

The background of the entire page is a detailed, light green illustration of plant tissue cells, showing various shapes and sizes of cells with distinct cell walls and some internal structures like chloroplasts.

ПРАКТИКУМ
ПО
АНАТОМИИ
РАСТЕНИЙ

ПРАКТИКУМ ПО АНАТОМИИ РАСТЕНИЙ

ИЗДАНИЕ ТРЕТЬЕ,
ПЕРЕРАБОТАННОЕ И ДОПОЛНЕННОЕ

Под редакцией
проф. Д. А. Транковского

Допущено Министерством высшего и среднего
специального образования СССР
в качестве учебного пособия
для студентов
биологических специальностей
высших учебных заведений



МОСКВА «ВЫСШАЯ ШКОЛА» 1979

ББК 28.56
П69

БАРЫКИНА Р. П., КОСТРИКОВА Л. Н., КОЧЕМАРОВА И. П.,
ЛОТОВА Л. И., ТРАНКОВСКИЙ Д. А., ЧИСТЯКОВА О. Н.

Рецензент:
кафедра ботаники ЛГУ (зав. кафедрой —
проф. В. К. Василевская)

Практикум по анатомии растений: Учеб. пособие
П69 для студентов биол. спец. вузов /Барыкина Р. П.
Кострикова Л. Н., Кочемарова И. П. и др.: Под ред.
Транковского Д. А.— 3-е изд., перераб. и доп.— М.:
Высш. школа, 1979.—224 с., ил.

В пер.: 55 к.

Практикум по анатомии растений представляет собой третье издание учебного пособия для студентов биологических факультетов университетов и педагогических институтов.

Он содержит описания объектов для изучения строения клеток, тканей и вегетативных органов растений, рекомендации по сбору материала и методике приготовления препаратов.

По сравнению с предыдущими изданиями практикум существенно переработан и расширен, особенно раздел о строении многолетних органов растений; сделано много новых оригинальных иллюстраций.

П $\frac{21006-339}{001(01)-79}$ 73—79

2004000000

581.4
ББК 28.56

От авторов

Книга представляет собой учебное пособие к практической части курса анатомии растений. Создавая это пособие, авторы ставили своей задачей не только ознакомить студентов со строением растений, но и привить им навыки самостоятельного исследования. Большое внимание в пособии отведено методике приготовления препаратов и технике рисунка, так как зарисовка препарата — не только способ фиксирования результатов наблюдения, но и активный метод исследования.

Практикум подготовлен коллективом преподавателей кафедры высших растений биологического факультета Московского государственного университета. Разделы «Микроскоп», «Деление ядра и клетки», «Стебель» написаны Д. А. Транковским, «Клетка» — О. Н. Чистяковой, «Оболочка» и «Ткани» — И. П. Кочемаровой, «Стебель древесных растений» — Л. И. Лотовой, «Корень» — Р. П. Барыкиной, «Лист» — Л. Н. Костриковой. Практикум иллюстрирован в основном оригинальными рисунками, изготовленными авторами. В нем использованы также иллюстрации, сделанные И. А. Борзовой, Г. Б. Кедровым.

В конце практикума приложен краткий перечень необходимых для работы инструментов и реактивов и приведены рецепты их приготовления.

Для нового издания «Практикум по анатомии растений» существенно переработан и расширен. В него внесены описания новых объектов, сделан ряд рисунков.

Авторы глубоко признательны сотрудникам кафедры ботаники Ленинградского университета за все замечания, большинство которых учтено при подготовке рукописи к печати.

ВВЕДЕНИЕ

Анатомия растений представляет собой раздел ботаники, в котором рассматривается внутреннее строение растений. Термин «анатомия», происходящий от греческого слова «анатоме», что значит рассечение, указывает на метод изучения строения растений. Этот метод применяется и в анатомии животных, но анатомия животных изучает топографию и внешнее строение внутренних органов, а анатомия растений — строение тканей и органов на клеточном уровне.

Поскольку размеры клеток измеряются микрометрами ($1 \text{ мкм} = 0,001 \text{ мм}$), они недоступны для наблюдения невооруженным глазом и для их изучения необходим специальный оптический инструмент — микроскоп. В этом отношении анатомия растений сходна с гистологией — зоологической наукой, цель которой — также изучение недоступных невооруженному глазу клеточных структур и тканей животных организмов.

Практические занятия по анатомии растений знакомят студентов с разнообразием строения клеток, тканей и вегетативных органов.

Микроскопическое изучение некоторых объектов возможно на тотальных препаратах, т. е. на частях растений, взятых целиком. Однако число таких объектов невелико. Поэтому исследование растений в основном проводится на срезах, изготавливаемых студентами, или на постоянных, заранее приготовленных препаратах.

МИКРОСКОП

Микроскоп представляет собой оптико-механический прибор, позволяющий получать сильно увеличенное изображение рассматриваемого предмета, размеры которого лежат далеко за пределами разрешающей способности невооруженного глаза. Человек с нормальным зрением различает две точки как две или две линии как две, а не одну, лишь в том случае, если расстояние между ними не менее 0,1 мм, т. е. 100 мкм. Таким образом, разрешающая способность глаза невелика. При работе с лучшими оптическими приборами расстояние между двумя точками или линиями, на котором они не кажутся слившимися, сокращается до десятых долей микрометра. Иными словами, разрешающая способность световых микроскопов в 300—400 раз выше разрешающей способности невооруженного глаза.

