах растения выделяют: верхушечные почки – расположены на верхушке стебля, за счет которых осуществляется его рост в длину; боковые, или пазушные почки – расположены с боку на стебле (в пазухах листьев) и отвечают за ветвление побегов; придаточные, или адвентивные почки – образуются эндогенно (т.е. из внутренних тканей – камбия, перицикла) на взрослых частях того или иного органа растения и дают придаточный (случайный) побег (рис. 5.2.1). Придаточные почки обеспечивают вегетативное размножение. Они могут быть расположены на стеблях, а также на корнях (*осина, малина, осот* – корнеотпрысковые растения) и листьях (*каланхое, бриофиллум, росянка*, многие папоротники). Придаточные почки, возникающие на листьях (выводковые почки) прорастают на самом растении в маленькие побеги с придаточными корешками, затем отпадают и вырастают в новые особи.

Большинство боковых почек на следующий год после их закладки распускаются и образуют новые побеги – это активные почки. Существуют и спящие почки (как пазушные, так и придаточные), которые не распускаются на следующий год после их закладки, но остаются живыми в течение многих лет. На стеблях древесных растений они многочисленны и при утолщении ствола ежегодно нарастают, образуя в нем скрытую ветку. Их активное состояние начина-

ется после удаления вышерасположенной части стебля, а также при обмерзании побегов и т.д. При совокупном массовом подрастании в толще ствола *спящие придаточные почки* образуют массивные наружные наплывы – *капы* (например, у березы, клена и др.). Они ценятся в столярном производстве, так как дают красивую древесину.

Побеги с крупными листьями, развивающиеся из *спящих почек*, нередко называют *водяными побегами* (вся корневая система растения работает только на них). Они обильно образуются при значительной обрезке растений. Нередко спящие почки не пробуждаются в течение всей жизни растения и погибают вместе с побегом или корнем.



**Рис. 5.2.4.** Спящие почки.

1 – у основания ствола березы, 2 – схема нарастания спящей почки, 3 – каулифлория у фикуса, 4 – колючки у гледичии.

У некоторых растений *спящие почки* образуют на стволе безлистные цветonoсные побеги или отдельные цветки (деревья тропических лесов – *какао*, *фикус*, *хлебное дерево*; растение умеренного климата – *волчегородник обыкновенный*). Такое явление носит название *каулифлории*. У *гледичии трехколючковой* (субтропического дерева

семейства бобовых) из *спящих почек* на стволе вырастают пучки крупных разветвленных колючек (рис. 5.2.4).

### 3. Ветвление побега

*Ветвление побега* – образование системы разветвленных осей (побегов) в результате развития *верхушечных, пазушных*, а иногда и *придаточных почек*.

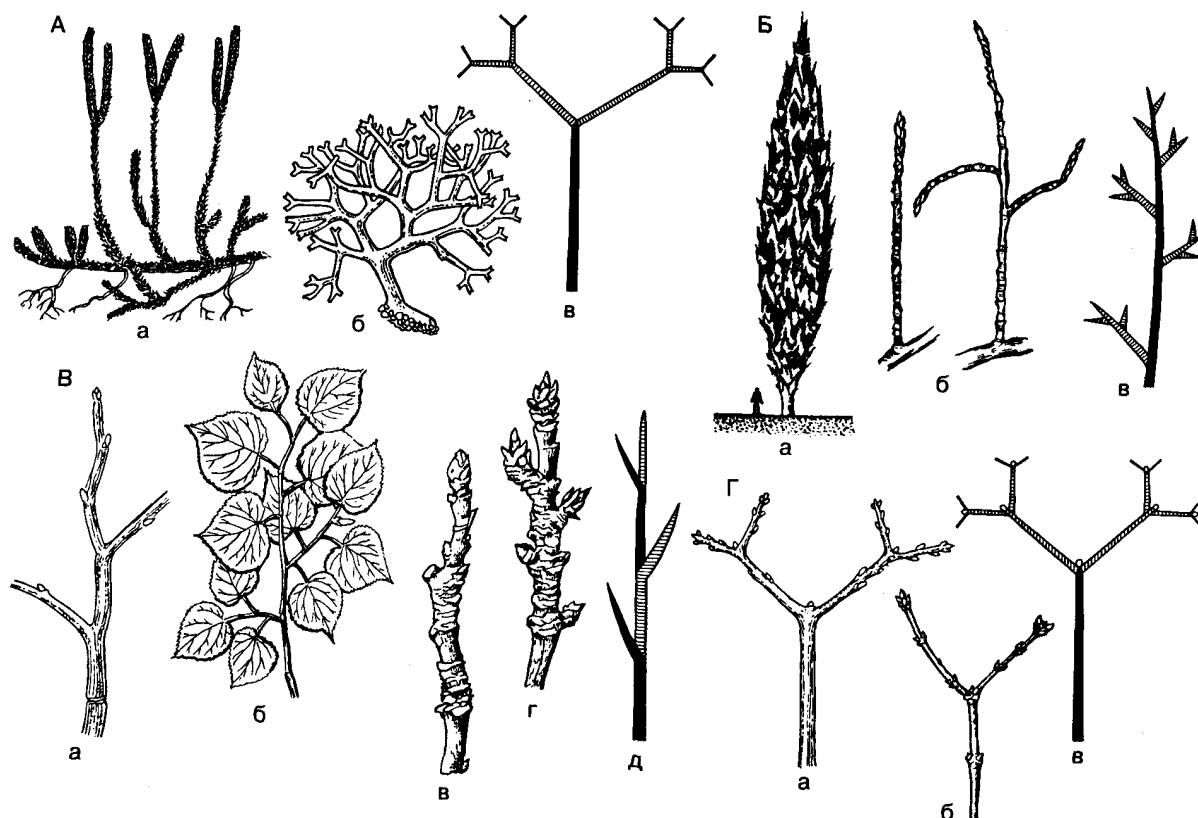
Благодаря ветвлению побега увеличивается общая масса надземной части растения. У древесных растений образуется *крона*, составленная из разновозрастных *ветвей*.

Выделяют следующие основные *типы ветвления*: дихотомическое, моноподиальное, симподиальное, ложнодихотомическое (рис. 5.2.5).

*Дихотомическое, или вильчатое ветвление*. При этом типе ветвления рост побега обеспечивается двумя *инициалами* верхушечной меристемы, растущими в одинаковом темпе под углом в разные стороны. В результате верхушка вильчато раздваивается, образуя две одинаковые оси второго порядка. В свою очередь эти оси раздваиваются, образуя оси третьего порядка и т.д. Это наиболее древний, исходный тип ветвления. Встречается у *водорослей, мхов, плаунов, многих папоротников*.

**Моноподиальное ветвление.** При этом способе верхушечная почка главной оси растет из года в год, иногда в течение всей жизни. От главной оси – *моноподия* (результат работы одной меристемы), имеющего неограниченный верхушечный рост, благодаря деятельности *пазушных почек* отходят боковые оси второго порядка, которые никогда не обгоняют ось первого порядка, дающие оси третьего порядка и т.д., которые также являются *моноподиями*. Моноподиально ветвятся многие *голосеменные* (*ель, лиственница, сосна, пихта*), *хвоицы*, некоторые *пальмы*, некоторые *покрытосеменные* (*дуб, бук, ясень, ольха, осина, подорожник, вербейник обыкновенный, колокольчики* и др.).

Иногда, при отмирании верхушечной почки у древесных растений (при спиливании, поломки верхушки) моноподиальное ветвление нарушается (часто наблюдается у *елей*), в результате чего у них образуется несколько верхушек.



**Рис. 5.2.5.** Типы ветвления побегов.

А – дихотомическое: а – плауна, б – водоросли диктиоты, в – схема;

Б – моноподиальное: а – кипариса, б – бука европейского, в – схема;

В – симподиальное: а – черемухи, б – липы, в – груши, г – сливы, д – схема;

Г – ложнодихотомическое: а – клена татарского, б – сирени, в – схема.

**Симподиальное ветвление.** Возникает из *моноподиального*, при этом верхушечная почка главной оси на определенном этапе отмирает, но начинается усиленное развитие ближайшей *боковой почки*, в результате чего образуется боковой побег, который замещает побег, прекративший рост (т.е. принимает его направление и внешний вид). Затем верхушечный рост этого побега останавливается, и он замещается побегом следующего порядка, возникшего из ближайшей боковой почки (которая становится верхушечной). Возникающая при этом ось представляет собой *симподий*, т.е. результат работы ряда мери-

стем. Данный тип ветвления встречается у большинства покрытосеменных, как древесных (*груша, липа, береза, ива, черемуха, орешник* и др.), так и травянистых растений (*купена, медуница, земляника, копытень, живучка* и др.).

У большинства покрытосеменных растений *моноподиальный* и *симподиальный* типы ветвления комбинируются. Моноподиально ветвящиеся побеги обеспечивают рост, а симподиально ветвящиеся дают цветки и плоды (*яблоня, картофель, баклажан* и др.).

*Ложнодихотомическое ветвление.* Является частным случаем *симподиального*. У деревьев и кустарников с супротивными листьями и почками (*сирень, бузина, конский каштан, свидина* и др.) часто после отмирания верхушки годовичного побега вырастают два супротивных побега замещения из нижележащих боковых почек. Они образуют развилку над отмершей верхушкой, создавая впечатление *дихотомического ветвления*.

#### 4. Функции и типы стеблей

*Стебель* представляет собой осевую часть побега, состоящую из узлов и междоузлий.

Характеризуется отрицательным геотропизмом, положительным фототропизмом, радиальной симметрией, неограниченным верхушечным ростом.

*Стебель* в жизни растений выполняет несколько главных функций:

- *проводящая* – вода с растворенными минеральными веществами перемещается от корневой системы в листья, а органические вещества – из листьев в другие органы растения;

- *опорная (механическая)* – стебель держит на себе всю формирующуюся систему побегов.

А также,

- *запасающая* – в стебле откладываются запасные питательные вещества (*клубни, корневища, стебли кактусов*);

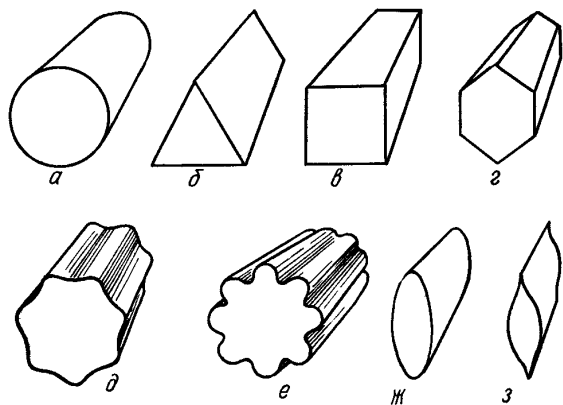
- *ассимиляционная* – молодые стебли, содержащие под эпидермисом хлорофилл, активно участвуют в фотосинтезе;

- *размножение* – стебель является органом вегетативного размножения (*корневища, столоны, клубни*);

- *защитная* – колючки стеблевого происхождения защищают растение от поедания некоторыми животными.

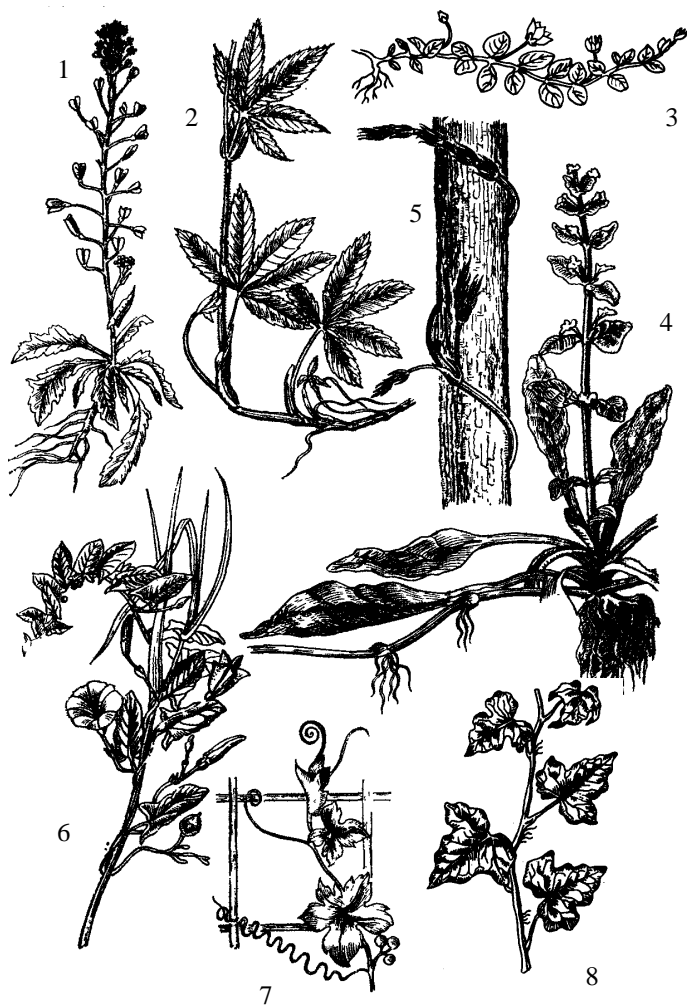
*Стебли растений*, обитающих в разнообразных условиях, отличаются по сравнению с корнем большим разнообразием морфологического строения.

По поперечному сечению *стебли* бывают (рис. 5.2.6): округлыми (*калужница болотная, кипрей, крапива*), сплюснутыми (*мятлик однолетний, мятлик сплюснутый*), угловатыми (*осоки, мята, тыква*), ребристыми (*купырь лесной, сныть обыкновенная*), бороздчатыми (*валериана лекарственная*), крылатыми (*чина лесная, норичник крылатый*) и др.



**Рис. 5.2.6.** Поперечное сечение стебля. а – округлый, б – трехгранный, в – четырехгранный, г – многогранный, д – ребристый, е – бороздчатый, ж – плоский, з – крылатый.

По положению *стебля* в пространстве выделяют (рис. 5.2.7):



**Рис. 5.2.7.** Виды стеблей по характеру роста. 1 – прямостоячий (*пастушья сумка*), 2 – приподнимающийся (*сабельник болотный*), 3 – лежачий (*вербейник монетчатый*), 4 – плети (*живучка ползучая*), 5 – вьющийся по часовой стрелке (*хмель вьющийся*), 6 – вьющийся против часовой стрелки (*вьюнок полевой*), 7 – лазающий при помощи усов (*бриония*), 8 – лазающий при помощи корней-присосок (*плющ обыкновенный*).

- *прямой, или прямостоячий стебель* – занимает вертикальное положение, перпендикулярен к поверхности субстрата (стволы многих деревьев, многочисленные травянистые: *ослиник, зверобой, крапива, пастушья сумка*);

- *восходящий, или приподнимающийся* – стебель с лежащим на субстрате основанием, но с более или менее значительной частью, приподнимающейся кверху (*клевер луговой, сабельник болотный, спорыш птичий, люцерна хмелевая*);

- *лежачий, или стелющийся* – расположен параллельно поверхности субстрата, т.е. прилегает к нему по всей своей длине и не укореняется в узлах (*огурец, арбуз, дыня, вербейник монетчатый*);

- *ползучий* – сходный с лежачим, но укореняющийся в узлах:

- *плети* (*живучка ползучая, клевер ползучий*) – стебель укореняется в каждом узле с образованием розеточных побегов;

- *усы* (*земляника, лапчатка ползучая*) – стебель укореняется только в конечном узле;

- *столоны (картофель, седмичник европейский)* – подземный стебель, заканчивающийся клубнем или луковицей;

- *цепляющийся* – стебель прикрепляется к опоре с помощью прицепок или крючков (*подмаренник цепкий, малина*);

- *вьющийся* – стебель обвивается в виде спирали вокруг опоры (*вьюнок полевой, фасоль, хмель вьющийся, горец вьюнковый*);

- *лазящий (лазающий)* – стебель прикрепляется к опоре с помощью усов (*горох, виноград девичий*) или придаточных корней-прицепок (*плющ обыкновенный*);

- *плавающий* – стебель располагается на поверхности воды, но не укрепляется на дне водоема (*водокрас*) и др.

По внешнему виду, консистенции, механической прочности и особенностям внутреннего строения стебель может быть очень разнообразным.

Все морфологические признаки стебля являются важными диагностическими признаками и используются для определения различных видов растений.

## 5. Анатомическая структура стебля

Побег имеет систему *меристем* (образовательных тканей), поддерживающих нарастание тканей в длину и толщину. Рост побега в длину осуществляется за счет *верхушечной (апикальной) и вставочных (интеркалярных) меристем*, а в толщину – за счет *боковых меристем: прокамбия, камбия, феллогена* и отчасти *перцикла*. На начальных этапах развития побега складывается *первичная анатомическая структура стебля*, сохраняющаяся у *однодольных и споровых* растений в течение всей жизни. У *двудольных и голосеменных* первичная структура довольно быстро нарушается в результате разного рода вторичных изменений (главным образом благодаря деятельности *камбия и феллогена*) и в итоге формируется *вторичное строение стебля*.

Первичная структура стебля складывается по мере дифференциации клеток *верхушечной (апикальной) меристемы*. Самые наружные ее слои преобразуются в *протодерму*, клетки которой формируют первичную покровную ткань – *эпидерму*. На уровне первых *листовых примордиев* (зачатков листьев) из клеток расположенных на периферии и в центре *апекса* формируется *основная меристема*, которая в свою очередь образует *сердцевину* и *первичную кору*. Между ними сохраняются несколько рядов активных меристематических клеток, располагающихся *кольцом*, которое называется *образовательным*. Клетки образовательного кольца в основании молодых зачатков листьев дают начало первичной боковой меристеме – *прокамбию* (в виде пучков или сплошным кольцом). У многих двудольных клетки образовательного кольца, расположенные между тяжами *прокамбия* дифференцируются позднее в паренхимные элементы – *сердцевинные лучи*, соединяющие сердцевину с первичной корой. В стеблях травянистых двудольных растений клетки образовательного кольца, не участвующие в образовании *прокамбия*, дают начало другой меристеме – *перциклу*, который дает начало *паренхиме* или *склеренхиме*.

*Прокамбий* является предшественником первичных проводящих тканей: *первичной флоэмы и первичной ксилемы*. Флоэма начинает формироваться раньше ксилемы. Она закладывается в наружных частях *прокамбиальных* тяжей или *прокамбиального* кольца и развивается центростремительно. Ксилема закладывается во внутренних участках *прокамбия* и развивается центростремительно – навстречу флоэме.

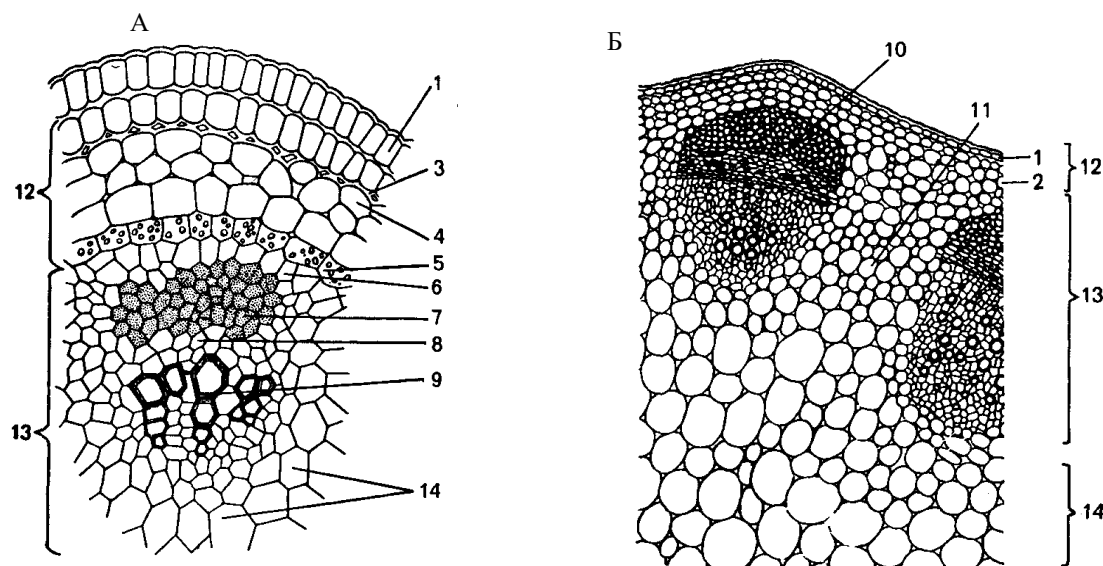
Образовавшиеся из прокамбия *первичные флоэма* и *ксилема* составляют основу *осевого (центрального) цилиндра* или *стелы*.

**Первичное строение стебля.** В стебле, имеющем первичное строение, как и в корне, различают анатомо-топографические зоны:

- *первичную кору*,
- *стелу* (осевой, или центральный, цилиндр).

В отличие от корня *первичная кора* покрыта снаружи вполне типичной *эпидермой* с устьицами. Граница между стелой и первичной корой выражена менее четко, чем в корне, так как внутренний слой коры – *эндодерма* – не столь отчетлива развита. Лишь в корневищах обычно развивается типичная *эндодерма* с поясками Каспари. В эндодерме стебля нередко откладываются крахмальные зерна, поэтому ее называют также *крахмалоносным влагалитцем*.

В состав первичной коры входят основные ткани (например, *хлоренхима*), механические ткани (*колленхима*, *склеренхима*), выделительные ткани (секреторные элементы), а также некоторые другие ткани (рис. 5.2.8).



**Рис. 5.2.8.** Строение молодого стебля двудольных растений.

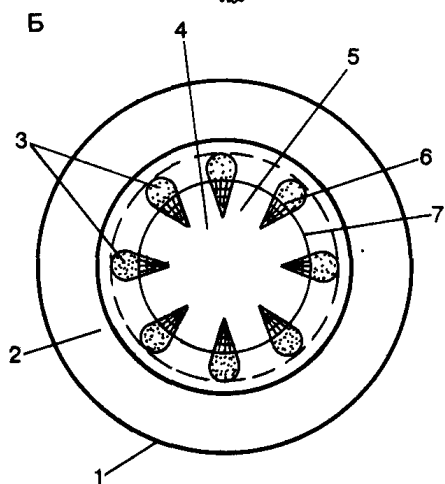
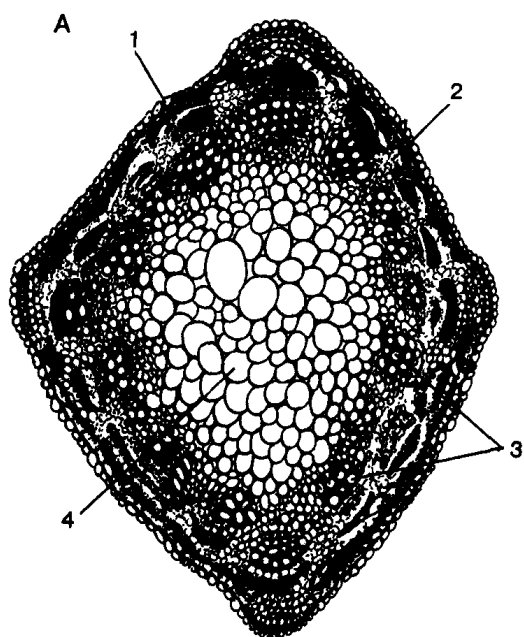
А – пролески; Б – клевера.

1 – эпидермис, 2 – хлоренхима, 3 – колленхима, 4 – паренхима коры, 5 – крахмалоносное влагалитце, 6 – перицикл, 7 – флоэма, 8 – камбий, 9 – ксилема, 10 – склеренхима, 11 – сердцевинный луч, 12 – первичная кора, 13 – центральный цилиндр, 14 – сердцевина.

Вся *стела*, занимающая центральную часть стебля, состоит из *проводящих тканей*, *сердцевины* (иногда она разрушается), *перицикла* (если он имеется) и тех постоянных тканей, которые из него возникают (*паренхима* и *склеренхима*). *Сердцевина* располагается внутрь от проводящей ткани и обычно состоит из относительно тонкостенных паренхимных клеток. В ней часто откладываются запасные питательные вещества. Иногда часть сердцевины разрушается и образуется *полость*.

Для большинства *двудольных* характерна *эустела* – *стела*, главным компонентом которой являются расположенные кольцом *открытые проводящие*

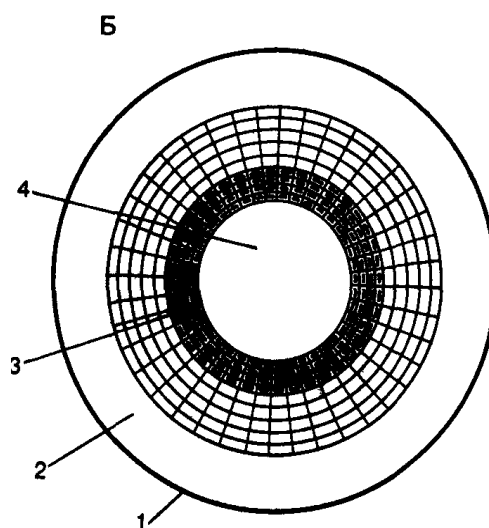
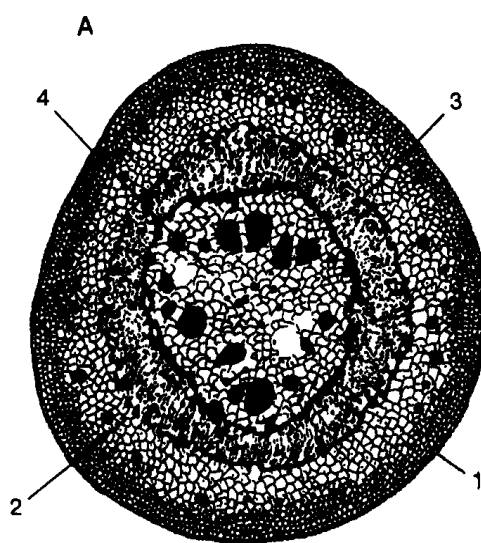
*пучки* (рис. 5.2.9). У многих древесных растений стела непучкового строения (флоэма и ксилема располагаются сплошным кольцом вокруг кольца прокамбия и позднее камбия) (рис. 5.2.10).



**Рис. 5.2.9.** Поперечный срез стебля люцерны.

А – общий вид; Б – схема.

1 – эпидермис, 2 – первичная кора, 3 – проводящие пучки, 4 – сердцевина, 5 – сердцевинный луч, 6 – пучковый камбий, 7 – межпучковый камбий.



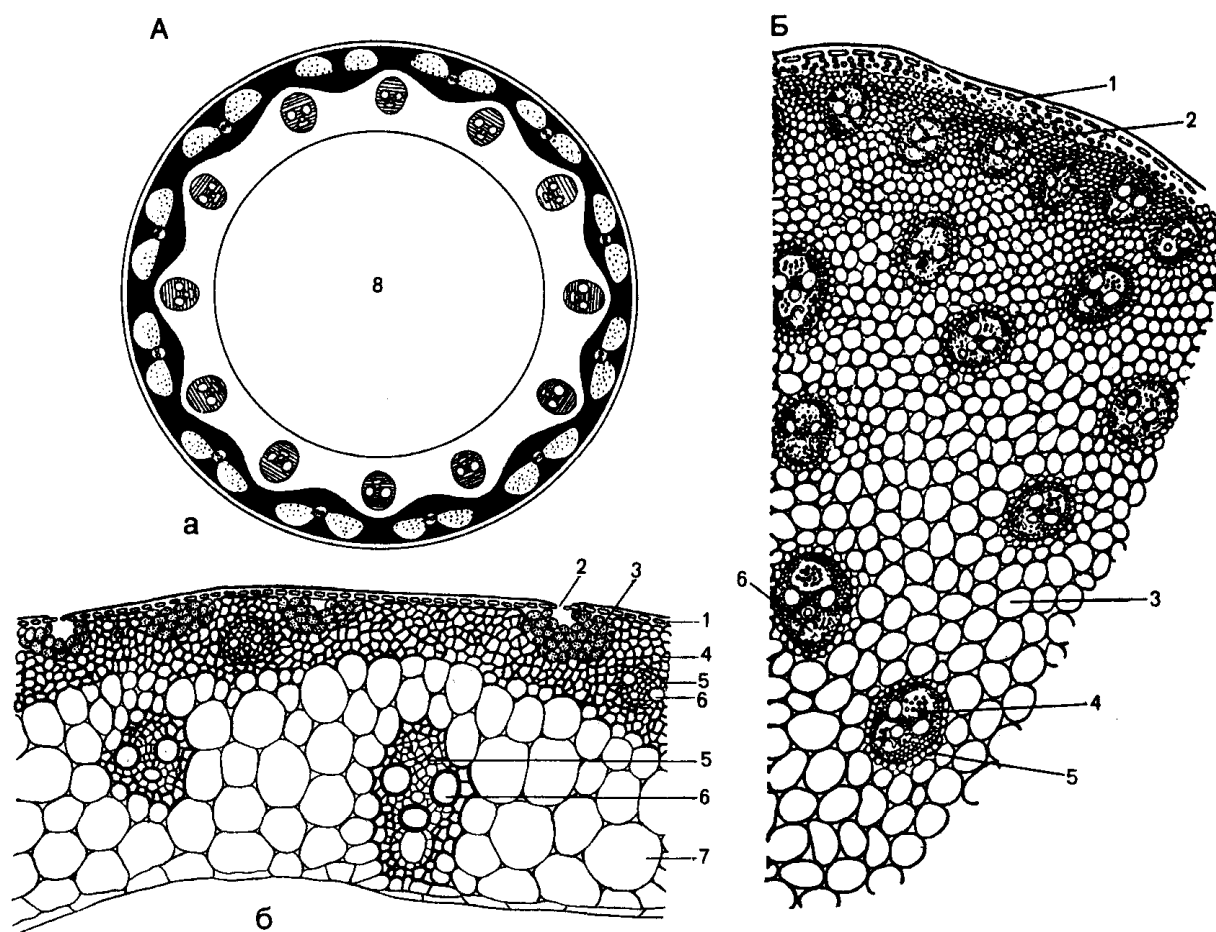
**Рис. 5.2.10.** Поперечный срез стебля липы.

А – общий вид; Б – схема.

1 – эпидермис, 2 – первичная кора, 3 – кольца флоэмы и ксилемы; 4 – сердцевина.

В стебле *однодольных* растений в большинстве случаев многочисленные *закрытые проводящие пучки* (пучки, в которых не возникает камбий) равномерно распределены по всей толще стебля, занятой клетками основной паренхимы (рис. 5.2.11). Хорошо развитой сердцевины здесь нет, а граница центрального цилиндра в связи со слабо развитым перициклом также не ясна. Такая *стела* называется *атактостелой*. Прочность стебля обеспечивается хорошо развитой *склеренхимой* (располагается кольцами). В центре, на месте сердцевины, часто формируются одна или несколько *полостей*.





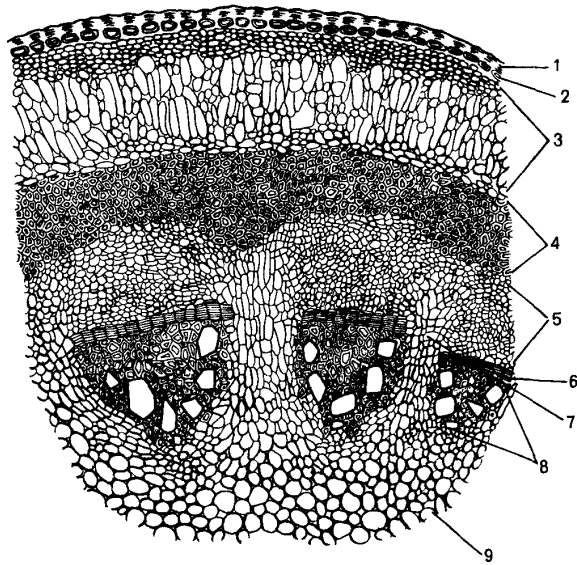
**Рис. 5.2.11. Поперечный срез стебля однодольных растений.**

А – соломина ржи (а – общий вид (схема), б – участок стебля): 1 – эпидермис, 2 – устьица, 3 – хлоренхима, 4 – кольцо склеренхимы, 5 – флоэма, 6 – ксилема, 7 – основная паренхима, 8 – полость стебля.  
 Б – участок стебля кукурузы: 1 – эпидермис, 2 – склеренхима, 3 – основная паренхима, 4 – закрытые проводящие пучки, 5 – склеренхимная обкладка пучка, 6 – лакуна протоксилемы.

У большинства *однодольных* растений *атактостела* сохраняется в течение всей жизни. Вторичная меристема – *камбий* – у них никогда не возникает, поэтому отсутствуют и вторичные проводящие ткани. Утолщение, наблюдаемое у древесвидных однодольных (*пальмы, юкки, драцены, алоэ*), осуществляется благодаря образованию значительных количеств паренхимных клеток, возникающих в результате активности особых внепучковых меристематических клеток, располагающихся по периферии стебля.

**Вторичное строение стебля.** У *двудольных* растений довольно рано возникают вторичные изменения анатомической структуры стебля, которые связаны, главным образом, с активностью *камбия*, отчасти с другой вторичной меристемой – *феллогеном*. У многих видов они начинаются уже у однолетних побегов и чисто внешне это можно заметить по изменению их окраски, которая становится коричневой (образование пробки *феллогеном*).

Вторичные изменения в *центральной цилиндре* начинаются с заложением *камбия*, который возникает из остатков *прокамбия*.

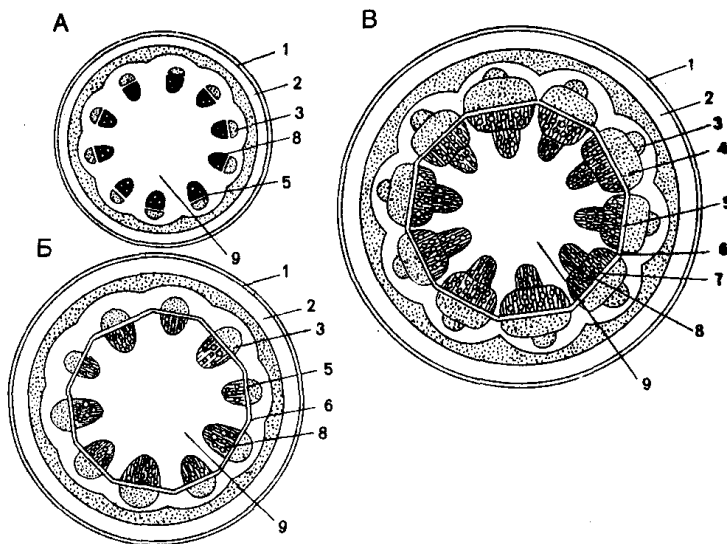


**Рис. 5.2.12.** Стебель кирказона.

1 – кутикула, 2 – эпидермис, 3 – коровая паренхима, 4 – лубяные волокна, 5 – флоэма, 6, 7 – пучковый и межпучковый камбий, 8 – ксилема, 9 – сердцевина.

В недолговечных травянистых стеблях с ограниченным утолщением вначале возникает *межпучковый камбий*, а затем *пучковый*, образуя сплошное камбиальное кольцо, но вторичные проводящие ткани откладываются лишь в пучках, а вне пучков *камбий* образует паренхиму, не отличимую от паренхимы коры и сердцевины, либо механические элементы – формируются *пучковая структура стебля* (рис. 5.2.12). В некоторых случаях *межпучковый камбий* и вовсе не возникает. *Первичная ксилема* «оттесняется» к центру стебля и ее остатки располагаются на границе с сердцевинной. Напротив, *первичная флоэма* оттесняется нарастающей *вторичной флоэмой* к периферии стебля (рис. 5.2.13).

*Первичная кора* в стеблях однолетних побегов травянистых растений в целом изменяется мало. Она становится тоньше в результате растяжения, но, как правило, сохраняется и функционирует; лишь в одревесневающих частях однолетних побегов под *эпидермой*, которая может слущиваться, нередко закладывается *пробка*.



**Рис. 5.2.13.** Схема перехода от первичного к вторичному строению стебля двудольного растения.

А – первичное строение; Б – появление кольца камбия;

В – развитие вторичного строения.

1 – эпидермис, 2 – кора, 3 – первичная флоэма, 4 – вторичная флоэма, 5 – пучковый камбий, 6 – межпучковый камбий, 7 – вторичная ксилема, 8 – первичная ксилема, 9 – сердцевина.

Таким образом, структуру стебля однолетнего травянистого двудольного растения составляют:

- *первичная кора* и ткани, возникшие из *перцикла*;
- *вторичная флоэма* и остатки *первичной флоэмы*;
- *камбий*;
- *вторичная ксилема* и остатки *первичной ксилемы*;
- *сердцевина* (рис. 5.2.13).

В многолетних, длительно утолщающихся стеблях деревьев и кустарников *камбий* образуется в виде непрерывного кольца или в прокамбиальных тяжах возникает вначале *пучковый камбий*, затем между разобщенными его участками закладывается *межпучковый камбий*. В результате деятельности камбия (камбиального кольца) образуются сплошные слои *вторичной ксилемы* и *флоэмы* – формируется *беспучковая структура стебля* (рис. 5.2.14).

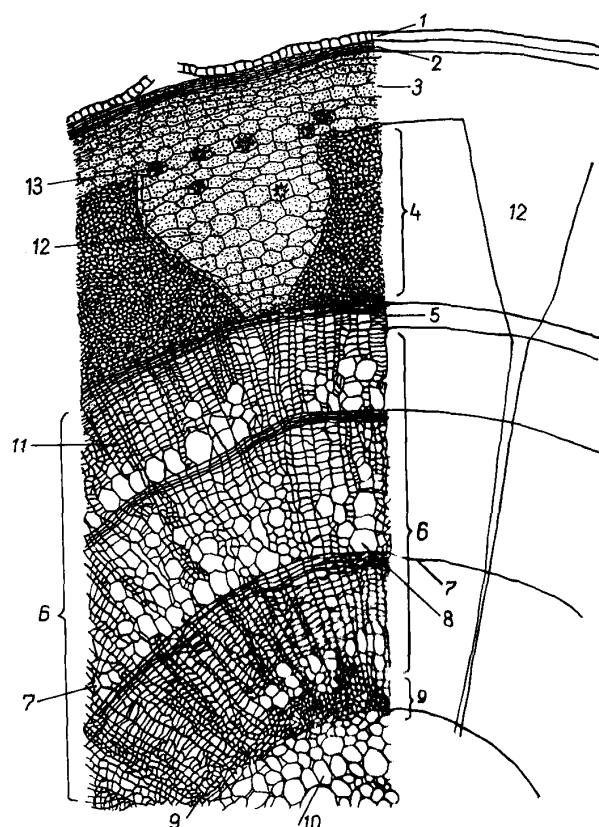
В результате формирования вторичных постоянных тканей черты *эустелы* полностью теряются, одновременно изменяется и структура периферической части стебля.

У древесных и кустарниковых двудольных, а также у хвойных вторичные утолщения могут продолжаться многие годы, причем стволы у некоторых видов достигают несколько метров в диаметре.

Топографически в стебле многолетнего древесного растения можно выделить три основные части: *кору*, *древесину* и *сердцевину* (рис. 5.2.14, 5.2.15).

Граница *кору* и *древесины* проходит по *камбию*. *Кора* включает остатки *эпидермы* (если они сохраняются), весь комплекс *перидермы*, возникший в результате деятельности *феллогена*, остатки *первичной коры*, группы *механических элементов* различного происхождения, располагающихся на границе остатков *первичной коры* и *флоэмы*, и всю массу *флоэмы* (*вторичную и первичную*, если она сохранилась). Позднее *первичная кора* становится совершенно неразличимой, а из наружных слоев *вторичной коры* образуется *корка* (мертвая часть коры, которая постоянно слущивается).

Проводящие и паренхимные элементы *вторичной флоэмы* составляют так называемый *мягкий луб*, а ее механические элементы (лубяные волокна, образованные камбием) – *твердый луб*. Во *вторичной флоэме* можно различить флоэмные участки *первичных и вторичных сердцевинных лучей*. *Первичные лучи* обычно шире *вторичных*, длиннее их и соединяют *сердцевину* с *первичной корой*. Они образуются еще в период формирования *первичной анатомической структуры стебля*. *Вторичные лучи* – результат деятельности *камбия* (рис. 5.2.14). Во *вторичной флоэме* многолетних стеблей функцию проведения осу-

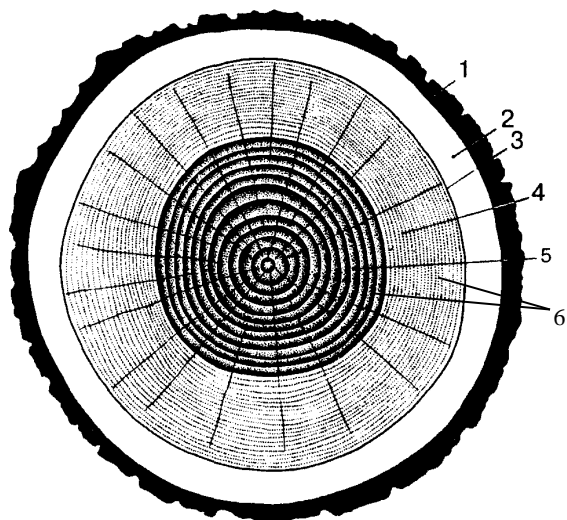


**Рис. 5.2.14.** Строение трехлетней ветки липы.

1 – эпидерма, 2 – перидерма, 3 – первичная кора, 4 – луб, 5 – камбий, 6 – древесина, 7 – граница годовичных колец, 8 – крупные сосуды ксилемы, 9 – первичная ксилема, 10 – сердцевина, 11, 12 – соответственно вторичный и первичный сердцевинные лучи, 13 – дразны.

ществляет самая внутренняя ее часть, обычно не превышающая по толщине 1 мм. Прочие ее части функционируют как запасующие и механические ткани.

*Камбиальная зона*, граничащая с *вторичной флоэмой*, чаще всего представлена несколькими рядами таблитчатых клеток. Ко-внутри от нее находится *вторичная ксилема* с несколькими кольцами прироста, обычно называемая *древесиной*. Ею занята основная масса стеблей многолетних растений. *Ксилема* образует сплошной цилиндр, мощность которого зависит от активности камбия, возраста стебля и ряда экологических факторов (рис. 5.2.14, 5.2.15).



**Рис. 5.2.15.** Поперечный спил дерева.  
1 – корка, 2 – флоэма, 3 – камбий, 4 – заболонь,  
5 – ядро, 6 – годовичные кольца.

У многолетних растений, обитающих в умеренном и холодном климате, *камбий* активен периодически. Он начинает свою деятельность весной и прекращает осенью. Диаметр просвета осенних элементов ксилемы значительно уже, чем весенних. Это одна из причин образования в древесине многих деревьев и части кустарников, так называемых *годовых колец* (рис. 5.2.15). На темп роста *годового кольца* и его ширину значительное влияние оказывают количество атмосферных осадков, температура, освещение. По числу годовичных колец на спиле ствола можно определить возраст дерева.

В стволах ряда деревьев наружные молодые слои древесины, примыкающие к *камбию*, физиологически более активны и носят название *заболони*. Они отличаются более светлой окраской, меньшей механической прочностью, меньшей устойчивостью к поражениям грибами и насекомыми. Самые старые участки древесины расположены ближе к центру стебля. Полости сосудов здесь обычно закупориваются выростами протопластов ближайших паренхимных клеток – *тиллами*, заполняются различными консервирующими веществами и слой за слоем пропитываются *таннидами* (дубильными веществами). В результате эта часть дерева, называемая *ядром*, приобретает определенную окраску, характерную для данной породы (рис. 5.2.15).

**Тема 5.3**  
**МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ.**  
**СТРОЕНИЕ, ФУНКЦИИ И РАЗНООБРАЗИЕ ЛИСТЬЕВ**

*План:*

1. Лист как орган растений.
2. Внешнее строение листьев.
3. Разнообразие листьев и листорасположение.
4. Внутреннее строение листьев.
5. Старение листьев и листопад.

### **1. Лист как орган растений**

**Лист** – один из основных вегетативных органов высших растений, выполняющий в типичном случае функцию воздушного питания.

*Лист* занимает боковое положение на стебле (оси побега).

В жизни растений *лист* выполняет три основные функции:

- *фотосинтез* – образование в хлоропластах при помощи солнечной энергии органических веществ (глюкоза) из простых неорганических соединений ( $\text{CO}_2$  и  $\text{H}_2\text{O}$ ) с выделением свободного кислорода;

- *газообмен* – круговорот газов, выделяемых и поглощаемых при фотосинтезе и дыхании, происходящий во внутренних тканях листа;

Дыхание сопровождается поглощением  $\text{O}_2$  и выделением  $\text{CO}_2$  и энергии в результате окисления органических веществ. Количество  $\text{O}_2$ , выделяемое растением при фотосинтезе, в 10 – 30 раз больше количества  $\text{O}_2$  поглощаемого при дыхании.

- *транспирация* – испарение растениями воды.

Регулируется живыми клетками устьиц. Играет важную роль в поднятии воды по стеблю и охлаждении растений в областях с высокой температурой воздуха (на  $5 - 7^\circ\text{C}$  по сравнению с окружающей средой).

Кроме основных функций, лист у многих растений может выполнять и другие, при этом, как правило, видоизменяясь:

- *запасающая* – листья являются местом накопления питательных веществ (мясистые листья кочана *капусты*, *очитка*, *алоэ*; сочные чешуи луковичы и др.);

- *защитная* – листья защищают части растения от высыхания и загнивания (в почках и луковичах наружные чешуйчатые листья являются защитой для внутренних частей), от поедания животными (колючие листья *татарников*, *бодяков*; колючки листового происхождения у *барбариса*, некоторых *астрагалов* и *кактусов*; колючки прилистникового происхождения у *робинии лжеакации*);

- *прикрепление к опоре* – при помощи усиков и прицепок листового происхождения (*горох*, *чина*);

- *вегетативное размножение* – в редких случаях является органом вегетативного размножения (*бегония*, *сердечник*, *бриофиллум*, *фиалка*).