Полезное увеличение современных оптических микроскопов¹ достигает 1400 раз, выявляя при этом мельчайшие детали строения изучаемого объекта. Пользуясь различными методами (например, проекцией на экран), можно получить и значительно большие увеличения — в десятки тысяч раз, но никаких новых подробностей при этом наблюдать не удастся. Наоборот, многие мелкие детали утрачивают четкость. Это так называемое бесполезное увеличение.

В микроскопе (рис. 1) различают оптическую и механическую системы.

Оптическая система состоит из трех частей: осветительного аппарата, объектива и окуляра. Между объективом и окуляром расположена труба, или тубус. Все эти части строго центрированы и вмонтированы в штатив, представляющий собой механическую систему микроскопа. Штатив состоит из массивного основания, имеющего у большинства микроскопов подко-

¹ Кроме оптических существуют и электронные микроскопы, дающие увеличения в десятки и даже сотни тысяч раз.

вообразную форму, предметного столика, дуги, или тубусодержателя, и подающих механизмов, передвигающих тубус в вертикальном направлении.

Осветительный аппарат представлен конденсором с ирисовой диафрагмой и зеркалом. Конденсор располагается в кольце под столиком микроскопа. Он состоит из двух или трех линз, вставленных в цилиндрическую оправу. Конденсор служит для наилучшего освещения изучаемого препарата. Фронтальная линза конденсора может быть установлена вровень со столиком микроскопа или несколько ниже его.

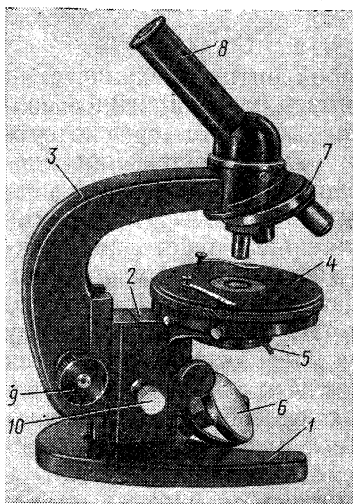


Рис. 1. Рабочий биологический микроскоп МБР-1:

1 — основание, 2 — коробка с микромеханизмом, 3 — тубусодержатель, 4 — предметный столик с клеммами, 5 — конденсор с диафрагмой, 6 — зеркало, 7 — револьвер с объективами, 8 — труба (тубус) с окуляром, 9 — винт грубой наводки (макрометрический), 10 — винт точной фокусировки (микрометрический)

располагается в кольце под столиком микроскопа. Он состоит из двух или трех линз, вставленных в цилиндрическую оправу. Конденсор служит для наилучшего освещения изучаемого препарата. Фронтальная линза конденсора может быть установлена вровень со столиком микроскопа или несколько ниже его.

В нижней части конденсора находится ирисовая диафрагма. Она представляет собой систему многочисленных тонких пластинок («лепестков»), подвижно укрепленных в круглой оправе. С помощью небольшого рычажка можно изменять размеры отверстия диафрагмы, которое всегда сохраняет центральное положение. Этим регулируется диаметр пучка света, идущего от зеркала в конденсор. Под диафрагмой укреплено кольцо, в которое

вставляется светофильтр обычно из матового стекла.

Под конденсором находится подвижно соединенная со штативом микроскопа вилка с зеркалом, одна сторона которого плоская, другая — вогнутая. Назначение зеркала — направлять лучи от источника света в конденсор. Это достигается сочетанием движений зеркала и вилки, которые можно вращать во взаимно перпендикулярных направлениях.

Пройдя через конденсор и преломившись в его линзах, лучи, идущие от источника света, освещают препа-

рит, лежащий на столике микроскопа, проходят сквозь него и далее в виде расходящегося пучка входят в объектив.

Частично закрывая нижнюю линзу конденсора, диафрагма задерживает боковые лучи, благодаря чему получается более резкое изображение объекта.

Плоская сторона зеркала употребляется при работе с объективами с большими увеличениями (60 \times , 90 \times), которые дают малые поля зрения и всегда требуют применения конденсора. Вогнутой стороной зеркала пользуются в тех случаях, когда работают с объективами, имеющими увеличения 8 \times , 10 \times , 20 \times , 40 \times .

Объектив представляет собой наиболее важную часть оптической системы. Он состоит из нескольких линз, направленных в металлическую гильзу. Объективы с большими увеличениями включают 8—10 линз и более. Объектив дает изображение объекта с обратным расположением частей. При этом он выявляет («разрешает») структуры, недоступные невооруженному глазу, с большими или меньшими подробностями в зависимости от качества объектива. Изображение строится объективом в плоскости диафрагмы окуляра, расположенного в верхней части трубы (тубуса) микроскопа. Оптические свойства объектива зависят от его устройства и качества линз (табл. 1). Наиболее сильные объективы дают

Таблица 1. Характеристика объективов-ахроматов, используемых для наблюдения в проходящем свете (длина трубы 160 мм)

Шифр	Система	Увеличение	Апертура	Рабочее расстояние, мм
ОС-37	Сухой	1,5 \times	0,05	74,6
ОМ-30	»	1 \times	0,03	32,02
ОМ-12	»	3,7 \times	0,11	27,7
М-42	»	8 \times	0,20	9,2
ОМ-5	»	10 \times	0,30	7,77
ОМ-27	»	20 \times	0,40	1,8
МШ	»	40 \times	0,65	0,6
ОМ-14	»	60 \times	0,85	0,41
ОМ-101	Масляная иммерсия	90 \times	1,25	0,12

120-кратные увеличения. На практических занятиях по анатомии растений обычно работают с объективами, увеличивающими в 8, 40, реже — 90 раз. Разрешающая

способность объектива 8 равна приблизительно 1,5 мкм, объектива 40 — 0,5 мкм и объектива 90 — около 0,25—0,30 мкм.

Большое значение при работе с микроскопом имеет рабочее расстояние объектива, т. е. расстояние от нижней (фронтальной) линзы объектива до объекта (до верхней поверхности предметного стекла). У объективов с 8-кратным увеличением это расстояние равно 9,2 мм; с 40-кратным — 0,6 мм. Поэтому желательно пользоваться покровными стеклами, толщина которых меньше рабочего расстояния. Нормальная толщина покровного стекла 0,17—0,18 мм.

Окуляр построен значительно проще объектива. Некоторые окуляры состоят лишь из двух линз и диафрагмы, вставленных в цилиндрическую оправу. Верхняя (окулярная) линза служит для наблюдения, нижняя («коллектив») играет вспомогательную роль, фокусируя изображение, построенное объективом. Диафрагма окуляра определяет границы поля зрения.

Окуляры Гюйгенса

<i>Шифр</i>	<i>Увеличение</i>	<i>Поле зрения,</i> <i>мм</i>
AM-6	4×	24
M-7	7×	18
M-10	10×	14
M-11	15×	8

Труба, или тубус, представляет собой полый цилиндр. На ее нижнем конце укреплен так называемый револьвер — вращающийся диск с гнездами, имеющими нарезку для ввинчивания объективов. Ход винтовой нарезки гнезд револьвера и объективов стандартизован, поэтому объективы подходят к микроскопам разных моделей.

Микроскоп сконструирован так, что препарат располагается между главным фокусом объектива и его двойным фокусным расстоянием. В трубе микроскопа, в плоскости диафрагмы окуляра, находящейся между главным фокусом и оптическим центром верхней линзы окуляра, объектив строит действительное увеличенное обратное изображение предмета. Действуя как лупа, верхняя линза или система линз окуляра дает мнимое прямое увеличенное изображение. Таким образом, изображение, которое получается с помощью микроскопа, оказывается дважды увеличенным и обратным по отно-

нению к изучаемому предмету (рис. 2). Общее увеличение микроскопа при нормальной (160 мм) длине трубы равно увеличению объектива, умноженному на увеличение окуляра.

То, что наблюдатель имеет дело с мнимым, а не действительным изображением, существенного значения не имеет. Это изображение можно не только видеть, но также измерить, зарисовать и сфотографировать. Некоторое неудобство возникает из-за того, что изображение обратное, а не прямое. Поэтому, если нужно рассмотреть левую часть лежащего под микроскопом препарата, его приходится передвигать вправо, и наоборот.

Круглый или квадратный предметный столик имеет в центре отверстие, в которое входит верхняя часть конденсора. У микроскопа МБР-1 круглый столик состоит из двух частей: нижней, неподвижно соединенной с основанием, и верхней, которую можно передвигать на ограниченное расстояние вперед, назад, вправо и влево. Для этого служат два винта, расположенные по бокам столика. С их помощью можно центрировать столик по отношению к оптическим системам и слегка передвигать препарат, что важно при работе с большими увеличениями.

Препарат закрепляют двумя пружинящими клеммами, вставленными в отверстия столика. У некоторых современных микроскопов, предназначенных для тонких исследований, столики снабжены препаратопроводителями. У микроскопов, служащих для учебных целей, их нет.

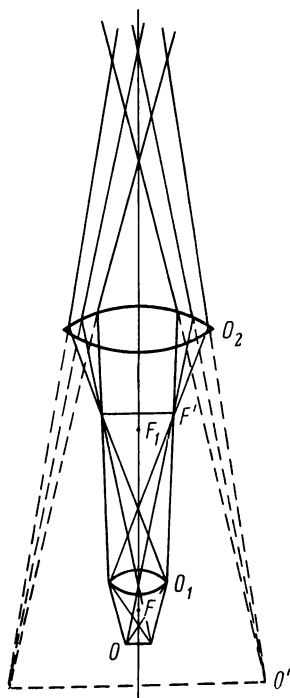


Рис. 2. Схема хода лучей в микроскопе:

O — объект, O_1 — объектив, O_2 — окуляр, F — главный фокус объектива, F_1 — главный фокус окуляра, F' — обратное действительное изображение объекта, O' — прямое мнимое изображение, образуемое окуляром

Дуга, или тубусодержатель, подвижно соединена со штативом. С помощью подающих механизмов ее можно передвигать по вертикали для наведения на фокус. У большинства современных микроскопов эти механизмы (винты) укреплены в основании штатива.

У микроскопов с вертикальной трубой дуга сочленена с основанием при помощи шарнира, позволяющего ставить трубу в наклонное положение. У таких микроскопов предметный столик соединен с дугой и меняет положение при наклоне трубы. Подающие механизмы в этих моделях (М-9, М-10) размещены в верхней части дуги. У моделей МБР-1, МБИ-3, МБИ-4 столик неподвижно соединен с основанием микроскопа (см. рис. 1), труба установлена под некоторым углом по отношению к столику; в нижней части трубы имеется призматическое устройство, меняющее ход лучей, идущих от объектива.