Эволюционно лист большинства высших растений образовался в результате уплощения и последующего объединения в единое целое групп соседствующих конечных веточек – *теломов* архаичных растений типа *риниофитов* – *макрофилловая* линия эволюции листа. При этом была утеряна способность к длительному верхушечному нарастанию и ветвлению. Лишь у папоротников листья (*вайи*) сохраняют определенную способность к более длительному, чем у прочих растений, росту в длину. Это, очевидно, связано с тем, что листья папоротников возникли в результате уплощения целой системы *теломов*. В некоторых случаях (плауновидные) листья представляют собой выросты стебля (*энации*) и получили название *энационных* – *микрофилловая* линия эволюции.

Первые листовые органы семенных растений – *семядоли* зародыша. Следующие листья формируются экзогенно в виде меристематических бугорков (*примордиев*), возникающих в почке у основания апекса побега.

Достигнув определенных размеров, зеленые ассимилирующие листья живут различное время, что зависит от генетических и климатических факторов: у листопадных деревьев и кустарников умеренного климата, а также у многолетних трав внепочечный период жизни листьев составляет всего 4 – 5 месяцев; от 2 до 5 лет живут листья у ряда так называемых *вечнозеленых* растений субтропиков и тропиков, а также у растений тайги, тундры и высокогорий; у некоторых хвойных представителей продолжительность жизни листьев достигает 15–20 лет и даже до 45 (*сосна остистая* (*Pinus longaeva*), возраст самого растения может достигать 4 900 лет). В течение всей жизни растения растут листья у африканского голосеменного *вельвичии удивительной* (более 100 лет).

*Вельвичия удивительная* – дерево-карлик с двумя супротивными кожистыми ремневидными листьями (длиной 2 – 3 м, иногда до 8 и шириной до 1,8 м) и небольшим стволом (высотой до 50 см и толщиной не более 1 м).

## 2. Внешнее строение листьев

**Лист**, как правило, – плоский дорсо-вентральный (двусторонний) орган.

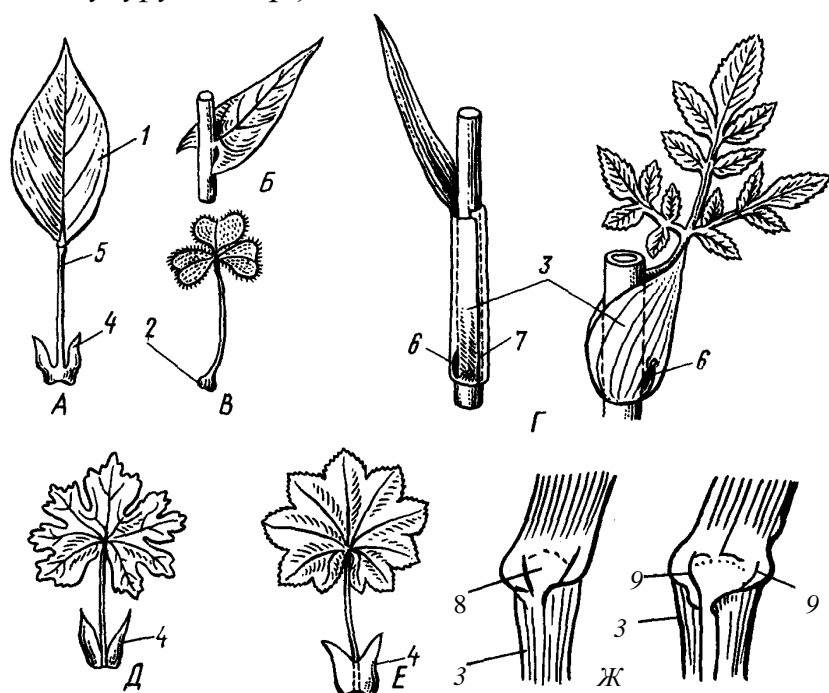
Размеры листьев чаще всего колеблются в пределах от 3 до 10 см, однако известны гигантские листья (вайи) некоторых пальм, достигающие в длину почти 15 м (африканская винная пальма *рафия* (*Raphia vinifera*)) и даже до 20 – 22 м (*Raphia taedigera*, лист достигает до 12 м в ширину с черешком до 4 – 5 м). Крупнейшие листья амазонской кувшинки *виктории королевской* (*Victoria regia*) достигают 2 м 17 см в диаметре. Во флоре Республики Беларусь самые крупные листья (до 1 м ширины) у *борщевика Сосновского* (семейство Зонтичные), достигающего 3 м высоты.

Взрослый лист обычно расчленен на *листовую пластинку* и *черешок* (рис. 5.3.1.).

*Листовая пластинка* представляет собой основную часть нормально развитого зеленого листа, как правило, она расширенная, обычно плоская. Выполняет основные функции листа.

*Черешок* – это суженная часть листа, соединяющая *листовую пластинку* с *основанием* листа (самая нижняя часть листа, сочлененная со стеблем); выполняет опорную и проводящую функции, кроме того, регулирует положение пластинки в пространстве (за счет интеркалярной меристемы). Листья, имеющие

черешок, называются *черешковыми* (клен, осина, сирень, тополь, лютик и др.), не имеющие его – *сидячие* (вероника дубравная, очиток едкий, элодея канадская, кукуруза и др.).



**Рис. 5.3.1.** Лист и его части.

А – черешковый; Б – сидячий; В – с подушечкой в основании; Г – с влагалищем; Д – со свободными прилистниками; Е – с приросшими прилистниками; Ж – с язычком и ушками.

1 – пластинка, 2 – основание, 3 – влагалище, 4 – прилистники, 5 – черешок, 6 – пазушная почка, 7 – интеркалярная меристема, 8 – язычок, 9 – ушки.

Иногда *основание* листа почти незаметно или имеет вид *подушечки* (*кислица обыкновенная*, клены). У некоторых растений (у большинства однодольных – сем. *Злаковые*, *Орхидные*, *Осоковые*) *основание* листа сильно разрастается и, охватывая *узел* побега целиком (а иногда и *междоузлие*), образует *трубку* – листовое *влагалище*, которое защищает стебель и почки от проникновения вредных организмов, от неблагоприятных факторов среды. У представителей семейства *Зонтичные* листовое *влагалище* образуется в результате разрастания основания черешка. Представители сем. *Злаковые* имеют на границе пластинки и влагалища особые выросты – *язычок* (*лигула*) и парные *ушки*.

Часто при *основании* листа заметны разного размера и формы парные боковые выросты – *прилистники* (защищают от неблагоприятных воздействий молодой лист в почке (*липа*, *береза*) или весь зачаточный побег в целом (*клевер*, *фикус*, *чина*); у многих растений они рано опадают). Иногда *прилистники* срастаются между собой, образуя защитный орган – *раструб* (представители сем. *Гречишные*). У некоторых растений (представители сем. *Бобовые* и *Розоцветные*) *прилистники* зеленые, фотосинтезирующие (у *чины безлисточковой* пластинка листа полностью редуцирована, а ее функции выполняют зеленые *прилистники*). У *робинии лжеакации* прилистники превращены в колючки (при этом выполняют защитные функции).

### 3. Разнообразие листьев и листорасположение

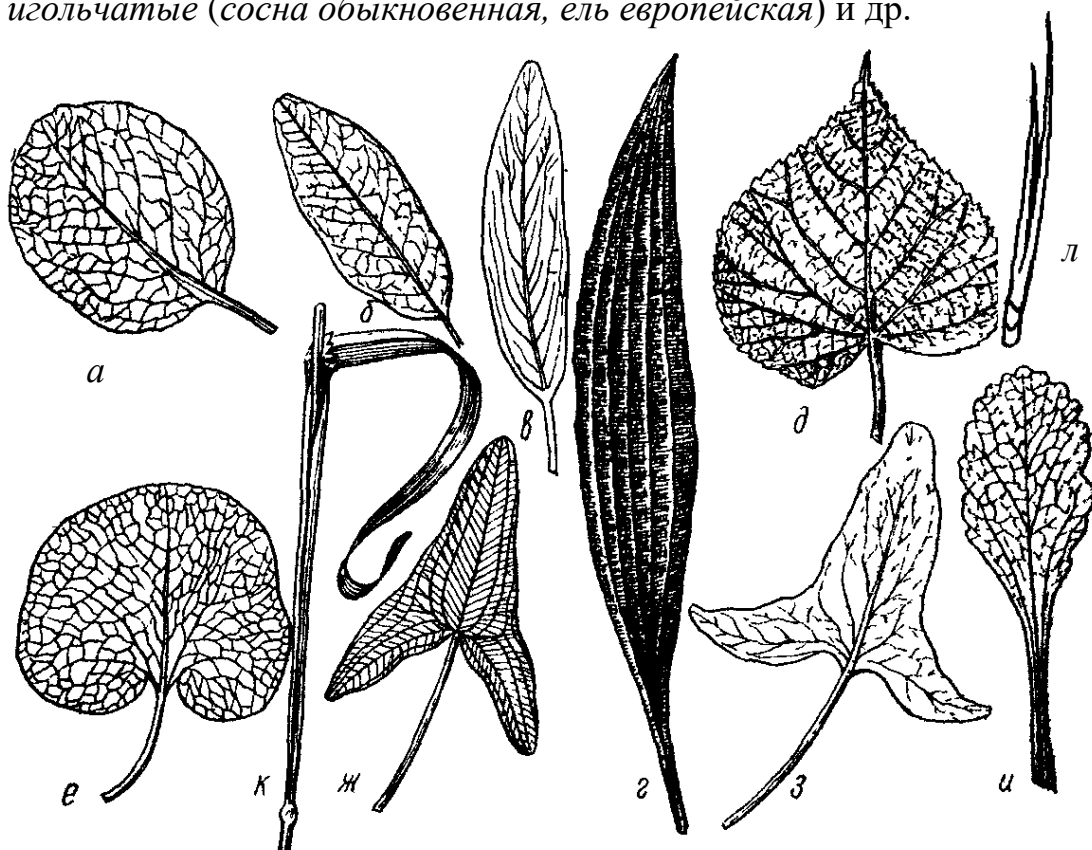
В зависимости от количества листовых пластинок выделяют *простые* и *сложные* листья. Лист называется *простым*, если он имеет одну листовую пластинку. В отличие от простых у *сложных* листьев на одном черешке (*рахисе*)

располагается несколько обособленных пластинок, иногда даже с собственными черешочками.

Простые листья и листочки сложного листа классифицируют по целому ряду признаков.

По форме листовой пластинки различают (рис. 5.3.2, 5.3.3):

- *округлые* (длина и ширина пластинки примерно одинаковы – *осина, груша обыкновенная*);
- *сердцевидные* (с сердцевидным основанием и заостренной верхушкой, длина превышает ширину – *липа мелколистная, сирень*);
- *почковидные* (округлые с тупой выемкой у основания, ширина больше длины – *копытень европейский*);
- *стреловидные* (с острыми лопастями у основания направленными книзу – *стрелолист обыкновенный*);
- *копьевидные* (с острыми лопастями основания, расходящимися в стороны под прямым углом – *щавель малый, вьюнок полевой*);
- *линейные* (продолговатые, длина которых превышает ширину более чем в 10 раз – *тимофеевка луговая, ежа сборная*);
- *игольчатые* (*сосна обыкновенная, ель европейская*) и др.



**Рис. 5.3.2.** Формы листовой пластинки.

а – округлый, б – эллиптический, в – продолговатый, г – ланцетовидный, д – сердцевидный, е – почковидный, ж – стреловидный, з – копьевидный, и – лопатчатый, к – линейный, л – игольчатый.



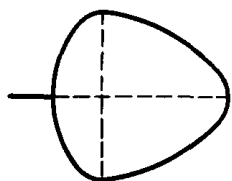
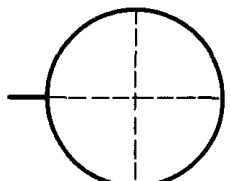
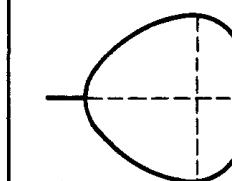
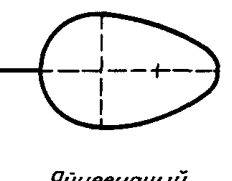
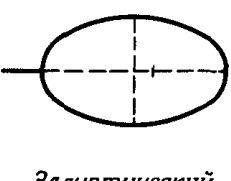
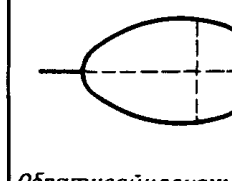
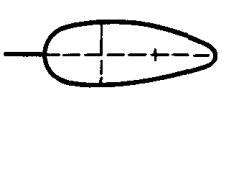
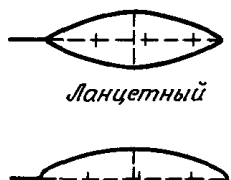
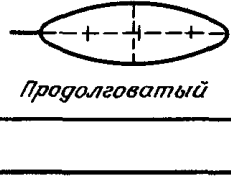
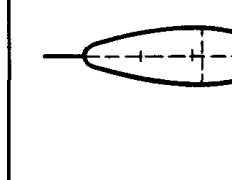
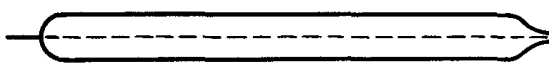
	<i>Наибольшая ширина находится ближе к основанию листа</i>	<i>Наибольшая ширина находится посередине листа</i>	<i>Наибольшая ширина находится ближе к верхушке листа</i>
<i>Длина равна ширине или превышает ее очень мало</i>	 <i>Широкояйцевидный</i>	 <i>Округлый</i>	 <i>Обратно-широкояйцевидный</i>
<i>Длина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

Рис. 5.3.3. Обобщенная схема форм листьев.

Форма листа – важнейший диагностический признак при определении растений. Также важными признаками при морфологической характеристике листа являются форма основания, верхушки, края листовой пластинки, характер жилкования (рис. 5.3.4.).

Формы *верхушки* листовой пластинки: тупая, усеченная, острая, заостренная, остроконечная, выемчатая.

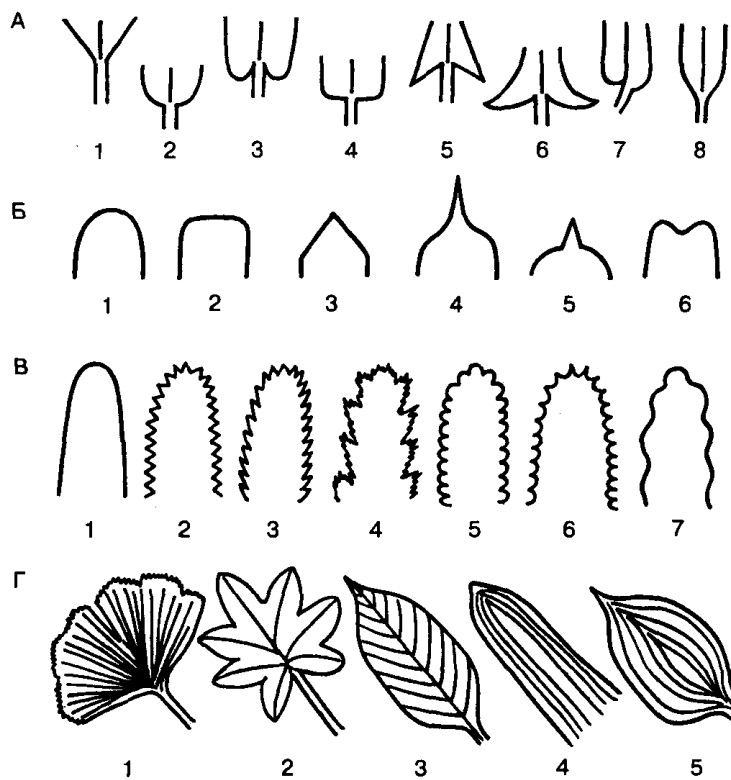
Формы *основания* листовой пластинки: клиновидная, округлая, сердцевидная, усеченная, стреловидная, копьевидная, неравнобокая, суженная.

Формы *края* листовой пластинки: цельный, зубчатый, пильчатый, двоякопильчатый, городчатый, выемчатый, волнистый.

По характеру жилкования.

Выделяют следующие виды *жилкования* (система пучков в листовых пластинках):

- *дихотомическое* – жилки ветвятся вильчато (у большинства папоротников и примитивных семенных, например, *гинкго двулопастный*);



**Рис. 5.3.4. Морфологические признаки листовой пластинки**

А – форма основания: 1 – клиновидная, 2 – округлая, 3 – сердцевидная, 4 – усеченная, 5 – стреловидная, 6 – копьевидная, 7 – неравнобокая, 8 – суженная.

Б – форма верхушки: 1 – тупая, 2 – усеченная, 3 – острая, 4 – заостренная, 5 – остроконечная, 6 – выемчатая.

В – форма края: 1 – цельный, 2 – зубчатый, 3 – пильчатый, 4 – двоякопильчатый, 5 – городчатый, 6 – выемчатый, 7 – волнистый.

Г – жилкование: 1 – дихотомическое, 2 – пальчатое, 3 – перистое, 4 – параллельное, 5 – дуговое.

- *пальчатое* – от одной главной жилки сверху отходят одна или несколько пар боковых (клен);

- *перистое (сетчатое)* – от одной главной жилки под углом отходят боковые (ольха, береза, ива, груша);

- *параллельное* – многочисленные жилки тянутся параллельно друг другу (злаки);

- *дуговое* – жилки от основания до верхушки пластинки проходят дугой (ландыш, майник, подорожник);

- *простое* – листовую пластинку пронизывает только одна жилка (сосна, ель, элодея канадская).

В зависимости от расчленения листовой пластинки выделяют (рис. 7.5.):

- *лопастные* – с лопастями с менее чем половина ширины полуластинки: тройчато- (печеночница благородная), пальчато- (калина обыкновенная, клен остролистный), перистолопастные (дуб обыкновенный, лапчатка серебристая);

- *раздельные* – с долями глубже половины ширины полуластинки: тройчато- (пустырник пятилопастной, ветреница дубравная), пальчато- (борец, герань лесная), перистораздельные (крестовник Якова, одуванчик лекарственный);

- *рассеченные* – с сегментами достигающими до основания центральной жилки или основания листовой пластинки: тройчато- (лютик ползучий), пальчато- (герань луговая, лютик едкий), перисторассеченные (чистотел большой, пижма обыкновенная, полынь обыкновенная).

В зависимости от расположения листочков на рахисе сложные листья подразделяют на (рис. 5.3.5.):


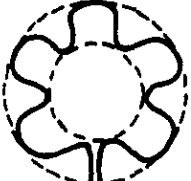
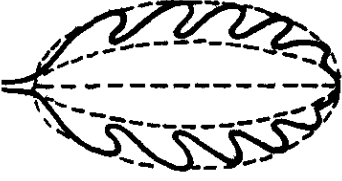


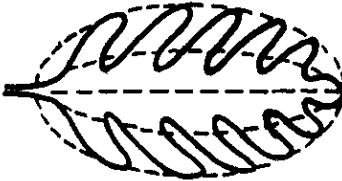


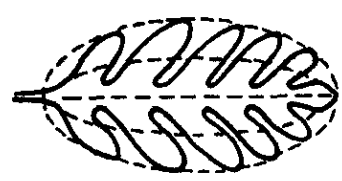


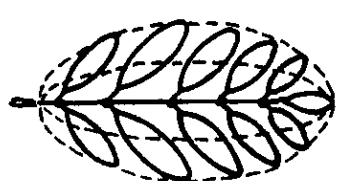
		тройчато-	пальчато-	перисто-
Простые листья	лопастной менее чем до половины ширины полуластинки		с лопастями 	
	раздельный глубже половины ширины полуластинки		с долями 	
	рассеченный до основания		с сегментами 	
	Сложные листья Листочки на черешочках с сочленениями		с листочками 	

Рис. 5.3.5. Расчленение пластинки простого листа и типы сложных листьев.

- *пальчатосложные* – листочки располагаются на верхушке рахиса в одной плоскости (*конский каштан, люпин многолистный*);

- *перистосложные* – листочки располагаются по всей длине рахиса друг против друга: если рахис заканчивается одним листочком – *непарноперистосложный* лист (*ясень, рябина, акация белая, шиповник*), если рахис заканчивается двумя листочками, либо усиками, шипиками – *парноперистосложный* лист (*чина весенняя, горох*);

- *тройчатосложные* – листочков только три (*клевер, кислица, земляника*).

Форма и размеры листьев у данного вида растения не являются абсолютными и постоянными. Лист – очень пластичный орган, который с легкостью реагирует на изменение условий окружающей среды (освещенность, влажность и т.д.).

Форма и размеры листьев, их функции могут существенно отличаться даже у одного побега (обычно отличают три категории листьев: *нижние, средние и верхние*).

У некоторых растений (*лютики, колокольчик круглолистный, короставник полевой*) и особенно водных (*стрелолит обыкновенный, кубышка жел-*

тая), средние листья отличаются между собой по форме, размерам, расчлененности и другим признакам. Это явление получило название *гетерофиллии*, или *разнолистности* (рис. 5.3.6.).



**Рис. 5.3.6. Разнолистность.**

а – короставник полевой, б – стрелолист обыкновенный

В размещении листьев на стебле наблюдается определенная закономерность, благодаря которой достигается равномерная нагрузка в распределении



**Рис. 5.3.7. Расположение листьев на стебле.**

А – очередное, Б – супротивное, В – мутовчатое.

листьев на растении и в значительной степени исключается взаимное затенение.

*Листорасположение* – порядок размещения листьев на стебле.

Различают три основных типа *листорасположения* (рис. 5.3.7.):

- *очередное, или спиральное* – каждый узел несет только один лист (*береза, черемуха, яблоня*);

- *супротивное* – от каждого узла отходит по два листа – один напротив другого (представители сем. *Губоцветные, сирень, бузина, клен*);

- *мутовчатое* – от одного узла отходит более двух листьев (*элодея канадская, вороний глаз четырехлиственный, вербейник обыкновенный*).

Также выделяют *двурядное (супротивно-очередное)* – листья располагаются по одному на каждом узле, но обязательно на противоположной стороне оси (*ирисы, злаки, гастерия*).

Тип *листорасположения* – наследственный признак. Однако в процессе развития побега на *листорасположение* могут оказывать влияние внешние факторы, и, прежде всего, условия



Рис. 7.8. *Листовая мозаика у плюща.*

освещения. Стебель может закручиваться вокруг собственной оси, могут изгибаться черешки листьев, пластинки листа приобретают различные размеры. В результате листья размещаются в пространстве таким образом, что не затеняют друг друга и в совокупности образуют сплошной зеленый экран, воспринимающий падающие солнечные лучи. Такое расположение листьев по отношению к источнику света называют *листовой мозаикой* (*липа, плющ, копытень, вяз*) (рис. 5.3.8.).

торы, и, прежде всего, условия освещения. Стебель может закручиваться вокруг собственной оси, могут изгибаться черешки листьев, пластинки листа приобретают различные размеры. В результате листья размещаются в пространстве таким образом, что не затеняют друг друга и в совокупности образуют сплошной зеленый

#### 4. Внутреннее строение листьев

Важнейшей частью пластинки листа является *мезофилл*, с помощью которого осуществляется фотосинтез (рис. 5.3.9., 5.3.10.). Остальные ткани обеспечивают нормальную работу *мезофилла*. *Эпидерма*, покрывающая лист плотным слоем, регулирует газообмен и транспирацию, защищает лист от внешних воздействий и проникновения микроорганизмов. Система разветвленных *проводящих пучков*, составляющих основу жилкования листа, снабжает *мезофилл* водой и растворами солей, а также обеспечивает отток органических веществ, образовавшихся в результате ассимиляции. *Механические ткани* листа – *склеренхима* различных типов и *колленхима* – обеспечивают ему определенную прочность.

*Эпидермис* является самым наружным слоем клеток листа, который сохраняется в течение всей его жизни. Представляет собой первичную покровную комплексную ткань, состоящую из:

- *основных эпидермальных клеток* – расположены плотно, без межклетников; живые; хлоропласты в них обычно отсутствуют (имеются у части водных растений); таблитчатые, разнообразны в очертаниях; обычно наиболее сильно утолщена наружная стенка, а боковые и внутренние – тонкие; иногда в них встречаются кристаллы, а у многих злаков пропитаны кремнеземом;

- *устьиц* – высокоспециализированные образования, состоящие из двух замыкающих клеток и *устьичной щели* между ними; стенки замыкающих клеток утолщены неравномерно: направленные к щели (брюшные) толще стенок, направленных от щели (спинных); под щелью располагается *дыхательная, или воздушная полость*, окруженная клетками мякоти листа; клетки эпидермы, примыкающие к замыкающим, получили название *побочных или околоустьичных* (они участвуют в движении замыкающих клеток); замыкающие и побочные клетки образуют *устьичный аппарат*. *Устьица* могут встречаться на обеих сторонах листа, но обычно более многочисленны на нижней поверхности (у

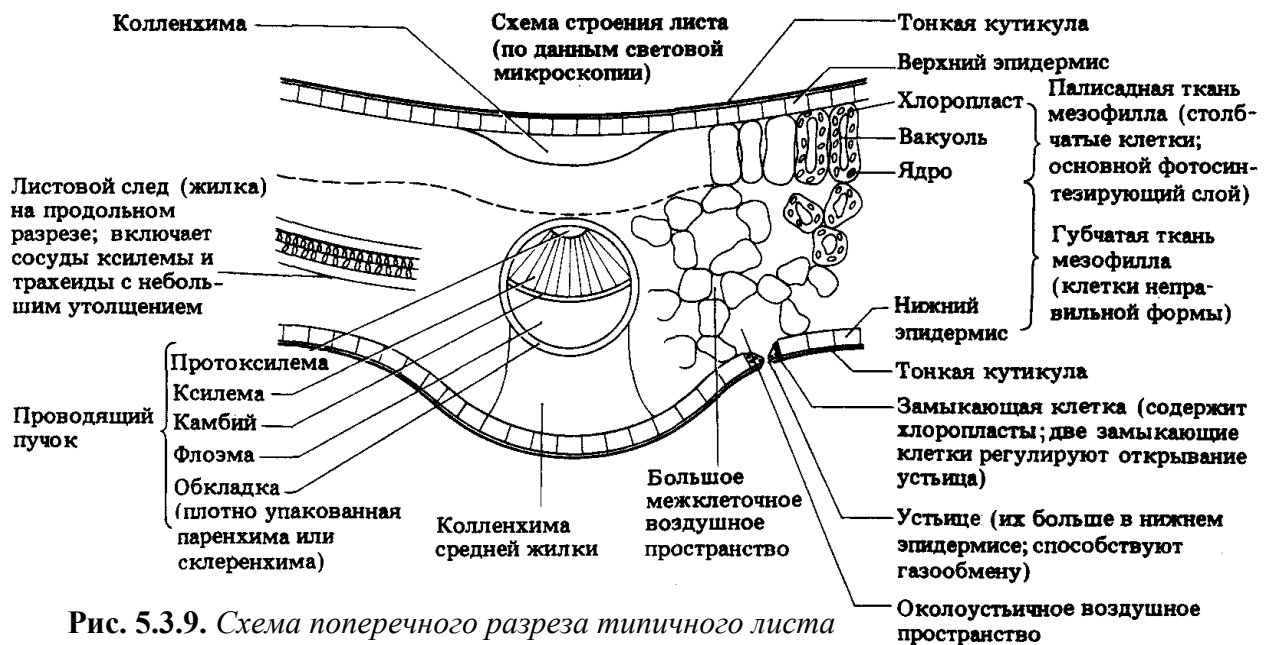


Рис. 5.3.9. Схема поперечного разреза типичного листа двудольного растения.

плавающих на поверхности воды листьев – только на *верхней эпидерме*, а на погруженных листьях – совсем отсутствуют). В ночные часы, а также днем, при недостаточном водообеспечении, *устьичная щель* закрывается благодаря понижению тургора в *замыкающих клетках*. С повышением тургора *устьице* открывается. Таким образом происходит регуляция газообмена и транспирации;

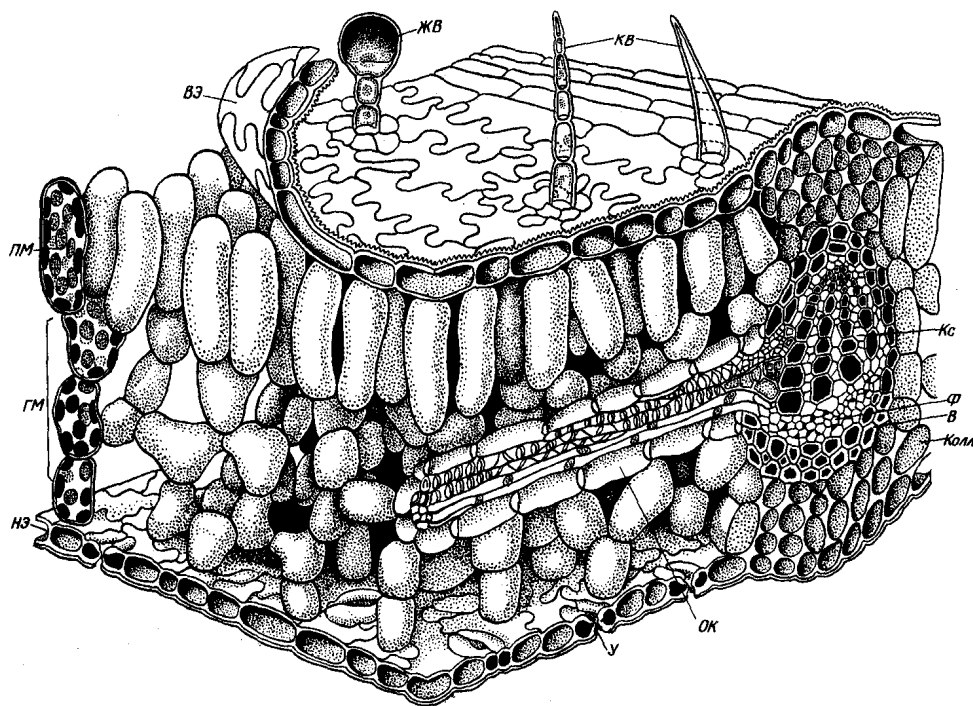
- *трихом* – выростов эпидермиса в виде различного типа волосков, чешуек, железок, нектарников: *кроющие волоски* образуют на растении различной густоты опушение, предохраняющее от избыточной транспирации или изредка, напротив, ускоряющее ее; *железистые трихомы* (железки, нектарники) являются элементами секреторных тканей.

У большинства растений *эпидермис* однослойный (исключение – *фикус*).

Эпидермис листьев часто покрыт *кутикулой* (слоем жирового вещества – кутина), снижающей потери воды. Иногда покрывается и восковым налетом. Кутикула и восковой налет лучше развиваются на верхней стороне листа, которая больше освещается и сильнее нагревается.

У некоторых растений под *эпидермой* образуется слой клеток, усиливающих прочность листа – *гиподерма*. Стенки этих клеток часто утолщаются и выполняют механическую функцию, а у растений засушливых мест защищают от излишнего испарения. *Гиподерма* может быть однослойной (*сосна обыкновенная*), двух- и трехслойная (южные виды *сосен*).

**Мезофилл** (основная хлорофиллоносная паренхима) расположен между верхним и нижним *эпидермисом*. В листе выполняет следующие функции: фотосинтез, газообмен и транспирацию. Состоит из живых клеток с тонкими оболочками. Благодаря многочисленным *хлоропластам* мезофилл окрашен в зеленый цвет. Чаще всего дифференцируется на две ткани – *палисадную (столбчатую)* и *губчатую*.



**Рис. 5.3.10.** Полусхематическое объемное изображение части листовой пластинки.

В – волокна склеренхимы; ВЭ – верхняя эпидерма; ГМ – губчатый мезофилл; ЖВ – железистый волосок; КВ – кроющий волосок; Колл – колленхима; Кс – ксилема; НЭ – нижняя эпидерма; ОК – обкладочные клетки пучка; ПМ – палисадный мезофилл; У – устьице; Ф – флоэма.

Клетки *столбчатого мезофилла* плотно сомкнуты (однако межклетники все же есть), имеют продолговатую форму и располагаются перпендикулярно поверхности листа. Содержат около 75 % хлоропластов листа (располагаются вдоль оболочек). Основная функция – *ассимиляция*  $\text{CO}_2$ . Располагаются в один или несколько рядов (у светолюбивых) обычно на верхней стороне листа (у *ксерофитов* часто с обеих сторон).

*Губчатую* паренхиму составляют клетки относительно округлые с большими межклетниками, через которые свободно осуществляется газообмен: днем  $\text{CO}_2$  через *устьица* нижнего эпидермиса ( $\text{CO}_2$  выделяется в основном из почвы в результате жизнедеятельности почвенных организмов) попадает в межклетники *губчатого мезофилла* и разносится по всем тканям листа;  $\text{O}_2$  выделяемый при фотосинтезе по межклетникам поступает к устьицам, а через них – в атмосферу. В *губчатой ткани*, помимо газообмена и транспирации, происходит и ассимиляция.

У некоторых растений листья обладают *однородным мезофиллом*, не дифференцированным на *столбчатую* и *губчатую* паренхиму. Это наблюдается у листьев, которые занимают вертикальное положение и одинаково освещаются как с нижней, так и с верхней стороны (представители сем. *Ирисовые*, *Осоковые*, *Лилейные*, некоторые *Злаки*).

В листьях хвойных (*сосна*, *ель*) мезофилл представлен *складчатой паренхимой* – оболочки клеток образуют многочисленные складки в полость клетки,

что увеличивает поверхность клеточных оболочек, а, следовательно, и количество хлоропластов.

**Проводящие ткани** составляют основу *жилок* листа, которые густо пронизывают *мезофилл* и непосредственно связаны с проводящей системой стебля. *Жилки* содержат *ксилему* и *флоэму*, имеющие, как правило, первичное происхождение (пучки коллатеральные закрытого типа; средние, а иногда и другие крупные *жилки* у некоторых двудольных и у голосеменных способны к вторичному росту – пучки открытого типа). *Ксилема* ориентирована в сторону морфологически верхней, а *флоэма* – морфологически нижней поверхности листа.

Крупные жилки окружены паренхимой, содержащей мало хлоропластов, а мелкие – одним и более слоями плотно сомкнутых клеток, образующих *обкладку проводящего пучка*, которая регулирует передвижение веществ.

Главную роль в снабжении листа растворами солей, водой и в оттоке образующихся в нем пластических веществ играют *мелкие жилки*, которые полностью погружены в *мезофилл*.

**Механические ткани** листа выполняют роль арматуры и противостоят его разрыву и раздавливанию. Сам *эпидермис* в значительной мере обеспечивает прочность листа на разрыв благодаря плотному расположению своих клеток и наличию *кутикулы*. Прочность *эпидермиса* усиливается *гиподермой* (особая форма *колленхимы*, выполняющая наряду с механической функцию дополнительной защиты листа от излишнего испарения, например в хвое *сосны*). Однако главной арматурой листа являются *склеренхимные волокна*, отдельные *склереиды* и *тяжи колленхимы*.

Волокна *склеренхимы* часто входят в состав крупных проводящих пучков, располагаясь или сверху и снизу, или вокруг пучка. У однодольных растений иногда клетки *склеренхимы* располагаются также по краю листа.

Склеренхима – наиболее важная механическая ткань, клетки которой имеют прозенхимную форму и представляют собой *волокна*, длинные, плотно расположенные, с заостренными концами и утолщенной, чаще всего одревесневшей оболочкой (клетки мертвые).

*Колленхима* часто присутствует в крупных жилках или по краю листа под *эпидермисом*, предохраняя его от разрыва.

*Колленхима* – механическая ткань, клетки которой, имеющие прозенхимную форму, характеризуются неравномерным утолщением стенок (живые). Широко распространена у двудольных.

*Склереиды* в листьях с сочным многослойным мезофиллом выполняют функцию распорок. В листьях камелии одиночные *склереиды* представлены особой формой – *идиобластами* (опорные клетки), несущими на себе всю тяжесть сочной хлоренхимы.

*Склереиды* – клетки самой разнообразной формы, с равномерно утолщенными слоистыми стенками, пронизанными простыми, нередко ветвистыми порами (разновидность склеренхимы); живое содержимое, как правило, отмирает.



## 5. Старение листьев и листопад

Активный фотосинтез ведет к довольно быстрому *старению* листьев и, в конце концов, к их отмиранию и опадению. Интенсивность фотосинтеза и дыхания в стареющем листе постепенно снижается. Снижается в тканях листа и содержание белкового азота и РНК. Гидролиз преобладает над синтезом веществ; в клетках накапливаются конечные продукты распада (кристаллы оксалата кальция). Наиболее ценные минеральные и органические соединения выводятся из листьев и откладываются в запасных тканях стебля или корня.

Видимый признак *старения* листа – изменение окраски (покраснение или пожелтение), связанное с деградацией хлоропластов и разрушением *хлорофилла*, при этом демаскируются *каротиноиды* (*каротины* – оранжево-красные, *ксантофиллы* – желтые), которые являются более стойкими и сохраняются дольше. У некоторых растений в клеточном соке накапливается и *антоциан* (обеспечивает красновато-багряный цвет), который меняет свою окраску в зависимости от рН среды (в щелочной среде приобретает голубовато-синюю окраску, а в кислой – розово-пурпуровую). У некоторых растений (*ольха, сирень*) листья сохраняют зеленый цвет до отмирания.

Массовое опадение листьев получило название *листопада*. У *вечнозеленых* растений *листопад* приурочен к началу интенсивного роста новых побегов из почек (у наших хвойных – *весной*). У *листопадных* деревьев и кустарников опадение листьев на зиму связано с изменением длины дня – своего рода биологических часов, сигнализирующих растениям о приближении осени.

Значение листопада:

- уменьшается испаряющая поверхность растения, что необходимо в условиях осенне-зимнего физиологического дефицита влаги;
- снижается опасность поломок облиственных ветвей от тяжести снега;
- опавшая листва защищает семена и корни деревьев и кустарников от вымерзания, а также защищает зимой животных;
- находящиеся в листьях органические и минеральные вещества удобряют почву;
- происходит вывод из растительного организма конечных продуктов жизнедеятельности.

В процессе старения близ основания листьев закладываются легко расслаивающиеся клетки так называемого *отделительного слоя*. По этому слою листья отделяются (достаточно небольшого ветерка), оставляя на месте отделения листовой рубец, который прикрывается слоем пробки.

**Тема 5.4**  
**МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ.**  
**МЕТАМОРФОЗЫ ПОБЕГА. ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ**

*План:*

1. Основные видоизменения (метаморфозы) побега.
2. Вегетативное размножение растений.

**1. Основные видоизменения (метаморфозы) побега**

Наряду с основными функциями побег может выполнять и другие: отложение запасных веществ, вегетативное размножение и т.д. Одновременно со сменой функций могут меняться облик побега и характер его роста. Чаще всего *метаморфозу* подвергаются листья, реже стебли, а иногда и почки.

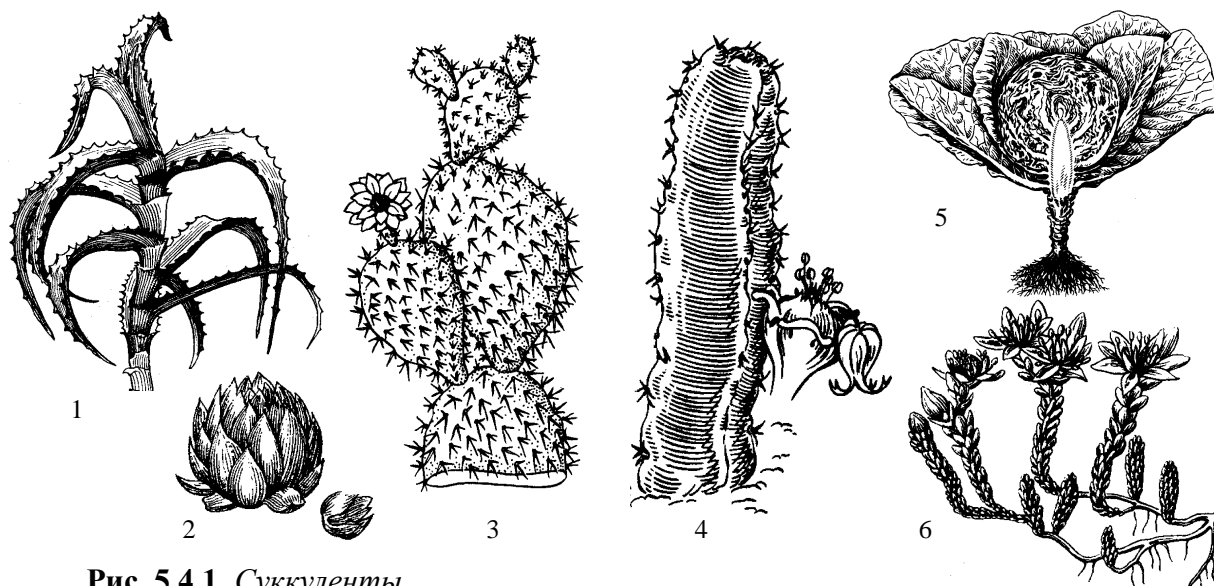
**Надземные побеги**

**Суккулентные органы.** Суккулентами называют растения с сочными тканями, специализированными для запасания воды и растворенных в ней веществ. Бывают (рис. 5.4.1.):

- *листовые* – представители сем. *Толстянковые* (*очиток едкий*, *молодило отпрысковое*), виды рода *алоэ*;

- *стеблевые* – большинство представителей сем. *Кактусовые* (например, *опунция*, *карнегия*, *эхинопсис*, *хатиора*), многие представители сем. *Молочайные* (*молочай ядовитый*, *молочай трехгранный*). Образование суккулентного стебля обычно ведет к потере или резкому метаморфозу листьев, а сочный стебель играет ассимиляционную и запасную роль;

- *почки* – кочан у *капусты огородной*.



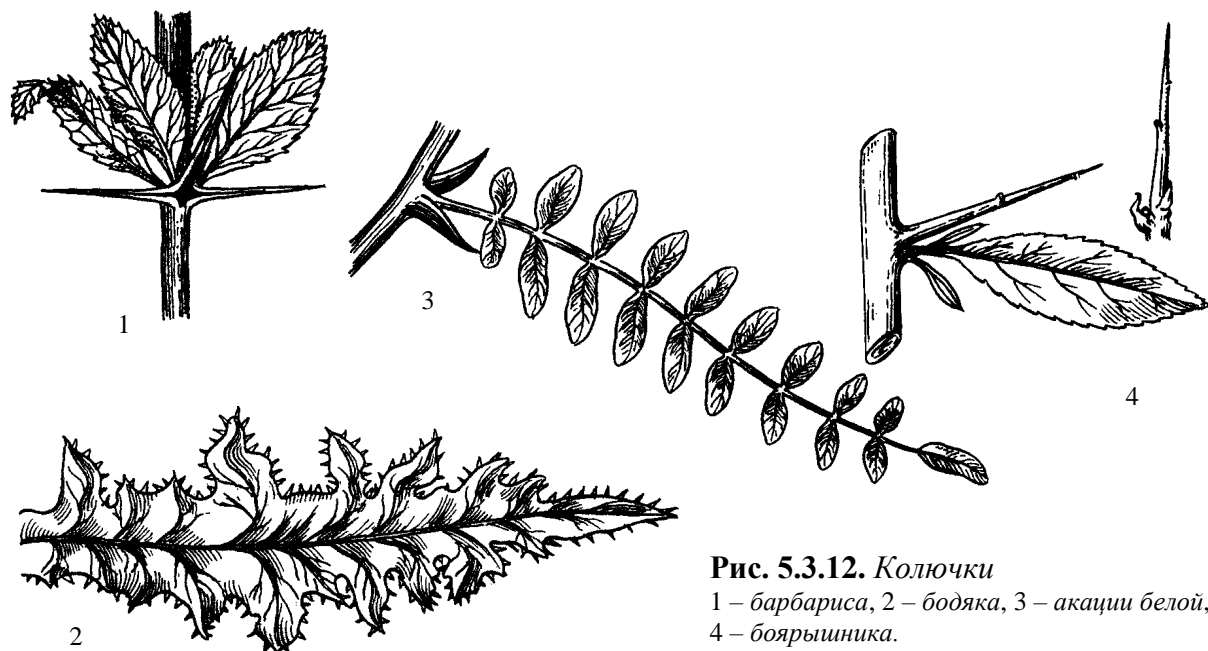
**Рис. 5.4.1.** Суккуленты.

1 – алоэ; 2 – молодило; 3 – кактус *опунция*; 4 – *молочай*; 5 – *капуста*; 6 – *очиток*.