Грубая фокусировка осуществляется с помощью макрометрического винта (кремальеры), состоящего из вращаемого зубчатого колеса, входящего в пазы рейки с гребенчатой нарезкой. У микроскопа М-10 эта рейка скреплена с трубой, поэтому труба может передвигаться в вертикальном направлении, а дуга остается неподвижной. У микроскопа МБР-1 зубчатая рейка кремальеры, соединенная с основанием микроскопа, неподвижна, а вращающаяся ось с зубчатой нарезкой, расположенная в нижней части дуги, передвигается вместе с дугой. Тонкая фокусировка осуществляется микрометрическим винтом, который построен по принципу взаимодействующих шестерен разного диаметра, подобно имеющимся в часовом механизме. Это дает возможность опускать или поднимать трубу на расстояния, измеряемые микрометрами. На барабане микрометрического винта нанесены деления. Передвижение на одно деление соответствует подъему или опусканию трубы на 2 мкм. При полном обороте винта труба передвигается на 100 мкм.

Механизмы макрометрической и особенно микрометрической подачи изготавливаются очень точно и требуют осторожного обращения. Вращать винты следует плавно, без рывков и применения силы.

Работа с микроскопом

1. Работать с микроскопом следует всегда сидя. Высота табурета или стула должна быть такой, чтобы на-

блюдатель, сидя прямо, вплотную к столу, мог бы работать без напряжения.

2. С правой стороны от наблюдателя на свободном участке стола должны находиться необходимые инструменты (препаровальные иглы, бритва), предметные и покровные стекла, капельницы с реактивами, альбом для зарисовок.

3. Микроскоп устанавливают прямо перед собой и во время работы не сдвигают. Зеркало микроскопа должно быть направлено к источнику света.

4. Начиная работу, прежде всего нужно добиться равномерного освещения поля зрения. Для освещения можно использовать естественный рассеянный свет (не прямой солнечный) или искусственный — от электрической лампы, лучше молочной или матовой. Лучшее освещение дают специальные осветители (ОИ-7, ОИ-19, ОИ-9М и др.).

Для правильного освещения следует:

а) установить фронтальную линзу конденсора на уровне столика микроскопа;

б) отодвинуть кольцо со светофильтром, находящееся под конденсором;

в) полностью открыть диафрагму;

г) установить объектив малого увеличения так, чтобы расстояние между ним и столиком микроскопа не превышало 1 см;

д) глядя в окуляр, движениями зеркала и вилки, в которой оно укреплено, направить свет так, чтобы прошедший через объектив расходящийся пучок лучей полностью и равномерно освещал поле зрения;

е) при работе с электрической лампой с прозрачным баллоном для равномерного освещения необходимо поставить на место матовый светофильтр.

5. Положить препарат на столик микроскопа и движением кремальеры установить трубу с объективом малого увеличения так, чтобы изображение объекта было хорошо видно.

Смотреть в микроскоп рекомендуется левым глазом, не закрывая правый.

6. Прежде чем перейти к работе с большим увеличением, необходимо поставить объект или интересующую часть объекта в центр поля зрения, так как при большом увеличении размер поля зрения сильно сокращается. После этого следует сменить объектив. Для этого,

не поднимая трубы, повертывают револьвер до тех пор, пока объектив большого увеличения не будет установлен строго вертикально относительно столика. О правильной установке объектива судят по легкому щелчку. После смены объектива в микроскопе обычно видно неясное изображение объекта. При отсутствии изображения осторожным движением кремальеры сначала нужно слегка поднять, а затем, если окажется необходимым, опустить тубус микроскопа. Появившееся неясное изображение фокусируют микрометрическим винтом, который можно повертывать не более чем на $1/2$ или $3/4$ полного оборота. Резкость изображения регулируют с помощью диафрагмы.

7. По окончании работы микроскоп снова переводят на малое увеличение и только после этого снимают препарат с предметного столика.

Уход за микроскопом

При работе с микроскопом необходимо соблюдать следующие правила:

1. Переносить микроскоп с места хранения на рабочий стол нужно двумя руками: одной рукой берут микроскоп за изгиб дуги, а другой — поддерживают основание. Это особенно важно при работе с микроскопами, имеющими наклонный тубус (МБР-1, МБИ-3), у которых подающие механизмы расположены в нижней части штатива и передвигают трубу вместе с дугой.

2. В случае каких-либо затруднений при обращении с револьвером и другими частями микроскопа не следует применять силу. Необходимо выяснить причины этих затруднений и устранить их с помощью преподавателя или квалифицированного мастера.

3. Особенно тщательно нужно следить за чистотой оптической системы микроскопа (осветительного аппарата, объективов, окуляров), предохранять их от механических повреждений (ударов, царапин), соприкосновения с жидкостями, особенно химически активными (кислоты, щелочи, различные растворители), применяемыми в качестве реактивов и сред для приготовления препаратов.

Совершенно недопустимо протирание линз пальцами, бумагой и т. п., так как оптическое стекло можно легко поцарапать. Даже небольшие царапины сильно снижают

оптические качества микроскопа. Слегка загрязненные линзы протирают сухой чистой тряпочкой из хлопчатобумажной ткани. Если грязь не удаляется, тряпочку смазывают бензином или смесью спирта с эфиром. Тряпочки для протирания объективов нужно хранить в закрытой банке, чтобы предохранить их от пыли.

4. По окончании работы протирают линзы и столик и, поставив объектив малого увеличения, убирают микроскоп в футляр или шкаф. Микроскоп можно оставить и на столе, обязательно накрыв его чехлом.

МИКРОТЕХНИКА

Работа бритвой

На практических занятиях по анатомии растений большинство объектов изучают на срезах, которые студенты делают бритвой от руки. Лучше всего пользоваться обычными «опасными» (парикмахерскими) бритвами. Для мягких объектов (листья, стебли травянистых растений) наиболее удобны бритвы с широкими лезвиями и сравнительно малым углом заточки. Для твердых объектов, например древесины, предпочтительнее бритвы с более узкими лезвиями и большим углом заточки.

Необходимо запомнить основные правила обращения с бритвой.

1. Употреблять бритву только для приготовления анатомических срезов, ни в коем случае не резать ею бумагу и не точить карандаши.

2. После работы бритву тщательно вытирают чистой сухой тряпочкой, при этом бритву следует класть на тряпочку обухом и держать большим и указательным пальцами лезвием вверх.

3. Не оставлять бритву открытой во избежание порчи лезвия о твердые предметы.

4. Бритву следует регулярно править и время от времени точить.

Правка и точка бритвы

Править бритву нужно перед началом каждого занятия, а при необходимости и в процессе работы. Правят бритву на ремне, натянутом на колодку, или на обычном

ремне, один конец которого закрепляют неподвижно, а другой натягивают левой рукой. На ремень наносят специальную пасту для правки бритв. Из имеющихся в продаже паст коричневого, зеленого или беловатого цвета предпочтительнее зеленая, содержащая окись хрома. При правке бритвы паста равномерно размазывается по ремню. Если ремень двусторонний (рис. 3), пасту наносят только на одну его сторону. Сначала бритву правят с пастой, а затем на чистой стороне ремня, чтобы окончательно отшлифовать заточенный край.

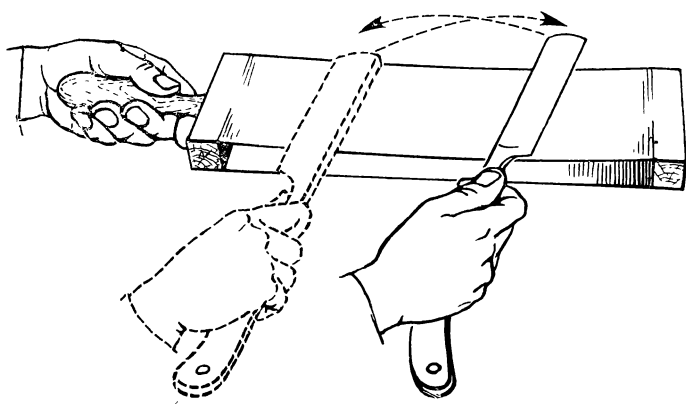


Рис. 3. Схема правки бритвы

Правка бритвы требует определенных навыков.

Бритву держат за «шейку» большим и указательным пальцами правой руки, остальные пальцы находятся на ручке бритвы. Лезвие кладут на ремень плашмя, заточенным краем к себе. Плотнo прижимая лезвие к ремню, его ведут обушком вперед (от себя). На конце ремня лезвие перевортывают, не отрывая от ремня, на 180° (через обушок), при этом положение руки не меняется. Нельзя перевортывать бритву через заточенный край лезвия, который очень легко повредить. После поворота бритву ведут в обратном направлении, опять обушком к себе. Обычно делают 20—30 таких движений.

Так как ремни, применяемые для правки бритв, обычно узкие, лезвие кладут на ремень под углом или перпендикулярно его длине. В первом случае бритву ведут

по ремню под углом, меняя при повороте угол наклона. Во втором случае ее ведут по ремню в косом направлении, от конца лезвия к его основанию, так чтобы весь заточенный край проходил по ремню.

Если на бритве образовались зазубрины или она сильно затупилась, ее необходимо наточить на специальном камне, поверхность которого должна быть ровной (без углублений и щербин). Для более быстрой и грубой заточки очень тупых лезвий или лезвий с зазубринами камень смачивают керосином, мыльной или чистой водой. Для более тонкой заточки пользуются вазелиновым или машинным маслом. Основные правила для точки бритв те же, что и для правки, но при точке бритву ведут лезвием вперед, прижимая ее к камню пальцами левой руки. Перевертывают бритву через обушок, иначе при неосторожном движении заточенный край лезвия может оказаться завернутым и бритва выйдет из строя. После точки бритву обязательно нужно править.

Изготовление срезов и препаратов

Так как свежий материал, необходимый для изучения, не всегда доступен, обычно пользуются материалом, фиксированным спиртом или формалином. Мягкие ткани растения при фиксации спиртом уплотняются. Такой материал легче резать. Если объект очень твердый, то после фиксации спиртом его хранят в смеси спирта и глицерина в отношении 3 : 1, 1 : 1 или в смеси из равных частей спирта, глицерина и воды.

Поверхность будущего разреза должна быть выровнена ножом или скальпелем. Мягкий, мнущийся материал зажимают между кусочками сердцевины бузины, пробки или пенопласта. Толщина среза зависит от цели исследования. Так, для рассмотрения общей картины строения вегетативных органов при малом увеличении микроскопа срезы могут быть значительно толще, чем для изучения мелких деталей их строения при большом увеличении.

Объект держат в левой руке тремя пальцами. Большой палец должен быть ниже верхушки объекта. Указательный палец служит опорой для бритвы, поэтому он должен быть почти на одном уровне с поверхностью будущего разреза (рис. 4). Для получения строго ориенти-

рованного поперечного среза, перпендикулярного продольной оси органа, объект держат вертикально, а бритву — горизонтально. Для изготовления продольных срезов концы объекта зажимают между указательным и большим пальцами и держат его горизонтально, так же как и бритву. При работе руки должны быть свободны, упираться в стол локтями не рекомендуется.