**Колючки.** Предохраняют растение от поедания животными, от излишнего испарения (рис. 5.4.2.):

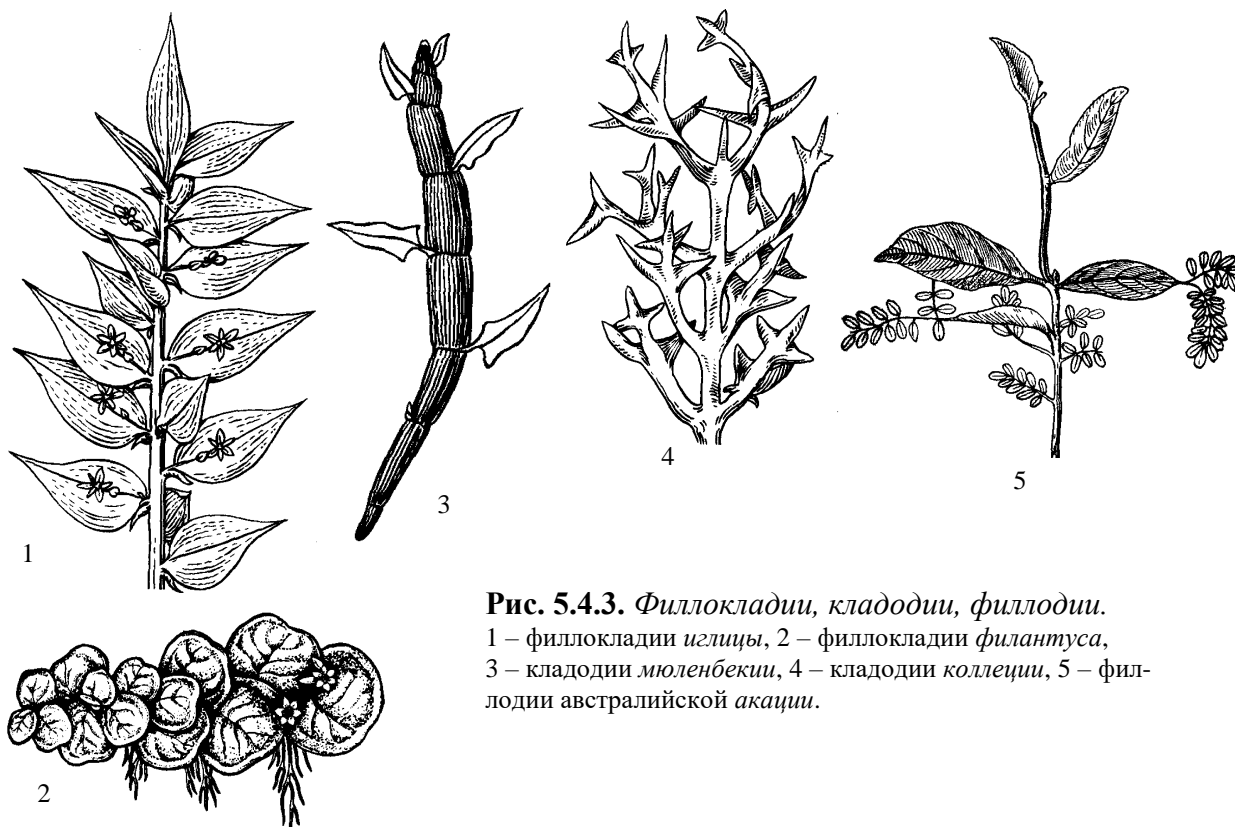
- *листовые* – кактусы, барбарис – весь лист; *робиния лжеакация* – прилистники; *осот*, *бодяк*, *чертополох* – окончания листовых жилок по краю листовой пластинки;

- *стеблевые* – возникают в пазухе листа и представляют собой укороченный побег с заостренной верхушкой (*дикая яблоня*, *груша*, *боярышник*, *крушина*).



**Рис. 5.3.12. Колючки**  
1 – барбариса, 2 – бодяка, 3 – акации белой, 4 – боярышника.

Видоизменение побега часто связано с его уплощением и превращением в **лиstopодобный фотосинтезирующий орган** (рис. 5.4.3.):



**Рис. 5.4.3. Филлокладии, кладодии, филлодии.**  
1 – филлокладии *иглицы*, 2 – филлокладии *филантуса*, 3 – кладодии *мюленбекии*, 4 – кладодии *коллещии*, 5 – филлодии *австралийской акации*.

- *филлокладии* – листоподобные стебли или целые побеги (только боковые), находящиеся в пазухах чешуевидных листьев, растут ограниченно. По их краям развиваются цветки (на настоящих листьях этого не бывает) – *иглица*, *филлантус* (молочайные), *эпифиллум* (кактус);

- *кладодии* – уплотненные стебли, долго растущие в длину: *мюленбекия плоскочеточная* (гречишные), *коккулус Балфура* (лунносемянниковые), *коллекция* (крушиновые);

- *филлодии* – уплотненные черешки листа в виде листовой пластинки: у австралийских *акаций*, бразильских *кислиц*. Отличаются ксероморфным строением и обычно ориентированы ребром к солнцу.

**Усики** – боковые видоизмененные побеги (или листья) лазящих растений, которые выполняют функцию прикрепления к опоре. Долго сохраняют верхушечный рост, а поэтому способны поддерживать в вертикальном состоянии тонкий, слабый стебель (рис. 5.4.4.):

- *листовые* – *горох* и *горошки* (верхняя часть листьев), *чина безлисточковая* (целиком листовая пластинка), род *смилакс* (прилистники);

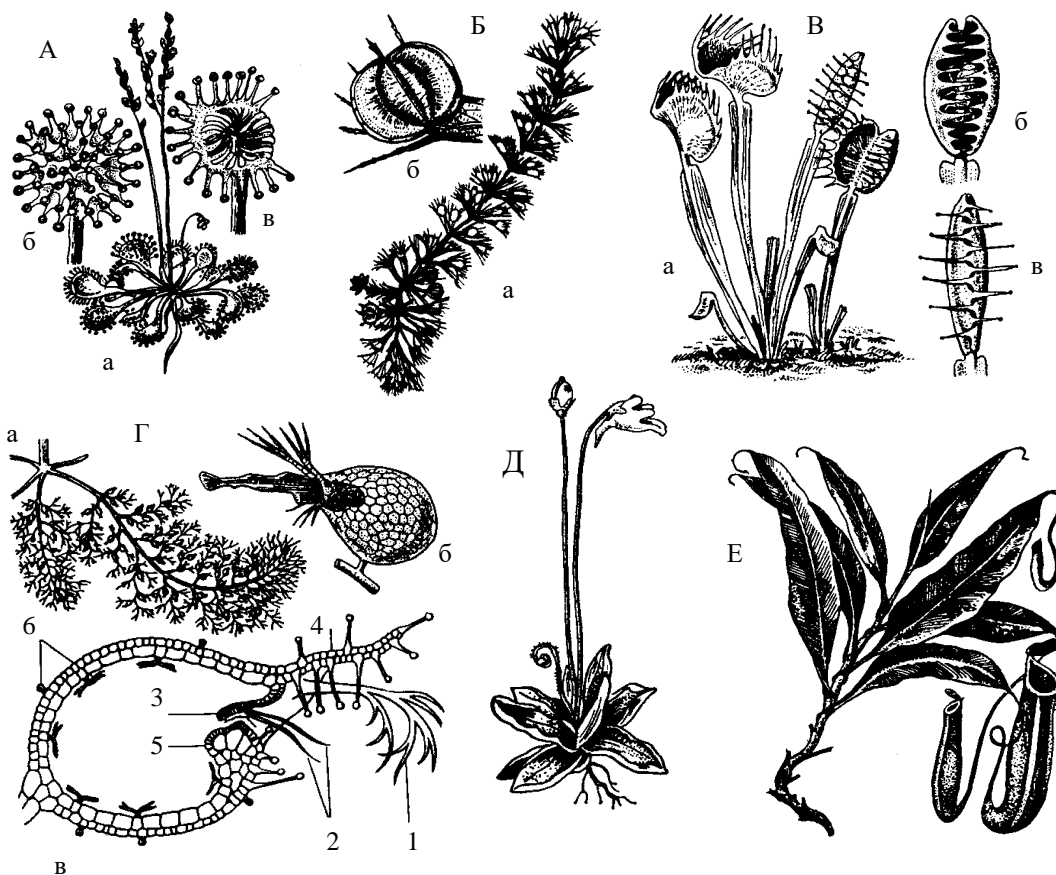
- *побеговые* – *виноград*, *пассифлора*, представители сем. *Тыквенные*.



**Рис. 5.3.14.** Усики различного происхождения.

1 – горох, 2 – чина, 3 – смилакс, 4 – пассифлора, 5 – виноград.

**Ловчие аппараты** характерны насекомоядным растениям (рис. 5.4.5.):



**Рис. 5.4.5.** Ловчие аппараты насекомоядных растений.

А – *росянка круглолистная*: а – общий вид, б – лист-ловушка, в – лист-ловушка с добычей;  
 Б – *альдрованда пузырчатая*: а – общий вид, б – ловчий лист; В – *венерина мухоловка*: а – общий вид, б – полузакрытый лист с добычей, в – закрытый лист; Г – *пузырчатка обыкновенная*: а – часть растения, б – пузырек с добычей, в – продольный разрез пузырька (1 – антенны, 2 – щетинки, 3 – клапан, 4 – верхний край, 5 – нижний край, 6 – железистые волоски и железки); Д – *жирянка обыкновенная*; Е – *непентес гибридный*.

- *росянка* (мелкое растение торфяных болот; в Республике Беларусь – 4 вида, *росянка промежуточная* занесена в Красную книгу республики; округлые листья в прикорневой розетке, усажены волосками-щупальцами с красноватой железистой головкой выделяющей тягучую липкую слизь, благодаря которой и прилипают к листу мелкие мухи и муравьи; волоски листа изгибаются и обволакивают жертву слизью, которая содержит пищеварительные ферменты; за несколько дней насекомые перевариваются, волоски расправляются и лист-ловушка вновь готов ловить добычу);

- *альдрованда пузырчатая* (встречается в Республике Беларусь в озерах и старицах; занесена в Красную книгу республики; ловчие листья состоят из двух полукруглых, ложечковидных половинок, покрытых воспринимающими раздражение щетинками и волосками; при прикосновении мелких водных животных половинки листа довольно быстро складываются вдоль средней жилки; многие листья, переварив свой первый улов, вскоре отмирают, им на замену быстро образуются новые листья);

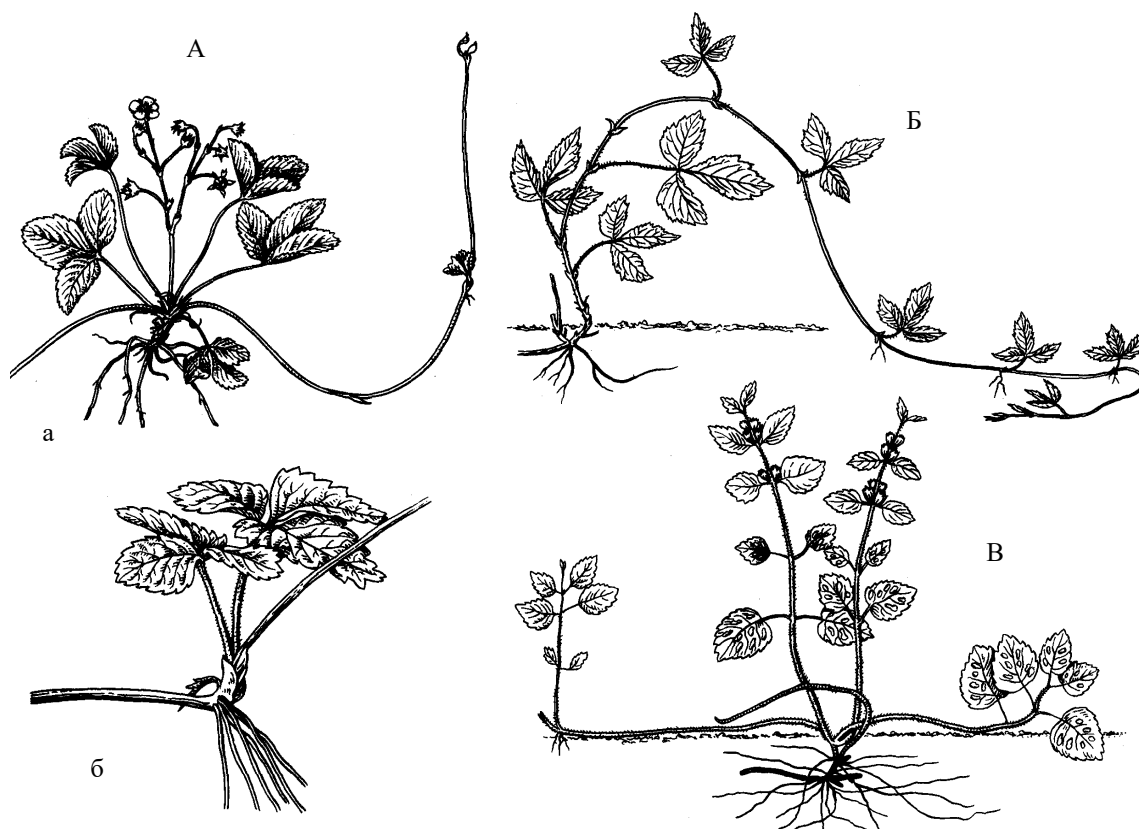
- *венерина мухоловка* (американский эндемик; листья собраны в розетку вокруг длинного цветоноса; черешок листа плоский и широкий, а пластинка превратилась в две округлые створки, лежащие под углом друг к другу снабженные по краям длинными крепкими зубцами; при соприкосновении насекомого с чувствительными волосками, находящимися на верхней стороне листа, створки быстро захлопываются, при этом зубцы их заходят друг за друга, образуя подобие решетки; внутренняя поверхность ловушки усеяна мелкими красными железками, содержащими пищеварительные ферменты и муравьиную кислоту);

- *пузырчатка* (в стоячих водоемах Республики Беларусь 3 вида *пузырчатки*; не имеет корней – плавающее; листья рассечены на узкие нитевидные дольки, на концах которых, реже на стеблях, находятся ловчие пузырьки с отверстием с клапаном; на наружной поверхности клапана находятся железки, выделяющие клейкое вещество и сахар, которые служат для привлечения мелких водных животных; клапан открывается только внутрь, попавшие животные перевариваются и всасываются находящимися в пузырьках особыми клетками);

- *жирянка обыкновенная* (на заболоченных местах, занесена в Красную книгу республики; листья цельные, мясистые, в прикорневой розетке; на верхней стороне листа имеются многочисленные железки на ножках, выделяющие сахаристую жидкость, и сидячие железки, выделяющие пищеварительные ферменты; привлекаемые блестящими капельками слизи, насекомые прилипают к листу, который медленно скручивается);

- *непентесы* (лазящие растения прибрежных тропических зарослей Индо-Малайской области; ловушки представлены кувшинчатыми листьями, у которых нижняя часть черешка, ближе к стеблю, плоская, широкая и зеленая – выполняет функцию фотосинтеза; далее черешок видоизменяется в тонкий длинный усик, обвивающий ветку дерева-хозяина; на конце усика висит кувшинчик для ловли насекомых (видоизмененная листовая пластинка), напоминающий необычный яркий цветок; верхняя лопасть листовой пластинки превращена в крышечку-зонтик, предохраняющую кувшинчик от попадания воды; по краю кувшинчика выделяется сахаристая жидкость, привлекающая насекомых, которые, попав в ловушку, соскальзывают по гладкой внутренней стенке на дно, где находится переваривающая жидкость).

**Наземные столоны** – недолговечные ползучие побеги, служащие для захвата территории и вегетативного размножения (рис. 5.4.6.):



**Рис. 5.4.6. Наземные столоны.**

А – усы у земляники: а – общий вид растения, б – дочерняя розетка;  
 Б – плети костяники; В – плети зеленчука.

- *усы* выполняют функцию вегетативного размножения, на них не развиваются листья, стебли их хрупкие, тонкие, с длинными междоузлиями, после

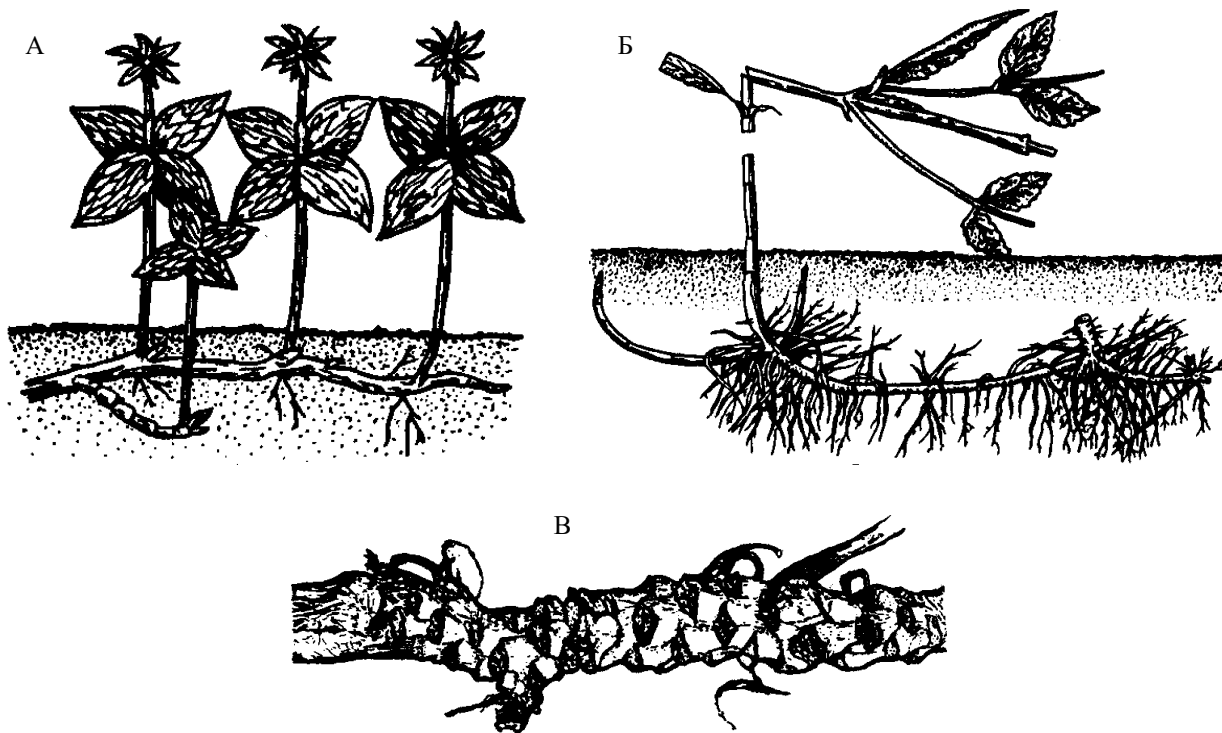
укоренения верхушечной почки разрушаются (*лесная и садовая земляника, клубника*);

- *плетей* выполняют функции вегетативного размножения и расселения; часто олиственены, укореняются в нескольких узлах, функционируют недолго, затем разрушаются (*ястребинка волосистая, лютик ползучий, клевер ползучий, живучка ползучая, костяника, зеленчук желтый*).

### **Подземные побеги**

Видоизменение типичного побега в подземный орган связано с перенесением неблагоприятных для растений погодных условий и накоплением питательных веществ, необходимых для последующего возобновления.

**Корневище** – подземный более или менее долговечный побег многолетних трав, а также кустарников и кустарничков, служащий для отложения запасных веществ (*ирис, кувшинка, кубышка*) и вегетативного размножения (*пырей ползучий, вороний глаз, вероника*). Внешне напоминает корень, но в отличие от него имеет чешуевидные листья, верхушечную и пазушные почки, узлы и междоузлия, придаточные корни, и не имеет корневого чехлика (рис.5.4.7.).

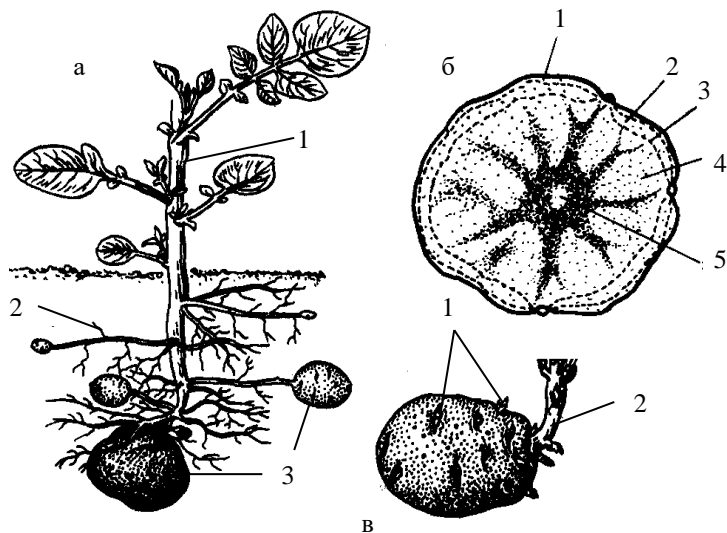


**Рис. 5.4.7. Корневища.**

А – вороньего глаза четырехлистного; Б – вероники длиннолистной;  
В – кувшинки чисто-белой.

**Клубень** – видоизмененный побег, стебель которого, включающий одно или несколько междоузлий, сильно разрастается и накапливает питательные вещества (крахмал, реже масла). Подземные клубни часто возникают на *столонах* – недолговечных тонких подземных побегах, служащих главным образом для размножения растений (рис. 5.4.8.). Верхушечные почки *столонов* нередко

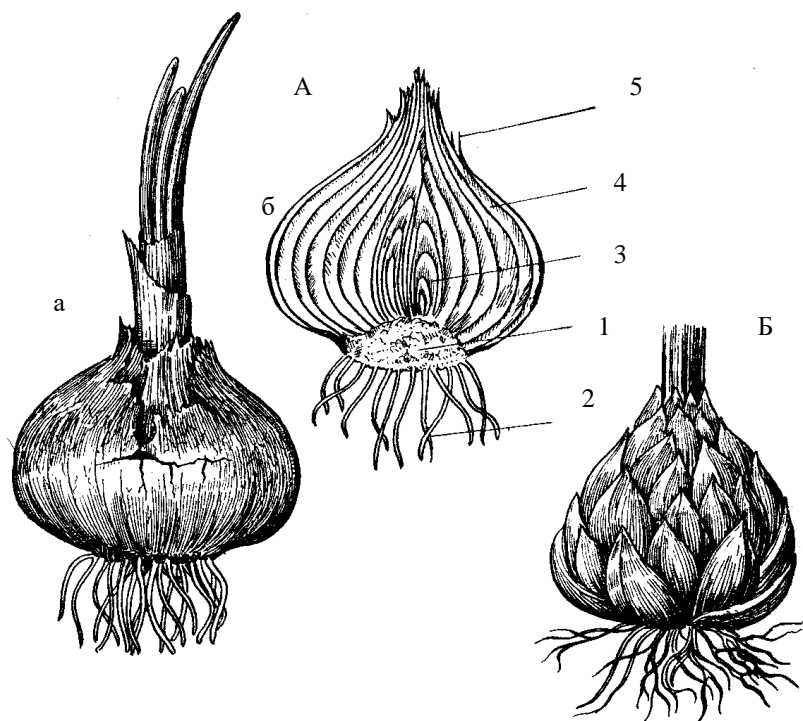
разрастаются, утолщаются и превращаются в клубни (*картофель, седмичник европейский, стрелолист обыкновенный, топинамбур*). Листья-чешуйки клубней видоизменяются в «бровки» (листовой рубец), в их пазухах закладываются одна-три почки – «глазки». В пазухах чешуевидных листьев, расположенных на подземных частях сформировавшихся побегов, летом вырастают хрупкие белые *столоны* с недоразвитыми листочками.