Взяв за «шейку» бритву большим и указательным пальцами правой руки заточенным краем к себе и положив лезвие на любую часть выровненной поверхности объекта, одним косым скользящим движением делают тонкий срез площадью в несколько квадратных миллиметров. При этом направление движения бритвы зна-

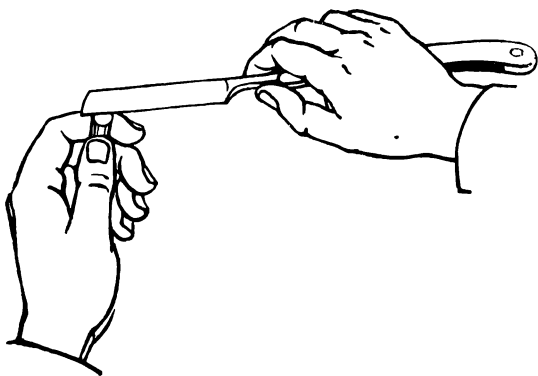


Рис. 4. Положение бритвы при изготовлении срезов

чения не имеет: ее можно вести слева направо и справа налево, т. е. от наружного конца лезвия к внутреннему или наоборот. Если нужно приготовить срез со всей поверхности объекта, резать начинают с края объекта. Не следует вести бритву под прямым углом к объекту, так как в этом случае мягкие ткани сильно сминаются. Нельзя также «пилить» бритвой, т. е. делать несколько коротких движений в разные стороны.

Срезы снимают с лезвия кисточкой или препаровальной иглой, не касаясь заточенного края бритвы. Срезы кладут на предметное стекло в воду и при малом увеличении микроскопа отбирают из них лучшие.

На практических занятиях обычно готовят временные препараты, заключая объект в жидкую среду, каплю

которой наносят на середину предметного стекла. Предварительно срезы можно обработать тем или иным реактивом. Затем под острым углом к предметному стеклу прикладывают покровное стекло, так чтобы оно касалось жидкости, и осторожно опускают его на предметное стекло. Нельзя опускать покровное стекло резко, так как в этом случае в жидкости, в которую погружен объект, может оказаться много пузырьков воздуха.

ОФОРМЛЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ НАБЛЮДЕНИЙ

На практических занятиях по анатомии растений большое внимание должно быть уделено рисунку. По образному выражению одного из классиков морфологии растений, С. Г. Навашина, «рисунок — это язык морфологии». Рисунок должен быть четким и понятным не только его автору, но и любому специалисту в этой области знания. Он должен с возможной полнотой отражать результаты наблюдения и трактовку исследованных структур.

Рисунок — это не только метод фиксирования результатов наблюдения, но и метод исследования, так как в процессе зарисовки препарат анализируется более внимательно и подробно.

Нерационально делать детальные рисунки с изображением всех клеток со срезов крупных, анатомически сложных объектов, таких, как вегетативные органы растений, так как при этом не выдерживаются масштабы изображения и рисунок не отражает истинной структуры клеток и тканей. В этих случаях делают схемы, на которых условно, с соблюдением масштаба обозначают расположение отдельных тканей. Схему строения органа рисуют обычно при малом увеличении микроскопа, детализированные рисунки отдельных клеток или небольших участков той или иной ткани — при большом увеличении. Наиболее точные рисунки делают с помощью рисовального аппарата, который прикрепляют к тубусу микроскопа. Рисунки, так же как и схемы, должны быть достаточно крупными, сделанными от руки (без линейки и циркуля). Схемы и детальные рисунки снабжают пояснительными надписями.

Для зарисовок необходимы альбом или отдельные листы (размером $1/8$ или $1/16$ стандартного чертежного

листа) плотной бумаги без линеек, графитовый простой карандаш средней твердости (Т, ТМ, Н, НВ), мягкая резинка.

В некоторых случаях можно пользоваться цветными карандашами, но предпочтительнее черно-белые рисунки и схемы.

Рисунки, сделанные на практических занятиях, облегчают освоение теоретического курса.

ВВОДНОЕ ЗАНЯТИЕ

ГЛУБИНА ПОЛЯ ЗРЕНИЯ. ЗНАЧЕНИЕ СВОЙСТВ СРЕДЫ, В КОТОРУЮ ЗАКЛЮЧЕН ОБЪЕКТ

При работе с микроскопом необходимо полно и правильно использовать все его возможности.

В микроскоп можно рассматривать не только поверхность объекта, но и внутреннюю его часть, так как свет, получаемый от источника, проходя через объект, освещает всю его толщу.

Опуская или поднимая тубус микроскопа, можно поставить в фокус и рассматривать любые участки объекта, находящиеся на разной глубине, т. е. получать «оптические сечения».

Резкость изображения участков, лежащих на разных уровнях,— глубина поля зрения— зависит от размеров отверстия диафрагмы. Уменьшая это отверстие (закрывая диафрагму), можно получить большую глубину поля зрения.

Четкость изображения существенно зависит от показателя преломления среды, в которую заключен объект. Показатели преломления среды и объекта не должны быть совершенно одинаковыми, так как в этом случае объект будет слишком прозрачным. Если показатель преломления объекта значительно больше, чем показатель преломления среды, объект будет выглядеть под микроскопом очень темным, так как часть преломленных и отраженных им лучей не попадет в объектив. Пузырьки воздуха, находящиеся в воде, глицерине или какой-либо иной среде, кажутся темными, черными или окруженными черной каймой.

Ниже приведены значения показателей преломления света для некоторых сред и объектов.