**Рис. 5.4.8. Картофель.**

а – нижняя часть растения (1 – надземный побег, 2 – стolon, 3 – клубень);  
 б – поперечный срез клубня (1 – пробка, 2 – кора, 3 – проводящие пучки, 4 – паренхима, 5 – сердцевина);  
 в – внешний вид клубня (1 – бровки с глазками, 2 – молодой этиолированный побег).

*Луковица* – это резко метаморфизированный подземный, реже надземный побег с коротким и плоским стеблем – *донцем*, мясистыми сближенными чешуевидными листьями, запасящими воду и растворимые питательные вещества



**Рис. 5.4.9. Луковицы.**

А – пленчатая лука *репчатого*:  
 а – внешний вид, б – разрез (1 – донце, 2 – придаточные корни, 3 – верхушечная почка, 4 – мясистые чешуи, 5 – сухие чешуи).  
 Б – черепитчатая у *ллии*.

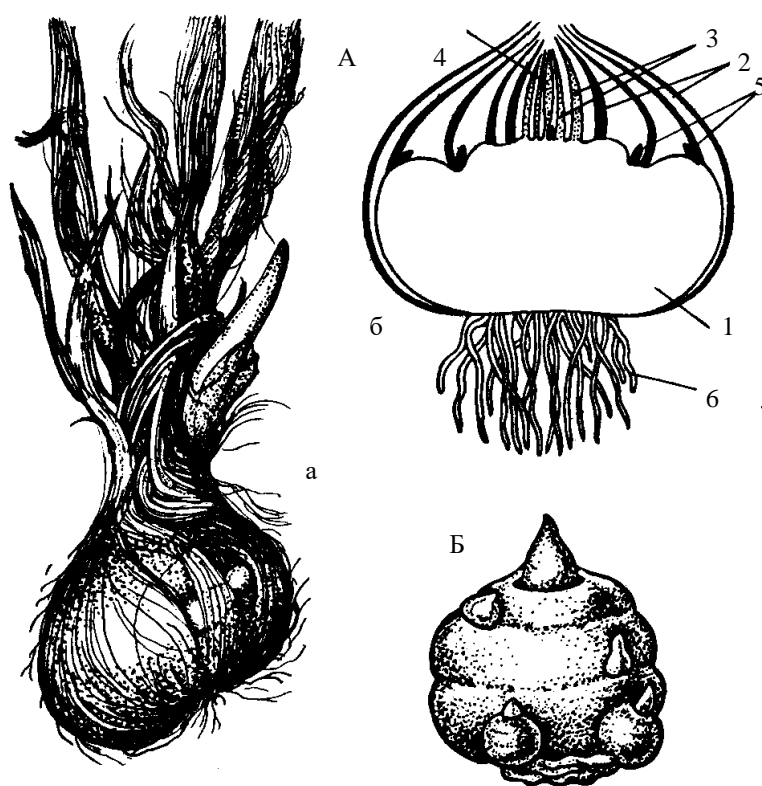
(в основном сахара) (рис. 5.4.9.). На *донце* находится верхушечная почка, из которой вырастает надземный побег, а в пазухах сочных чешуй – боковые, которые дают начало дочерним *луковицам* – *деткам*. От *донца* в почву отходят придаточные корни. Внешние чешуи у некоторых луковиц (*лук*) – сухие и выпол-



няют функцию защиты внутренних чешуй и почек, а у некоторых они мясистые и мельче внутренних, и не образуют общего покрова (*лилия*). *Луковицы* обычны для ряда однодольных (сем. *Лилейные*, *Амариллисовые*): *лук репчатый*, *нарцисс*, *тюльпан*, *чеснок*, *лилия*. В виде *луковицы* такие растения перезимовывают или переживают сезон засухи.

**Клубнелуковица** – внешне напоминает *луковицу*, но накапливает питательные вещества в разросшемся мясистом стебле, подобно клубню. На его поверхности находятся сухие, пленчатые чешуевидные листья, представляющие собой остатки влагалищ отмерших листьев и выполняющие только защитную функцию. На верхушке *клубнелуковицы* находится почка, из которой вырастает надземный побег (рис. 5.4.10.).

В основании *чешуек* формируются пазушные почки, из которых образуются *детки* (*гладиолус*, *шафран*).



**Рис. 5.4.10. Клубнелуковицы.**

А – шафрана посевного:

а – общий вид, б – поперечный срез

(1 – стебель,

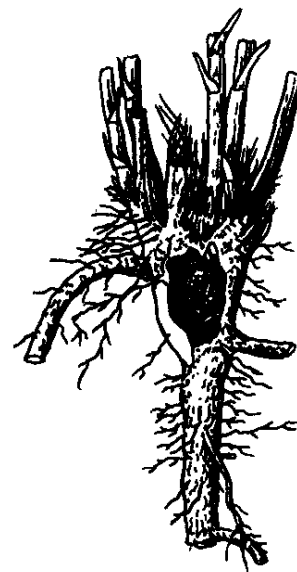
2 – отмершие листья (чешуи),

3 – будущие молодые листья,

4 – зачаток цветка, 5 – почки,

6 – придаточные корни).

Б – гладиолуса.



**Рис. 5.4.11. Каудекс василька шероховатого.**

**Каудекс** (стеблекорень) – своеобразный многолетний орган стеблекорневого происхождения многолетних трав и полукустарников с хорошо развитым, сохраняющимся всю жизнь стержневым корнем (*свербига восточная*, *клевер горный*, *люпин многолистный*, *люцерна*, *полыни*, *одуванчик* и др.) (рис. 5.4.11.). Выполняет функцию запаса питательных веществ и образует большое количество почек возобновления. Напоминая внешне короткие толстые корневища, он отличается от них способом отмирания – от центра к периферии. В центральной части *каудекса* образуется полость, а затем *каудекс* вместе с корнем часто делится на отдельные участки – *партикулы*. Отделившиеся части растения представляют собой старческие (сенильные) особи, не способные цвести и плодоносить.

## 2. Вегетативное размножение растений

Различают два основных типа размножения: *половое и бесполое*.

*Половое размножение* – это такой тип размножения, при котором новые особи образуются из зиготы, образующейся в результате полового процесса (слияния женской и мужской половых клеток – гамет).

*Бесполое размножение* характеризуется отсутствием полового процесса и осуществляется без участия гамет. Представлено двумя формами: размножение *спорами* и *вегетативное* размножение.

*Вегетативное размножение* – увеличение числа особей данного вида посредством отделения жизнеспособных частей вегетативного тела организма, которые образуют недостающие органы и развиваются как самостоятельные организмы.

В основе *вегетативного размножения* растений лежит способность к *регенерации*, т.е. возобновлению утраченных органов, частей или развитие из отдельных участков тела вновь всего растения.

Вегетативное размножение осуществляется различными способами:

- частями тела (*ряски, элодея, ивы*);
- выводковыми почками (специализированные придаточные почки) – папоротник *аспленум*, *чистяк*, *бриофиллум*; иногда выводковые почки могут быть видоизменены в луковички – у *зубянки*, некоторых *лилий* или стеблевые клубеньки – у *горца живородящего*;
- зимующими почками – *турионами* (образуются на вершинах стеблей или на особых боковых побегах у многих водных, главным образом плавающих растений – *телорез*, *водокрас*, некоторые *рдесты*, *пузырчатка*);
- при помощи надземных ползучих побегов – плети, усы (*земляника*, *костяника*, *лапчатка ползучая*, *живучка ползучая*, *будра*);
- корневищами (удлиненными, у большинства многолетних трав – *ветреницы*, *тысячелистник*, *хвоц*, *пырей ползучий*, *иван-чай*, *злаки*, *осоки*, *брусника*, *черника*, *ландыш*);
- луковичками (*луки*, *чеснок*, *тюльпаны*, *гиацинт*, *лилии*, *нарцисс*);
- клубнями (*картофель*, *земляная груша*, *чистяк*);
- коневыми клубнями, или корневыми шишками (*орхидные*);
- корневыми отпрысками (*терн*, *роза*, *сирень*, *осина*, *боярышник*, *осот*);
- отводками (*пихта*, *липа*, *крыжовник*, *клен*, *граб*, *калина*, *лещина*).

Человек размножает многие культурные растения вегетативным путем выше перечисленными способами, а также при помощи черенков (стеблевые, листовые, корневые), прививок (трансплантации), клональным размножением (из одной клетки или группы клеток – *картофель*, *сахарная свекла*, *виноград*).

## Тема 6 РАЗНООБРАЗИЕ РАСТЕНИЙ

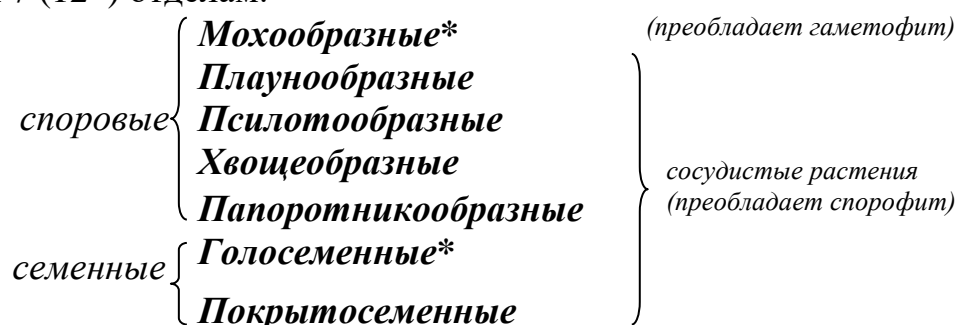
План:

1. Общая характеристика высших растений.
2. Общая характеристика споровых растений.
3. Общая характеристика семенных растений.

### 1. Общая характеристика высших растений

**Высшие растения** – многоклеточные дифференцированные на ткани и органы фотосинтезирующие организмы, приспособленные главным образом к жизни в наземной среде.

Царство Растения объединяет не менее 300 000 ныне живущих видов, относящихся к 7 (12\*) отделам:

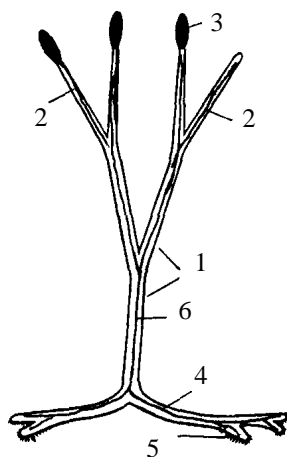


\*Примечание.

В последнее время под термином **мохообразные** понимают совокупность (в качестве надотдела) трех отделов высших растений – *Мохообразные*, или собственно мхи, *Печеночники*, или *печеночные мхи*, *Антоцеротообразные*, или *антоцеротовые мхи*, рассматриваемые ранее в ранге классов отдела *Мохообразные (Моховидные)*.

Иногда **Голосеменные** рассматриваются как группа (надотдел), состоящая из 4-х отделов: *Гинкговые*, *Гнетовые*, *Саговниковые*, *Хвойные*.

Первые наземные растения *риниофиты* (и близкие к ним растения) появились в девоне–силуре около 415–430 млн. л.н. Несмотря на анатомическую и морфологическую простоту строения, это были уже типичные наземные растения (*риния*, *куксония*, *хорнеофитон*, *псилофит* и др.).



**Рис. 6.1.** Схема строения первичного высшего растения (типа ринии).

1 – мезом, 2 – телом, 3 – спорангий, 4 – ризомоид, 5 – ризоиды, 6 – проводящий пучок.

Древнейшее известное наземное растение – *куксония*, обнаружена в силурийских песчаниках Шотландии, возраст которых составляет примерно 415 млн. лет. Большинство первых наземных растений не имело расчленения тела на стебель и листья, у них не было и корней (рис. 6.1). Тело их было представлено рядом осевых радиально-симметричных участков, обладавших дихотомическим ветвлением (*мезомы*). На конечных их разветвлениях (*теломы*) развивались *спорангии*. В нижней части развивались подземные участки тела, прикреплявшие растение к субстрату (*ризомоиды*).

Они были покрыты *ризоидами*. Многие имели водорослевый облик (*тениокрада* и др.), другие напоминали уже современные плауны, хвощи и папоротники.

Это были земноводные растения. Их нижняя часть была погружена в воду или илистый грунт, а верхушки находились в воздушной среде.

В анатомическом строении появились проводящие пучки (*концентрические амфикрибральные* – ксилема окруженная флоэмой; такие проводящие пучки встречаются и у современных папоротникообразных растений, например, у *орляка*), кора (внутренняя и внешняя), эпидермис (с устьицами или без).

В настоящее время считается, что *риниофиты* произошли от *водорослей*, сходных с харовыми водорослями. В этом убеждает сходство пигментного состава (преобладают хлорофиллы *a* и *b*, каротиноиды), запасных питательных веществ (крахмал, нерастворим, накапливается в пластидах), хорошее развитие половых органов.

Длительное время в качестве исходной группы рассматривались *бурые водоросли*, так как они имеют расчлененный, часто весьма специализированный таллом; у некоторых представителей формируются ткани (*ламинария*) и встречаются многокамерные гаметангии. Однако различия пигментного состава (содержатся хлорофиллы *a* и *c*, преобладает *фукоксантин*) и запасных питательных веществ (углеводы ламинарин, маннат – растворимые; жиры; накапливаются в цитоплазме) вызывают серьезные возражения по этим взглядам.

Большинство ботаников считает, что *риниофиты* и *мохообразные* произошли от водорослей независимо друг от друга. *Риниофиты*, или близкие к ним растения, дали начало другим *сосудистым споровым растениям*, а *мохообразные* являются тупиковой ветвью в эволюции растений.

### **Основные отличительные признаки растений:**

1. В основном наземные растения (встречаются и вторичноводные – *элодеи*, *сальвиния*, *кувшинки*, *рдесты* и др.).

2. Представлены исключительно многоклеточными организмами.

3. Имеются ткани и органы.

Развитие различных тканей (покровных, проводящих, механических и др.) – неизбежное следствие переселения растений на сушу. Тело растений (за исключением некоторых мохообразных, водных покрытосеменных (*ряски*, *вольфия* и др.)) расчленено на стебель и листья, поэтому их часто называют *листочестебельными*. Большинство из них (исключая все *мохообразные* и некоторые другие высшие растения: *сальвиния*, *вольфия*, *пузырчатка*) имеют и *корень*.

Важнейшая ткань наземных растений, без которой невозможно освоение суши – *эпидерма* с устьицами (защита растений от высыхания в наземно-воздушной среде, регуляция газообмена). Однако возникновение эпидермы лишило наземные растения возможности поглощать воду всей поверхностью тела.

У самых первых наземных растений (имевших небольшие размеры) поглощение воды осуществлялось с помощью ризоидов (одно- и многоклеточных нитей). По мере увеличения размеров тела формировались сложные специализированные органы – *корни* с корневыми волосками.

Активное поглощение воды ризоидами и корнями способствовало возникновению и совершенствованию водопроводящей ткани – *ксилемы*.

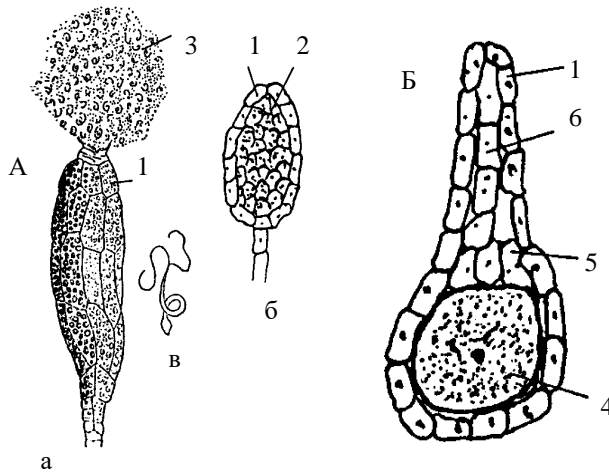
Благодаря лучшему освещению активизировался процесс фотосинтеза. Это привело к повышению продуктивности, а, следовательно, к увеличению объема растений – произошло *расчленение* тела, возникло *ветвление*, образовались *листья*.

Вертикальное положение тела растений оказалось возможным только при условии возникновения *механических тканей*.

Появление листьев привело к увеличению эффективности фотосинтеза, т.е. накоплению органических веществ. Быстрое и равномерное распределение пластических веществ по всему телу растения оказалось возможным только при наличии совершенной проводящей ткани – *флоэмы*.

В условиях наземной среды у растений сформировались многоклеточные, хорошо защищенные от неблагоприятных факторов среды репродуктивные органы – *гаметангии* и *спорангии*.

#### 4. Многоклеточные органы полового размножения (рис. 6.2.).



**Рис. 6.2.** Строение антеридия и архегония. А – антеридий: а – внешний вид, б – внутреннее строение, в – сперматозоид; Б – архегоний. 1 – стенка, 2 – сперматогенная ткань, 3 – сперматозоиды, 4 – яйцеклетка, 5 – брюшная канальцевая клетка, 6 – канальцевая клетка шейки.

*Антеридии* (мужские органы полового размножения) представляют собой овальные или шарообразные тельца, покрытые сверху стенкой из стерильных клеток. Внутри развивается сперматогенные клетки, из которых в дальнейшем в результате митоза образуются многочисленные мужские гаметы – *сперматозоиды* (подвижные, со жгутиками) или *спермии* (неподвижные, без жгутиков).

*Архегонии* (женские органы полового размножения) представляют собой тельца колбообразной формы, состоящие из нижней части – *брюшка* и верхней, узкой – *шейки*. Стенка *архегония* состоит из одного слоя стерильных клеток. В брюшке созревает *яйцеклетка* – неподвижная женская гамета. Обычно над яйцеклеткой находятся *брюшная канальцевая клетка* и *канальцевые клетки шейки*, способные ослизняться, что содействует процессу проникновения мужских половых клеток к яйцеклетке.

Однако у голосеменных растений *антеридии* редуцированы, а у покрытосеменных редуцированы и *антеридии* и *архегонии*.

5. Половой процесс *оогамия* – слияние мелкой подвижной (сперматозоида) или неподвижной (спермия) мужской гаметы с крупной неподвижной женской яйцеклеткой.

6. Правильное чередование в жизненном цикле двух поколений (рис. 6.3): полового (представлен *гаметофитом* (n), на котором образуются половые органы – *гаметангии*, дающие *гаметы* (n)) и бесполого (представлен *спорофитом* (2n), на котором образуются органы бесполого размножения – *спорангии*, дающие *споры* (n)).

Спорангий одет оболочкой из одного или нескольких слоев клеток. Внутри возникает многоклеточная спорогенная ткань – *археспорий*. При митотиче-

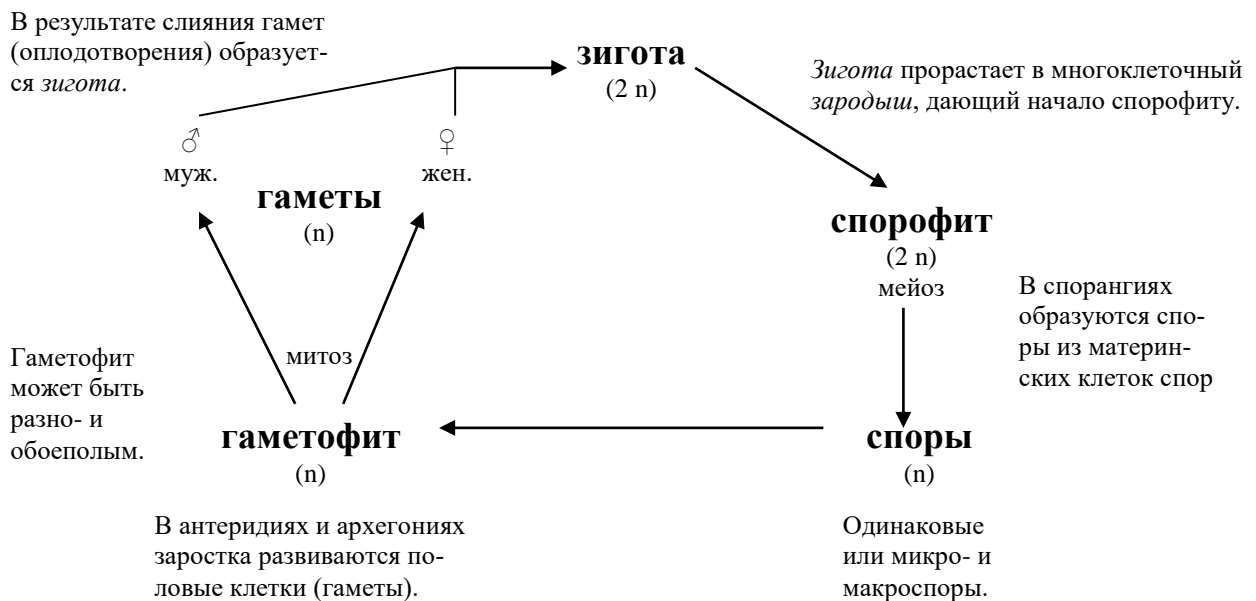
ском делении ее клеток образуются *материнские* клетки спор, из которых в результате мейотического деления образуются гаплоидные споры (тетрады спор).

В отличие от большинства водорослей споры высших растений неподвижны.

Характерной чертой всех растений является наличие в оболочке спор *спорополленина* – вещества, близкого по физическим и химическим свойствам к *кутину*. Благодаря большой стойкости к химическим воздействиям и водонепроницаемости оболочек споры могут длительное время (иногда десятилетиями) сохранять свою жизнеспособность.

В спорангиях части растений все споры одинаковые по размеру – это *равноспоровые* растения. У эволюционно более продвинутых таксонов образуются споры разной величины: мелкие – *микроспоры* и крупные – *мегаспоры* (макроспоры). Споры любого типа при прорастании образуют гаплоидный *гаметофит*, часто называемый *заростком*. Микроспоры при прорастании образуют мужской гаметофит, на котором развиваются только мужские половые органы – *антеридии*. Из мегаспор образуется женский гаметофит с *архегониями*.

У большинства равноспоровых растений *гаметофит* *обоеспольный*, т.е. несет и *антеридии* и *архегонии*. Некоторым равноспоровым растениям, у которых наблюдается *физиологическая разноспоровость* (например, *хвоц полевой*), характерны раздельнополые гаметофиты.



**Рис. 6.3.** Схема жизненного цикла растения.

## 7. Наличие многоклеточного зародыша.

В результате слияния (оплодотворения) мужских и женских гамет образуется *зигота* (2n). У растений зигота дает начало *многоклеточному зародышу*, из которого развивается новый *спорофит* (всегда диплоидный), в спорангиях которого в результате мейоза образуются споры (всегда *гаплоидные*).

Таким образом, полный жизненный цикл высшего растения (от зиготы до зиготы) состоит из *спорофита* (от зиготы до образования спор) и *гаметофита* (от споры до зиготы).

Все растения, исключая *мохообразные*, характеризуются преобладанием в жизненном цикле *спорофита*, в органах которого имеются *сосуды* или *трахеиды*, поэтому их нередко называют *сосудистыми растениями*.