Среда	Показатель преломления	Объекты исследования	Показатель преломления
Воздух	1,00		
Вода	1,33	Клеточный сок	1,33—1,34
Глицерин-желатина .	1,41—1,42	—	
Лактофенол .	1,44—1,48	—	
Глицерин . . .	1,47	Оболочки клеток	1,48—1,49
Стекло	1,50	Клетчатка	1,50
Канадский бальзам .	1,52		

Для рассмотрения контуров клеток лучше всего использовать канадский бальзам; его показатель преломления очень близок показателю преломления оболочек клеток, состоящих из клетчатки. Канадский бальзам употребляют для изготовления так называемых постоянных, т. е. длительно сохраняющихся препаратов, при этом до заключения в бальзам срезы окрашивают специальными красителями, промывают спиртом и обезвоживают. Поскольку это связано с большой затратой времени, на практических занятиях по анатомии растений делают только временные препараты, большей частью неокрашенные, и в качестве сред для приготовления препаратов обычно употребляют воду, глицерин или лактофенол.

На вводном занятии следует ознакомиться с основными приемами работы с микроскопом, выявить значение среды, в которую заключен объект, значение глубины поля зрения и оптического сечения. Наиболее удобные объекты— споры и пыльцевые зерна.

Споры плауна булавовидного (*Lycopodium clavatum* L.)

Плаун — растение, встречающееся в хвойных лесах. Его споры можно приобрести в аптеке, где их продают под названием «ликоподий», или получить из колосков, собранных в лесу. Зрелые колоски подсушивают на бумаге, при этом споры высыпаются. Споры хранят сухими.

Препаровальной иглой сухие споры наносят на предметное стекло и, не накрывая покровным стеклом, рассматривают сначала при малом увеличении микроскопа в воздухе, т. е. в среде, показатель преломления света которой ниже показателя преломления оболочек спор (см. выше). В этом случае споры видны как темные уг-

ловатые образования с едва заметными скульптурными утолщениями оболочки.

Затем споры заключают в каплю лактофенола, показатель преломления которого лишь немного меньше показателя преломления оболочки споры, и накрывают покровным стеклом. Споры становятся прозрачными, с четко выраженной структурой оболочки.

Форму споры и строение ее оболочки рассматривают при большом увеличении микроскопа.

Споры развиваются внутри спорангия в результате редукционного деления ядер материнских клеток спор.

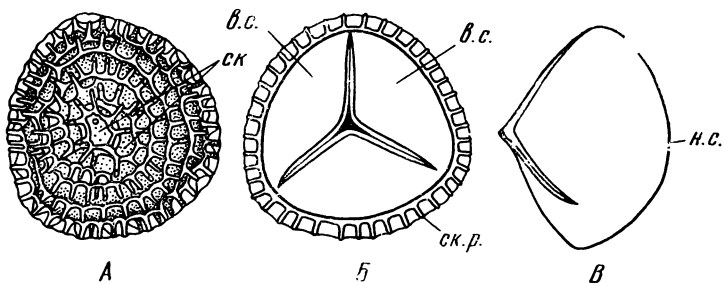


Рис. 5. Споры плауна. А — общий вид сверху; Б — спора с внутренней стороны; В — спора в боковом положении:

ск — скульптурный рисунок экзоспория в плане, ск. р. — скульптурные утолщения в разрезе, в. с. — внутренняя сторона споры, н. с. — наружная сторона споры

Из каждой клетки возникают четыре споры (тетрада спор). Спора представляет собой клетку в форме трехгранной пирамиды с выпуклым основанием. В тетраде каждая грань споры соприкасается с одной из граней трех остальных спор. Споры плауна очень мелкие, их размер 25—35 мкм в поперечнике.

Если спора обращена к наблюдателю выпуклой стороной, она имеет округло-треугольные очертания (рис. 5, А). Если выпуклая сторона обращена вниз, то хорошо видны три луча (трехлучевая щель разверзания), проходящие по ребрам пирамиды (рис. 5, Б). В боковой проекции спора имеет вид треугольника с широким углом на вершине и выпуклым основанием (рис. 5, В). По трем проекциям можно восстановить истинную объемную конфигурацию споры.

На поверхности споры при большом увеличении видна сетчатая скульптура. В узлах сеточки имеются утол-

щения, которые сверху кажутся кружками. При рассмотрении споры в боковом положении нетрудно установить, что сеточку составляют небольшие утолщения оболочки (экзоспория), имеющие вид столбиков. Скульптурные утолщения имеются на наружной поверхности споры и частично на ее внутренней стороне.

Задание. Зарисовать спору в трех положениях и скульптурные утолщения оболочки сверху и сбоку при большом увеличении микроскопа.

Пыльцевые зерна мальвы (*Malva sp.*)

Тычинки, срезанные из распустившихся цветков, фиксируют 90—96°-ным спиртом. Пыльца, высыпаящаяся из раскрытых пыльников, падает на дно сосуда. Взвесь этой пыльцы пипеткой переносят на предметное стекло. После испарения спирта в пыльцу добавляют каплю лактофенола и накрывают покровным стеклом.

Пыльцевые зерна мальвы очень крупные, шаровидные, их диаметр 0,3—0,5 мм. При малом увеличении микроскопа на поверхности пыльцевого зерна видны многочисленные шиповидные выросты (рис. 6). Переведя микроскоп на большое увеличение (объектив 40), объектив устанавливают с помощью микрометричного винта так, чтобы в фокусе оказалась верхняя часть сферической поверхности пыльцевого зерна. При этом его края будут не в фокусе и неясно видны. На поверхности пыльцевого зерна кроме шиповидных имеются и более мелкие выросты, точечные или бородавчатые утолщения, а также и округлые образования — поры, через которые при прорастании пыльцевого зерна выходит пыльцевая трубка. Пора имеет довольно сложное строение и затянута тонкой зернистой мембраной.