*Эволюция растений, за исключением мохообразных, шла в направлении редукции гаметофита и усложнения спорофита.*

## **2. Общая характеристика споровых растений**

Растения делятся на две очень не равные по значению и величине группы – *споровые* и *семенные* растения.

К споровым растениям относятся отделы: *мохообразные, псиломообразные, хвощеобразные, плаунообразные и папоротникообразные.*

### **Отличительные признаки жизненного цикла *споровых* растений:**

1. Размножаются спорами (семена не образуются).
2. Процессы *полового* и *бесполого* размножения разделены (в пространстве и во времени). Причем, у большинства споровых растений, исключая *мохообразные*, половое (гаметофит) и бесполое (спорофит) поколения представляют собой отдельные физиологически самостоятельные особи.
3. В цикле развития у большинства споровых растений, за исключением *мохообразных*, спорофит преобладает (по размерам и сложности строения) над гаметофитом (который представлен заростком в виде слоевища (таллома) не расчлененного на стебель и листья, и тесно связан с водой).
4. Процесс оплодотворения у споровых растений, также как и у водорослей, осуществляется в присутствии капельножидкой воды, так как сперматозоиды могут передвигаться только в воде.
5. Как равно-, так и разноспоровые растения (некоторым равноспоровым, например, *хвощам, мхам*, характерна физиологическая разноспоровость).

### **2.1 Общая характеристика *мохообразных***

*Мохообразные* – уникальная группа высших растений, которые характеризуются преобладанием в цикле воспроизведения гаплоидного гаметофита над диплоидным спорофитом. Это одна из самых древних групп наземных растений на земле – наиболее ранние ископаемые споры *мохообразных* (предположительно древних печеночников) датируются средним ордовиком – около 475 млн лет.

По современным данным в мире насчитывается около 34,5 тыс. видов *мохообразных* широко распространенных на всех материках.

В последнее время под термином *мохообразные* понимают совокупность трех отделов высших растений: *Мохообразные*, или собственно мхи (Bryophyta), *Печеночники*, или печеночные мхи (Marchantiophyta), *Антоцеротообразные*, или антоцеротовые мхи (Anthocerotophyta).

*Мохообразным* (в ранге надотдела как совокупность трех отделов) характерны следующие особенности:

1. В жизненном цикле преобладает гаметофит (гаплоидное поколение) над диплоидным спорофитом.
2. Для процесса оплодотворения необходима капельножидкая влага.

3. Гаметофит представлен листостебельным побегом, у более примитивных форм – слоевищем. Органами прикрепления к субстрату у многих являются ризоиды (одноклеточные или многоклеточные), настоящие корни отсутствуют. Эпидерма гаметофита лишена кутикулы и типичных устьиц. Проводящая система не имеет ни трахеид, ни ситовидных клеток.

4. Спорофит самостоятельно не существует, а находится в постоянной зависимости от материнского гаметофита.

5. Специфические адаптивные особенности к условиям обитания:

- низкая продуктивность фотосинтеза (по сравнению с покрытосеменными растениями ниже в 40–50 раз);

- круглосуточный и круглогодичный фотосинтез (для протекания фотосинтеза достаточно 4% освещенности, у некоторых видов фотосинтез может осуществляться при  $-14^{\circ}\text{C}$ );

- поглощение воды осуществляется по физическим законам;

- многие виды способны переходить в состояние анабиоза при неблагоприятных условиях;

- многие виды способны произрастать на почвах бедных минеральными веществами – олиготрофы.

Особенности отдела *Мохообразные*: 1) побеги листостебельные и, как правило, с радиальной симметрией; 2) листья многослойные, если однослойные, то с разными типами клеток; 3) ризоиды всегда многоклеточные; 4) коробочка спорогония сложного строения – состоит из урночки и крышечки, характерно активное выбрасывание спор, элатеры отсутствуют; 5) протонема сильно отличается от взрослого гаметофита, она имеет форму ветвящейся нити или пластинки.

Особенности отдела *Печеночники*: 1) гаметофиты пластинчатые (слоевидные) или листостебельные, характеризуются дорзивентральным строением; 2) листья всегда однослойные и состоят из однородных клеток; 3) ризоиды одноклеточные; 4) коробочка функционально является спорангием – споры развиваются непосредственно под стенкой коробочки, механизмов для активного выбрасывания спор нет, имеются элатеры; 5) протонема слабо развита, у слоевищных представителей она по форме мало отличается от взрослого гаметофита; 6) у всех печеночников обнаружена микориза; 7) в клетках имеются масляные тельца (уникальные структуры среди всех высших растений).

Особенности отдела *Антоцеротовидные*: 1) гаметофиты пластинчатые, большей частью розетковидные; 2) талломы состоят из однородных тонкостенных клеток, в верхних (наружных) клетках содержатся хроматофоры с пиреноидами; 3) на нижней стороне таллома имеются ризоиды и щелевидные отверстия, ведущие в полости, которые вначале заполнены слизью, а затем колониями цианобактерии *Носток*; 4) характерен уникальный спорогоний в виде длинной узкой коробочки роговидной формы, который соединен с гаметофитом гаусторией.

В составе бриофлоры Беларуси известно около 445 видов и разновидностей мохообразных, в том числе 346 видов собственно мхов (роды: *Политрихум*, *Дикранум*, *Леукобриум*, *Бриум*, *Мниум*, *Фонтиналис*, *Климациум*, *Гипнум*, *Птилиум*, *Плеврозиум*, *Гилокомиум*, *Сфагнум* и др.), 97 видов печеночников (роды: *Маршанция*, *Риччия*, *Коноцефалум*, *Юнгермания*, *Пелия* и др.) и 2 вида антоцеротовых мхов (роды: *Антоцерос*, *Феоцерос*).



## **2.2 Общая характеристика отдела Плаунообразные (*Lycopodiophyta*)**

*Плаунообразные* – самая древняя группа среди существующих высших растений (род Плаун известен с верхнего девона).

Отдел насчитывает около 1000 видов.

Современные представители – травянистые растения (в каменноугольном периоде широко распространены были древесные формы, например, *лепидодендрон*, *сигиллярия*).

Все плауновидные имеют олиственные побеги и корни.

Листья мелкие, в онтогенезе возникают как поверхностные выросты клеток стебля (энации) – филлоиды.

Главный корень отсутствует (как и у других споровых растений), все корни занимают на побеге боковое положение.

Побеги и корни обладают дихотомическим типом ветвления – в этом состоит уникальность плаунообразных.

Как равно- (класс *плауновидные*), так и разноспоровые (класс *полушниковые*) растения. Спорангии образуются на верхней стороне спорофиллов, которые у большинства видов образуют специализированные спороносные побеги – стробилы в виде колосков. У ряда видов спорофиллы расположены по всей длине вегетативных побегов и чередуются с обычными листьями.

Гаметофит и спорофит морфологически различаются, физиологически не зависят друг от друга и живут самостоятельно. Гаметофиты обоеполые или однополые, наземные зеленые или подземные бесцветные, находящиеся в симбиозе с грибами.

Выделяют два класса – *плауновидные* и *полушниковые*.

Во флоре Беларуси известно всего 8 видов, относящихся к 5 родам – *Плаун* (2 вида), *Дифузиаструм* (3 вида), *Баранец* (1 вид), *Ликоподиелла* (1 вид) и *Полушник* (1 вид).

*Баранец обыкновенный*, *Ликоподиелла заливаемая* и *Полушник озерный* занесены в Красную книгу Республики Беларусь.

## **2.3. Общая характеристика отдела Псилотообразные (*Psilotophyta*)**

*Псилотообразные* – самая оригинальная группа ныне живущих высших растений, в значительной степени напоминают вымершие *риниофиты*.

В отделе насчитывается всего 12 видов (род *Псилот* – 2 вида, род *Тмезиптерис* – 10 видов), произрастающих в тропических и частично субтропических влажных областях Земли.

Представлены травянистыми многолетними растениями, ведущими наземный или эпифитный образ жизни.

Наземные побеги и подземные органы с дихотомическим типом ветвления.

Подземные органы представлены ризомоидами, покрытыми ризоидами. Паренхима ризомоидов пронизана грибными гифами. Корни отсутствуют!

Типичные листья отсутствуют. Листовидные органы псилотообразных имеют энационное происхождение (на стеблях *псило́та* в верхней части расположены чешуевидные придатки, лишенные жилок; на стеблях *тмезиптериса* в

основании расположены мелкие чешуйки без жилок, а в верхней части – более крупные зеленые пластинки с одной неветвящейся жилкой).

Спорангии сростаются в группы по 2 (*тмезинтерис*) или 3 (*псилот*) – *синангии*, которые располагаются на вершинах очень коротких веточек.

Гаметофиты обоеполые, наземные или подземные, бесхлорофилльные, питаются микоризно за счет грибных гиф.

Отдел представлен одним классом – *Псилотовидные*.

Во флоре Беларуси представители отсутствуют.

#### **2.4 Общая характеристика отдела Хвоцеобразные (*Equisetophyta*)**

*Хвоцеобразные* берут начало с верхнедевонского периода, расцвета достигли в каменноугольном периоде.

В отделе насчитывается всего 25 видов, принадлежащих к единственному роду – *Хвоц*.

Современные представители – многолетние травянистые растения (в каменноугольном периоде широко распространены были и древесные формы, например *каламиты*).

Побеги расчленены на четко выраженные узлы и междоузлия, легко распадающиеся на членики (отсюда и другое название отдела – *Членистые*). Характерно мутовчатое расположение не только листьев, но и у многих видов также ветвей.

Листья своеобразные – листовые пластинки сильно редуцированы до небольших темных, иногда зеленых или бесцветных зубчиков (у *хвоца зимующего* они рано опадают), а хорошо выраженные влагалища срослись в общее пленчатое влагалище, которое плотно охватывает стебель и защищает меристему.

Имеют хорошо развитые подземные корневища.

Растения равноспоровые, иногда наблюдается физиологическая разноспоровость (например, у *хвоца полевого*). На главном побеге, реже и на боковых, развиваются стробилы в виде колосков, состоящие из оси и расположенных на ней спорангиофоров (структур, не связанных непосредственно с вегетативными листьями), несущих спорангии. Для спор хвоцей характерно наличие третьего, внешнего, слоя оболочки, который при созревании растрескивается с образованием спирально закрученных вокруг споры двух гигроскопических лент – гаптер (в сухую погоду они, как пружинки, раскручиваются и способствуют разрыхлению спор).

Гаметофиты однополые или обоеполые (в природе чаще всего находят однополые гаметофиты; многие исследователи полагают, что на формирование гаметофитов большое внимание оказывают характер питания и водоснабжения), непродолжительно живущие. В антеридиях развиваются сперматозоиды с многочисленными (до 100) жгутиками. Оплодотворение и раннее развитие из зиготы спорофита происходит на гаметофите.

Современные представители относятся к единственному классу – *Хвоцевидные*.

Во флоре Беларуси известно 8 видов хвоцей.

*Хвоц большой* занесен в Красную книгу Республики Беларусь.

## 2.5 Общая характеристика отдела Папоротникообразные (*Polypodiophyta*)

Папоротникообразные являются древнейшей группой высших растений, известной с девонского периода (около 400 млн лет назад).

Отдел насчитывает более 10 000 видов.

В умеренной зоне, в том числе в Беларуси, современные папоротники представлены травянистыми (в основном многолетними, реже однолетними) растениями. В тропической и субтропической зонах встречаются также древовидные папоротники, эпифитные папоротники и лианы.

Листья хорошо развиты, как правило, крупные – *вайи* (в процессе филогенеза возникли в результате уплощения целой системы побегов). В отличие от *плаунообразных* и *хвоцеобразных* листья папоротников имеют более сложное морфологическое и анатомическое строение – они состоят из основания (филлоподия), черешка и листовой пластинки, часто многократно рассеченной (иногда пластинки цельные), с густой сетью жилок. Для листовой пластинки наиболее характерен длительный рост ее вершины, проявляющийся в образовании улитки (исключение составляют *ужовниковые*). У большинства видов папоротников листья совмещают 2 функции – фотосинтеза и спороношения, однако у многих видов наблюдается диморфизм листьев – одни выполняют функцию фотосинтеза, а другие – только спороношения (например, у *страусника*). Для некоторых видов папоротников (*ужовники*, *гроздовники*, *чистоуст величавый*) характерен диморфизм частей листа, при котором одна часть выполняет функцию фотосинтеза, а другая часть – спороношения. Основания листьев, черешки и листовые пластинки у многих видов покрыты чешуйками, которые рассматриваются иногда как микрофиллы, т. е. листья энационного происхождения.

У папоротников умеренной зоны стебли представлены в основном подземными (реже частично надземными, как например у *чистоуста величавого*) корневищами, которые, как правило, сильно укорочены или удлиненные (например, у *орляка*, *голокучника*). У некоторых папоротников стебли плавающие (например, у *сальвинии плавающей*).

Камбий отсутствует (по некоторым данным камбий присутствует в стеблях некоторых видов *гроздовника*), поэтому механическая прочность органов (особенно у древовидных форм) достигается не за счет вторичной древесины, а в основном за счет склеренхимной обкладки вокруг проводящих пучков.

Большинство видов папоротников – равноспоровые растения; количество разноспоровых видов невелико (например, *сальвиния*). Для всех папоротников характерно отсутствие специализированных спороносных побегов – стробилов. Органы спороношения – спорангии, всегда многочисленные, часто собраны в группы – сорусы, нередко прикрыты специальным покрывальцем (индузием), расположены на нижней поверхности листьев. У наиболее примитивных видов одиночные спорангии располагаются по краям листьев либо на вершинах их лопастей. У ряда папоротникообразных спорангии расположены на особых нефотосинтезирующих частях листьев, или на нефотосинтезирующих видоизмененных листьях, свободные (например, у *гроздовника*, *чистоуста*) или сростаются боковыми стенками в синангии (например, у *ужовника обыкновенного*). У

большинства папоротников спорангий имеет однослойную стенку и приспособление в виде кольца к активному раскрытию и рассеиванию спор.

Гаметофиты большинства равноспоровых папоротников ведут наземный образ жизни, осуществляя автотрофное питание, пластинчатые, как правило, не долгоживущие (несколько месяцев). Подземные гаметофиты разнообразной формы (яйцевидные, цилиндрические, линейные), сапрофитные, с микоризой, развиваются длительное время (до нескольких десятков лет).

Среди папоротников широко распространено вегетативное размножение. Часто оно осуществляется с помощью выводковых почек, возникающих на листьях, стеблях и корнях.

Во флоре Беларуси известно 29 видов (15 родов) папоротникообразных, относящихся к 3 классам – Ужовниковидные, Многоножковидные и Сальвиниевидные. Наиболее широко распространенные виды в Беларуси – *орляк борова*, *телиптерис болотный*, *кочедыжник женский*, *голокучник трехраздельный*, *щитовник мужской* и *щитовник шартрский*.

В Красную книгу Республики Беларусь занесено 11 видов папоротников (*чистоуст величавый*, *костенец черный*, *многорядник шиповатый*, *гроздовник многораздельный*, *многоножка обыкновенная*, *сальвиния плавающая* и др.), для большинства из них на территории Беларуси известны единичные местонахождения.

### 3. Общая характеристика семенных растений

**Семенные растения** – это растения, которые образуют семя.

К семенным растениям относится два отдела – *Голосеменные* и *Покрытосеменные*, которые возникли в процессе эволюции от споровых растений (разноспоровых папоротников).

По сравнению со споровыми они представляют собой более высокий уровень организации высших растений, так как:

#### 1. Все семенные растения разноспоровые.

Семенные растения имеют два типа спор: *микроспоры* (дают начало мужскому гаметофиту) и *мегаспоры* (дают начало женскому гаметофиту). *Гаметофиты* очень редуцированы и не выходят из спор, которые защищают их от высыхания, что является важным приспособлением к жизни на суше. *Гаметофиты* не способны к фотосинтезу и полностью зависят от *спорофитов*.

*Женский гаметофит* заключен внутри *мегаспоры*, которая образуется в мясистом *мегаспорангии* – *нуцеллусе*, расположенном на мегаспорофилле (видоизмененном спороносном листе). В отличие от бессемянных разноспоровых растений *мегаспорангий* покрыт одним или двумя дополнительными слоями ткани – *интегументами*. Они полностью заключают в себя мегаспорангий (нуцеллус), оставляя лишь отверстие на его вершукше – *микропиле* (пыльцевход).

*Мужской гаметофит* также сильно редуцирован и при прорастании микроспоры не выходит за пределы ее оболочки. Представлен всего двумя клетками – *генеративной*, или *антеридиальной* (функционально заменяет антеридий) и *сифоногенной* клеткой пыльцевой трубки (у голосеменных растений в резуль-

тате делений ядра микроспоры вначале отчленяются две вегетативные *проталиальные* клетки, которые вскоре разрушаются).

## 2. Наличие семязачатка и образование семян.

У семенных растений (в отличие от споровых) мегаспоры не отделяются от спорофита, а находятся внутри *мегаспорангия*, который вместе с *интегументами* представляет собой *семязачаток*. Внутри мегаспоры развивается женский гаметофит и образуется одна или несколько женских гамет – *яйцеклеток*. После оплодотворения яйцеклетки семязачаток превращается в *семя*. Таким образом, *семя* – это оплодотворенный *семязачаток*. У семенных растений, в отличие от высших споровых, органами воспроизведения, размножения и расселения служат семена, а не споры.

*Семя* состоит из: *зародыша* будущего растения (*корешок* и *почечка* (*стебелек* и *листочки*)), который возникает из оплодотворенной яйцеклетки; определенного количества *питательных веществ*; *кожуры*, которая возникает из интегументов.

В борьбе за существование на суше появление семени имело большое эволюционное значение, поскольку внутри него (в отличие от споры) уже находится зародыш нового спорофита, который надежно защищен от воздействия неблагоприятных условий. Также семя имеет существенное преимущество при размножении перед спорой, так как содержит значительный запас питательных веществ. У семян могут развиваться различные приспособления, облегчающие их распространение.

Родительский спорофит дает семени все, что нужно для жизни, и только после того, как семя полностью созреет, оно отделяется от родительского спорофита.

## 3. Независимое от воды оплодотворение.

Мужские гаметофиты (пылинки) переносятся (по воздуху, водой, животными) к семязачаткам – такой процесс называется *опылением*. На мужских гаметофитах образуются мужские гаметы (у большинства семенных – *спермии*, у некоторых голосеменных (*саговниковые*, *гинкговые*) – *сперматозоиды*). *Пылинка* прорастает *пыльцевой трубкой*, которая растет в сторону *яйцеклетки* (положительный хемотаксис). По этой трубке мужские гаметы достигают яйцеклетку и **оплодотворяют ее без участия капельно-жидкой воды!**

*Гаметофитное* поколение у семенных растений крайне редуцировано (особенно у покрытосеменных), теряет свою самостоятельность (сравните со споровыми растениями) и развивается на *спорофите*, который сильно усложняется (как и у всех сосудистых растений доминирует в жизненном цикле).

***Оплодотворение, независимое от воды, развитие зародыша внутри семени, представляют собой главное биологическое преимущество семенных растений, которое позволило им освоить разнообразные местообитания и стать господствующей группой растений на Земле.***

### 3.1 Общая характеристика голосеменных растений.

*Голосеменные* – очень древняя группа семенных растений, появившаяся еще в девоне, около 350 млн. лет тому назад. На планете господствовали в мезозойскую эру (~ 280 – 70 млн. л.н.).

По мнению некоторых ученых, произошли от разноспоровых древнейших папоротниковидных растений.

Число видов голосеменных невелико, всего около 950 – 980, но распространены они по всему земному шару. В холодной зоне северного полушария они занимают огромные территории, образуя хвойные леса.

Отдел *Голосеменные* включает 4 современных класса (иногда рассматриваемых в качестве самостоятельных отделов высших растений): *саговниковые* (250-290 видов), *гнетовые* (65-70 видов), *гинкговые* (1 вид) и *хвойные* (590-630 видов).

Голосеменным характерно:

1. «Голые» *семязачатки* и *семена*, лежащие открыто на поверхности *спорофиллов* (так называются листья, на которых располагаются спорангии) или аналогичных структур и не спрятаны в завязи. В семенах только *гаплоидный эндосперм* (остаток женского гаметофита).

2. Обычно образуют *шишки* (стробилы, констробилы) – собрание спорофиллов (мужские шишки) или мегастробилов – видоизмененных спороносных побегов (женские шишки) на оси, обособленной от вегетативной части. В них развиваются спорангии и споры. Опыление осуществляется ветром (*анемофилия*). У подавляющего большинства голосеменных стробилы однополые.

3. Антеридии редуцированы и мужские гаметы образуются прямо на гаметофите.

4. Представлены исключительно древесными формами: деревьями, кустарниками и лианами (*эфедры*) с моноподиальным типом ветвления.

5. В анатомическом строении стебля более развита древесина (на 90 – 95% состоит из *трахеид*, мало паренхимы или она вовсе отсутствует). *Ксилема* содержит только *трахеиды* (за исключением *гнетовых* – у них имеются *трахеи*). *Флоэма* представлена *ситовидными клетками* без *клеток-спутниц* (вместо них – *альбуминовые клетки*, которые сходны по выполняемым функциям с клетками-спутницами, но отличаются от них происхождением).

Как кора, так и древесина многих современных хвойных содержит много *смоляных ходов*.

6. Хорошо развиты корни (главный и боковые), которые образуют с грибами микоризу.

7. Листья голосеменных растений сильно варьируют не только по числу и размерам, но также по морфологическому и анатомическому строению. У большинства листья игловидные (хвоя), простые, с одной центральной жилкой; у некоторых – крупные, рассеченные, похожие на вайи папоротников. В основном – вечнозеленые растения (*лиственница* – листопадное растение).

В Республике Беларусь естественно произрастают только 4 вида из *хвойных*: *сосна обыкновенная*, *ель европейская*, *пихта белая* и *можжевельник*

*обыкновенный*. Около 100 видов интродуцированы: *сосна Банкса*, *сосна веймутова*, *сосна черная*, *лиственницы*, *туи*, *можжевельник казацкий* и др.

*Хозяйственное значение хвойных*: источник деловой древесины; из них получают смолы, скипидар; используются при производстве бумаги; изготавливают пихтовый бальзам (из коры *пихты сибирской*); из древесины *сосны обыкновенной* получают вискозу, шелк, целлюлозу, бальзамы, смолы, камфору, спирт, уксусную кислоту, дубильные вещества; в медицине – лекарственное (концентрат витамина С, эфирное масло и т.д.); корм животным (лоси поедают хвою и молодые проростки, белки и разные птицы – семена) и др.

### **3.2 Общая характеристика покрытосеменных растений.**

*Покрытосеменные*, или *цветковые*, – крупнейший отдел растительного мира, насчитывающий не менее 250 тысяч видов, превосходит по численности все остальные отделы растений, вместе взятые.

Проблема происхождения *покрытосеменных* растений до настоящего времени полностью не разрешена. Чаще высказывается мнение, что *цветковые* растения появились не ранее 135 млн. л.н. (в середине мелового периода). С конца мелового периода (~70 млн. л.н.) *цветковые* занимают господствующее положение в растительном мире.

В качестве вероятного предка ученые выдвигают вымерших семенных папоротников (отдел голосеменные). Реже полагают, что им могли быть также вымершие *беннетитовые* с их обоеполыми стробилами или какие-либо древние и ныне исчезнувшие формы *гнетовых*.

Покрытосеменные растения подразделяют на два класса: *однодольные* и *двудольные*.

Покрытосеменные произрастают во всех климатических зонах, способны существовать в самых разных экологических условиях и в современную эпоху играют решающую роль в формировании растительного покрова Земли.

Прогрессивные изменения морфологической структуры репродуктивных и вегетативных органов поставили покрытосеменные в совершенно особое положение по сравнению с прочими представителями царства **Растения**. Перечислим их:

1. *Появление цветка* – уникального органа, совместившего, структуру и функции полового и бесполого размножения. Представляет собой своеобразный метаморфизированный спороносный побег.

Семязачатки располагаются не открыто, как у голосеменных, а в нижней части *пестика* (образован сросшимися плодолистиками (*макроспорофиллами*) или одним плодолистиком) – *завязи*, которая представляет собой своего рода влажную камеру, надежно защищающую семязачатки от высыхания, перепада температур и поедания животными.

Пылинки при опылении попадают не на семязачатки, а на *рыльце* (верхняя часть пестика), которое содействует улавливанию и удержанию пылинок (часто отдельное, перистое, липкое и т.д.), а часто и стимулирует или тормозит их прорастание (благодаря белковому слою – *пелликуле*).

Цветки часто имеют хорошо развитый *околоцветник* (венчик и чашечку), который защищает тычинки и пестики от повреждений (механических, температурных и т.д.) и помогает опылению, привлекая насекомых (энтомофилия), а иногда даже птиц и летучих мышей.

#### 2. *Наличие плодов.*

В результате оплодотворения из завязи и других частей цветка образуются плоды. Помимо главной функции предохранения формирующихся семян от разного рода неблагоприятных воздействий внешней среды, плод очень часто играет активную роль в расселении растений (благодаря наличию крылаток, «парашютиков», прицепков и т.д.).

#### 3. *Гаметофитное поколение крайне редуцировано.*

Гаметофит, потерявший самостоятельность уже у голосеменных, у покрытосеменных подвергся еще большему упрощению – вообще лишен половых органов (архегониев и антеридиев).

Спорофиты – хорошо развитые растения (деревья, кустарники, лианы и травы), которые имеют вегетативные (корни, стебли, листья) и репродуктивные (цветки, плоды) органы.

#### 4. *Двойное оплодотворение.*

Один из двух спермиев, образующихся в пыльцевой трубке, сливается с яйцеклеткой (оплодотворение), другой соединяется с двумя центральными ядрами женского гаметофита (зародышевого мешка). Из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) образуется зародыш, из триплоидного центрального ядра – питательная ткань *эндосперм*.

Биологический смысл двойного оплодотворения заключается в том, что этим достигается существенная экономия энергетических и пластических ресурсов, так как в отличие от голосеменных, где довольно мощный гаплоидный эндосперм развивается независимо от процесса оплодотворения, у покрытосеменных триплоидный эндосперм образуется лишь в случае оплодотворения.

5. В проводящей системе основными элементами стали *трахеи* (сосуды), что значительно ускорило движение воды и минеральных веществ.

Во флоэме ситовидные клетки (без клеток-спутниц), обычные у прочих отделов растений, заменяются *члениками* ситовидных трубок с *клетками-спутницами*.

6. Для большинства характерно симподиальное ветвление побегов, а также моноподиальное и ложнодихотомическое.

Покрытосеменные растения играют важную роль в жизни биосферы и человека. Они поглощают огромное количество CO<sub>2</sub> и обогащают атмосферу кислородом; оказывают огромное влияние на климат и процессы почвообразования; образуют органическое вещество, которое используется всеми живыми организмами.

Человек использует покрытосеменные в пищу (зерновые, овощи, плодово-ягодные), на корм скоту (кормовые), в качестве сырья для промышленности, в качестве топлива, лекарственного сырья, в декоративных целях и т.п.



### 3.3 Репродуктивные органы покрытосеменных растений.

#### 3.3.1 Цветок.

*Цветок* – орган семенного размножения покрытосеменных растений, представляющий собой видоизмененный спороносный побег, в котором совмещены процессы бесполого и полового размножения.

По месторасположению цветок бывает верхушечным или боковым, т.е. выходящим из пазухи прицветного листа (*прицветника*). К стеблю цветок прикрепляется *цветоножкой*, если цветоножка укорочена или отсутствует, то цветок называется *сидячим*. Верхняя расширенная часть цветоножки, к которой прикрепляются все части цветка, называется *цветоложем*. Цветоложе может иметь различные размеры и форму – удлинненную, плоскую, выпуклую, вогнутую. У некоторых растений в результате срастания цветоложа и нижних частей покрова и тычинок образуется *гипантий*. Гипантий характерен для представителей семейства розовые и многих видов семейства бобовые, может иметь разнообразную форму (блюдцевидную, шаровидную, бокаловидную, воронковидную и др.) и иногда участвует в образовании плода (например, *шиповник*).

Стерильная часть цветка представлена *околоцветником*, который является его покровом, защищающим тычинки и пестики. Околоцветник представлен *чашечкой* и *венчиком*.

*Чашечка* состоит из совокупности *чашелистиков*, образующих наружный круг околоцветника (в процессе эволюции чашелистики возникли из верховых листьев). Число чашелистиков в цветке варьирует от двух (семейство *маковые*) до неопределенного числа (семейство *чайные*), но у большинства двудольных покрытосеменных их чаще четыре или пять. Чашечка может быть *раздельнолистной*, состоящей из свободных чашелистиков (например, *лютик*, *вишня*), и *сростнолистной* – из сросшихся между собой на большем или меньшем протяжении чашелистиков (например, *наперстянка*, *горох*). В сростнолистной чашечке выделяют трубку чашечки и зубцы, или лопасти и доли в зависимости от степени срастания чашелистиков. Иногда чашечка имеет два круга чашелистиков, в этом случае наружный круг называется *подчашием* (например, *земляника*, *лапчатка*). Чашечка обычно выполняет функцию защиты внутренних частей цветка до раскрытия бутона, как правило, она сохраняется и во время цветения (в некоторых случаях чашечка опадает при распускании цветка, что особенно характерно для семейства *маковые*). В некоторых случаях чашечка остается после цветения и служит вместилищем для плодов (например, семейство *яснотковые*). Чашечка, как правило, зеленого цвета, но иногда ярко окрашена и выполняет роль венчика, который в этом случае нередко редуцирован до нектарников (например, *живокость*, *аконит*, *морозник*).

*Венчик* состоит из совокупности *лепестков*, образующих внутренний круг околоцветника (в процессе эволюции в большинстве случаев лепестки произошли из тычинок). Венчик обычно ярко окрашен, что привлекает насекомых-опылителей. Пластинка лепестка чаще не дифференцирована, но иногда четко подразделяется на две части: нижнюю суженную – *ноготок*, и верхнюю, называемую *пластинкой* (например, семейство *гвоздичные*). Обычно все лепестки

венчика более или менее одинаковы, но у некоторых специализированных семейств различаются по величине и форме (например, семейство *фиалковые*, *бобовые*). Венчик может быть *раздельнолепестным* (например, *вишня*, *яблоня*) и *сростнолепестным* (например, *яснотка*, *вероника*). В сростнолепестных венчиках различают нижнюю сросшуюся часть, называемую *трубкой*, и верхнюю расширенную – *отгиб*. Место перехода трубки венчика в отгиб называется *зевом*. В зеве иногда располагаются различного рода выросты и придатки (например, семейство *бурачниковые*, *гвоздичные*, *горечавковые*). Иногда отгиб не выражен и венчик состоит из трубки и зубцов (например, *колокольчики*).

По наличию чашечки и венчика выделяют *двойной околоцветник* (состоит из чашечки и венчика) и *простой околоцветник* (состоит из чашечки или венчика). Простой околоцветник может быть *чашечковидным*, состоящим из зеленых листочков (например, семейство *злаки*) или *венчиковидным*, состоящим из листочков, окрашенных в другой цвет (например, *тюльпан*). Простой околоцветник может быть *раздельнолистным* (например, *тюльпан*, *ветреница*) или *сростнолистным* (например, *ландыш*, *купена*).

Околоцветник может быть редуцирован и представлен в виде щетинок (например, *камыш*), волосков (например, *пушица*) или же может полностью отсутствовать (например, *ива*, *тополь*).

К репродуктивной части цветка относятся *тычинки* и *пестики*.

*Тычинка* состоит из суженной части – *тычиночной нити*, и расширенной части – *пыльника*. Пыльник состоит из двух половинок, соединенных *связником*, который является продолжением тычиночной нити. Каждая половинка пыльника несет два гнезда – микроспорангия. В микроспорангиях (*пыльцевых мешках*) происходит образование микроспор, из которых образуются *пыльцевые зерна*. После созревания пыльцы пыльники лопаются и пыльца рассеивается. Тычинки обычно располагаются в цветке в один-два круга, у некоторых растений (например, *кувшинка*, *кубышка*) – по спирали, могут быть свободными или сросшимися (например, у *зверобоя* тычинки срастаются в пучки, а у представителей семейства *бобовые* 9 тычинок срастаются, а одна остается свободной). Как правило, число тычинок постоянно для вида, но изредка, например, у рода *адокса* их может быть 4, 5 или 6. Относительно друг друга тычинки в цветке бывают равные или неравные. Совокупность тычинок одного цветка называется *андроцеум*. В женских однополых цветках андроцеум отсутствует. У некоторых видов часть тычинок теряет свою первоначальную функцию, становится стерильной и превращается в так называемые *стаминодии*.

*Пестик* возникает из плодолистика (мегаспорофилла, несущего семязачатки) или сросшихся плодолистиков. Может быть простым, состоящим из одного плодолистика, и сложным – из нескольких сросшихся плодолистиков. Пестик состоит из *рыльца*, *столбика* и разросшейся *завязи*. *Рыльце* – расширенная часть на верхушке столбика, предназначенная для принятия пыльцы. Поверхность рыльца покрыта липкой жидкостью и имеет различные приспособления для более эффективного улавливания пыльцы: выросты в виде сосочков, короткие, густо переплетенные волоски. *Столбик* – цилиндрическая часть пестика, соединяющая рыльце и верхушку завязи (столбик простого пестика называется

*стилодием*). У многих растений столбик не развит, рыльце сидячее, находится на завязи (например, *мак*). *Завязь* – расширенная нижняя часть пестика, внутри которой находятся *семязачатки*. Выполняет функцию влажной камеры, предохраняющей семязачатки от высыхания, поедания их насекомыми и отчасти от резких колебаний температуры. По числу гнезд (поло, в которых расположены семязачатки, завязь бывает одно- и многогнездной. Место прикрепления семязачатков в завязи называется *плацентой*. В зависимости от положения завязи по отношению к другим частям цветка выделяют: *верхнюю* завязь, при которой прочие части цветка находятся под ней, она расположена на цветоножке свободно, не срастаясь с другими частями цветка (например, *тюльпан, вишня*), *нижнюю* завязь, при которой части цветка располагаются над завязью и нижние их части срастаются с ее наружной стенкой (например, *ослиник, огурец*) и *полунижнюю* завязь, при которой части цветка срастаются с нею примерно до половины (например, *камнеломка*). Совокупность плодолистиков одного цветка, образующих один или несколько пестиков называется *гинецеем*. Гинецей, состоящий из одного простого пестика, называется *монокарпным* (например, представители семейства *бобовые*). Гинецей, состоящий из двух и более самостоятельных простых пестиков, называется *апикарпным* (например, *земляника, малина, лютик*). Гинецей, состоящий из одного сложного пестика, называется *ценокарпным* (например, *яблоня, мак, томат*).

У некоторых растений в результате срастания цветоножки, нижних частей околоцветника и андрогнея образуется особая структура, называемая *гипантием*. Гипантий может быть разнообразной формы и иногда участвует в формировании плода (например, представители семейства *розовые*).

Для цветков насекомоопыляемых растений характерно наличие *нектарников* выделяющих нектар. Нектарники имеют различное происхождение (из тычинок, лепестков и их частей, частей пестика, выросты цветоножки) и форму: участки железистой ткани на внутренней поверхности гипантия, на базальной части тычиночных нитей, отдельные железки в виде бугорков и кольцеобразных валиков между тычинками и пестиком и т.д. У некоторых растений нектар скапливается в полем удлиненном выросте чашелистика или лепестка, называемым *шпорцем* (например, *живокость, любка*).

По особенностям симметрии цветки делят на *актиноморфные*, или правильные, через которые можно провести две и более плоскостей симметрии (например, представители семейства *звездчатые*, *капустные*), *зигоморфные*, через которые можно провести только одну вертикальную плоскость симметрии (например, представители семейства *бобовые, злаковые, яснотковые*), и *асимметричные*, через которые нельзя провести ни одной плоскости симметрии (например, *валериана лекарственная, канна*).

### **3.3.2 Соцветия.**

Цветки на побеге могут располагаться поодиночке или группами. В тех случаях, когда цветки располагаются группами, образуются соцветия. *Соцветием* называют часть побега, побег или систему специализированных побегов, несущих цветки. Соцветия свойственны большинству цветковых растений. Био-

логический смысл возникновения соцветия заключается в возрастающей вероятности опыления цветков как у энтомофильных, так и анемофильных растений.

Соцветие состоит из *главной оси* (ось соцветия) и *боковых осей*. Боковые оси могут ветвиться в различной степени или быть неразветвленными. На конечных разветвлениях боковых осей (цветоножках) находятся цветки. На осях соцветий есть узлы и междоузлия. В узлах соцветия располагаются листья, сильно видоизмененные листья называются *прицветниками*, а расположенные в узлах цветоножек – *прицветнички*.

В зависимости от степени разветвления осей соцветия делят на *простые* и *сложные*. У простых соцветий боковые оси не разветвлены и являются цветоножками, на которых расположены одиночные цветки. У сложных соцветий на главной оси расположены разветвленные боковые оси, т.е. оси несущие частные соцветия.

В зависимости от особенностей ветвления соцветия подразделяются на *ботрические* (моноподиальные), для которых характерно моноподиальное ветвление и *цимозные* (симподиальные), для которых характерно симподиальное ветвление конечных частных соцветий. Ботрические соцветия могут быть как открытыми (главная ось обладает неограниченным ростом и цветки располагаются сбоку от морфологической верхушки), так и закрытыми (главная ось заканчивается верхушечным цветком). Цимозные соцветия всегда закрытые.

В справочниках и определителях растений при классификации соцветий учитывают два признака: характер ветвления и способ нарастания. Выделяют:

- простые ботрические соцветия – соцветия, у которых боковые оси не ветвятся и представляют собой цветоножки, заканчивающиеся цветками, или же отсутствуют (в таком случае цветки сидячие). Такие соцветия различаются по длине и форме главной оси, а также по наличию или отсутствию цветоножек (*кисть, щиток, зонтик, головка, колос, сержка, початок, корзинка*);

- сложные ботрические соцветия – соцветия, у которых на боковых осях располагаются частные соцветия (*метелка, сложный щиток, сложная кисть, сложный колос, сложный зонтик*);

- цимозные соцветия – сложные закрытые соцветия, у которых главная ось не выражена, а боковые соцветия имеют симподиальное ветвление. В зависимости от числа боковых осей цимозные соцветия разделяют на три основных типа:

- *монохазий* – на каждой предыдущей оси развивается лишь одна ось следующего порядка. В зависимости от особенностей ветвления бокового соцветия различают два типа монохазиев: *завиток* (последующие оси закладываются лишь с одной стороны) и *извилину* (последующие оси поочередно закладываются справа и слева);

- *дихазий* – на каждой оси имеется по две оси следующего порядка. К дихазиям относятся *развилка* и *двойной завиток*;

- *плейохазий* – от каждой оси отходят несколько осей следующего порядка;

- тирсы – разветвленные закрытые или открытые соцветия, у которых главная ось нарастает моноподиально, а боковые оси несут симподиальные соцветия. Внешне тирсы схожи с кистью, колосом, сережкой, зонтиком или головкой.

## Примерный перечень вопросов к экзамену

1. Биология как совокупность наук о живой природе. Задачи, предмет и объекты изучения. Классификация биологических наук. Структурно-функциональные уровни организации живой природы.
2. Свойства живых организмов. Возникновение и многообразие жизни на Земле.
3. Клетка – структурная и функциональная единица живых организмов. Формы, размеры, химический состав. Основные положения клеточной теории.
4. Строение растительной клетки. Особенности образования и строения клеточной оболочки, ее свойства и функции.
5. Строение растительной клетки. Строение вакуоли и ее функции. Осмос, осмотическое и тургорное давление. Плазмолиз и деплазмолиз.
6. Строение растительной клетки. Особенности строения органоидов, их размещение в клетке и выполняемые функции.
7. Сравнительная характеристика растительной, животной и грибной клеток; эукариотической и прокариотической.
8. Деление клеток (амитоз, митоз, мейоз). Характеристика основных стадий. Место в жизненном цикле.
9. Систематика как наука о разнообразии организмов. Основные системы. Основные таксономические категории. Бинарная номенклатура.
10. *Вирусы*. Общая характеристика: строение вирусных частиц, размножение. Разнообразие вирусов и их значение в природе.
11. *Бактерии*. Общая характеристика: строение, размножение, питание. Разнообразие бактерий и их значение в природе.
12. *Грибы*. Общая характеристика: систематика, строение клетки и мицелия, размножение, питание. Экологические группы. Значение в природе.
13. *Водоросли*. Общая характеристика: систематика, строение клетки и тела, питание, размножение. Экологические группы и значение водорослей в природе.
14. *Лишайники*. Особенности строения, размножения, питания. Типы слоевищ. Разнообразие лишайников, экологические группы и значение в природе.
15. *Высшие растения*. Общая характеристика: понятие, происхождение, особенности строения и жизненного цикла.
16. Растительные ткани: понятие, классификация. Особенности строения, выполняемые функции и расположение различных видов тканей в органах растений.
17. Вегетативные органы растений. Корень: понятие, основные свойства, выполняемые функции. Морфология корня. Виды корней и корневых систем. Основные видоизменения корня.
18. Вегетативные органы растений. Побег: понятие, строение. Виды и функции стебля. Строение, функции и виды почек. Ветвление побега. Основные видоизменения побега.
19. Вегетативные органы растений. Лист: понятие, функции, морфология, разнообразие. Листорасположение. Основные видоизменения.

20. *Моховидные*. Происхождение, особенности строения и цикла развития. Представители, места произрастания и значение в природе.
21. *Хвощевидные*. Происхождение, особенности строения и цикла развития. Представители, места произрастания и значение в природе. Виды, занесенные в Красную книгу Республики Беларусь.
22. *Плауновидные*. Происхождение, особенности строения и цикла развития. Представители, места произрастания и значение в природе. Виды, занесенные в Красную книгу Республики Беларусь.
23. *Папоротниковидные*. Происхождение, особенности строения и цикла развития. Представители, места произрастания и значение в природе. Виды, занесенные в Красную книгу Республики Беларусь.
24. *Споровые и семенные растения*. Общая характеристика: понятие, особенности строения и жизненного цикла.
25. *Голосеменные*. Происхождение, особенности строения и цикла развития. Представители, места произрастания и значение в природе. Виды, занесенные в Красную книгу Республики Беларусь.
26. *Покрытосеменные*. Происхождение, особенности строения и цикла развития. Представители, места произрастания и значение в природе. Виды, занесенные в Красную книгу Республики Беларусь.
27. *Одnodольные и двудольные растения*. Сравнительная характеристика. Основные представители и их значение в жизни человека.
28. *Репродуктивные органы высших растений*. Цветок: его строение и функции. Процессы, происходящие в цветке. Типы соцветий.
29. *Семена*: понятие, образование, строение, классификация. Прорастание семян. Способы распространения.
30. *Плоды*: понятие, образование, строение, классификация. Способы распространения.

## СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

### Основная

1. Барабанов, Е. И. Ботаника : учебник для студ. высш. учеб. заведений / Е. И. Барабанов, С. Г. Зайчикова. – 3-е изд., стер. – М. : Издательский центр «Академия», 2010. – 448 с.
2. Долгачева, В. С. Ботаника : учеб. пособие для студ. высш. пед. учеб. заведений / В. С. Долгачева, Е. М. Алексахина. – М. : Издательский центр «Академия», 2003. – 416 с.
3. Лісаў, М. Дз. Батаніка з асновамі экалогіі : вучэб. дапам. / М. Дз. Лісаў. – Мінск : Выш. школа, 1998. – 338 с.

### Дополнительная

4. Билич, Г. Л. Биология. Полный курс. В 3-х т. Том 2. Ботаника / Г. Л. Билич, В. А. Крыжановский. – М. : Издательский дом «ОНИКС 21 век», 2002. – 544 с.
5. Билич, Г. Л. Универсальный атлас. Биология. В 3-х кн. Кн. 2. Вирусы. Прокариоты. Растения. Грибы. Слизевики. Животные (сравнительная анатомия) / Г. Л. Билич, В. А. Крыжановский. – М. : Издательский дом «ОНИКС 21 век», 2005. – 1136 с.
6. Яковлев, Г. П. Ботаника : учеб. для фармац. институтов и фармац. фак. мед. вузов / Г. П. Яковлев, В. А. Челомбитько. – М. : Высш. школа, 1990. – 367 с.

### Учебно-методическая и справочная литература к лабораторным занятиям

7. Гордеева, Т. Н. Практический курс систематики растений : учеб. пособие для студентов биол. спец. пед. ин-тов / Т. Н. Гордеева [и др.]. – М. : Просвещение, 1986. – 224 с.
8. Гордеева, Т. Н. Практический курс систематики растений: пособие для пед. ин-тов / Т. Н. Гордеева [и др.]. – М. : Просвещение, 1971. – 319 с.
9. Горбунова, Н. П. Малый практикум по низшим растениям / Н. П. Горбунова [и др.]. – М. : Высшая школа, 1967. – 236 с.
10. Дорохина, Л. Н. Руководство к лабораторным занятиям по ботанике с основами экологии / Л. Н. Дорохина, А. С. Нехлюдова. – М. : Просвещение, 1986. – 143 с.
11. Лисов, Н. Д. Ботаника с основами экологии: Практикум : учеб. пособие для вузов / Н. Д. Лисов. – Минск : Выш. шк., 1991. – 106 с.
12. Красная книга Республики Беларусь: редкие и находящиеся под угрозой исчезновения виды дикорастущих растений / гл. редкол. : И. М. Качановский (предс.), М. Е. Никифоров, В. И. Парфенов [и др.]. – 4-е изд. – Минск : Беларус. Энцыкл. імя П. Броўкі. – 2015. – 448 с.
13. Определитель высших растений Беларуси / Под ред. В. И. Парфенова. – Минск, 1999. – 472 с.