Опустив немного тубус микроскопа движением микрометричного винта, можно рассмотреть пыльцевое зерно в оптическом сечении. Скульптура поверхности пыльцевого зерна при этом не видна; в фокусе оказывается как бы его срез, в котором можно различить густое содержимое и оболочку, состоящую из двух слоев: наружного (экзина) и тонкого внутреннего (интина), тесно прилегающего к содержимому клетки. Выросты и шипы образованы наружным слоем экзины.

Задание. При большом увеличении зарисовать пыльцевое зерно с поверхности и в оптическом разрезе.

Вместо пыльцы мальвы можно использовать пыльцу других представителей семейства мальвовых: хатмы, алтея и др.

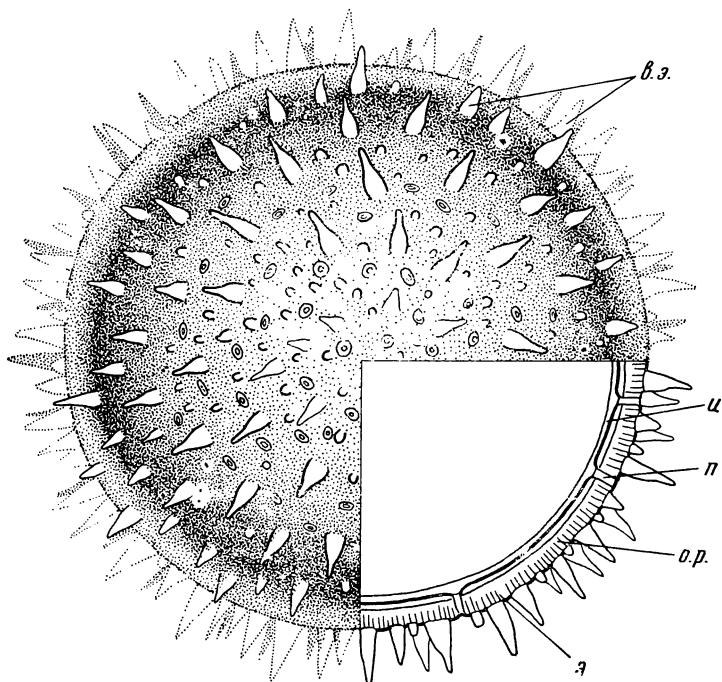


Рис. 6. Пыльцевое зерно мальвы (рис. И. А. Борзовой):

п — поры, *в. э.* — выросты экзины, *э* — экзина, *и* — интина, *о. р.* — оболочка в оптическом разрезе

Пыльца сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

Зрелые мужские шишки сосны подсушивают на бумаге. Высыпавшуюся из них пыльцу фиксируют спиртом.

Препаровальной иглой или пипеткой взвесь пыльцевых зерен переносят на предметное стекло в каплю лактофенола и накрывают покровным стеклом.

Пыльцевое зерно сосны (рис. 7) представляет собой округлую или овальную клетку с двумя мешковидными или пузыревидными выростами. Диаметр пыльцевых зерен сосны сильно варьирует, и на одном препарате могут встретиться пыльцевые зерна самых разных раз-

меров. Наибольший диаметр пыльцевого зерна достигает 100 мкм. Экзина, наружный слой которой образует воздушные мешки, имеет сетчатые утолщения. Мешки — своеобразное приспособление для переноса пыльцы по воздуху на большие расстояния.

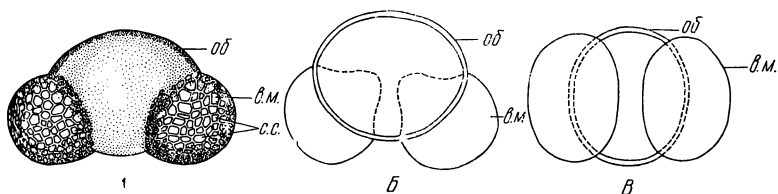


Рис. 7. Пыльцевое зерно сосны. А — общий вид; Б — в боковом положении; В — вид снизу:

об — оболочка, в. м. — воздушные мешки, с. с. — сетчатая скульптура оболочки

В препарате мешковидные выросты заполнены лактофенолом. В некоторых из них иногда сохраняются пузырьки воздуха, имеющие под микроскопом вид темных шариков. В препарате пыльцевые зерна выглядят различно, так как они могут быть по-разному ориентированы.

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать пыльцевое зерно сосны в разных положениях.

КЛЕТКА

Клетка представляет собой основную структурную единицу тела растения. У одноклеточных растений клетка осуществляет функции, характерные для всего организма: питание, дыхание, накопление и выделение веществ, размножение и т. д. Таковы некоторые водоросли и грибы. У многоклеточных растений эти функции выполняют комплексы клеток. Поэтому форма, строение и размеры клеток в многоклеточном организме очень разнообразны.

Типичная клетка состоит из протопласта, или живого содержимого, и окружающей его оболочки, которую часто называют стенкой, особенно в тех случаях, когда речь идет о клетках, соединенных между собой. Клетки без оболочки, имеющие один протопласт, называются голыми. Они встречаются у некоторых низших растений. Нередко клетки выполняют ту или иную функцию и после отмирания протопласта. В этих случаях клетка представлена только оболочкой.

Протопласт включает несколько компонентов, называемых органоидами или органеллами клетки. Важнейшие из них — цитоплазма, ядро, митохондрии и пластиды; последние встречаются только в клетках растений. Зеленые, фотосинтезирующие пластиды называют хлоропластами, желтые, оранжевые или оранжево-красные — хромопластами, бесцветные — лейкопластами.

Разрешающая способность световых микроскопов не позволяет видеть тонкую внутреннюю структуру органоидов клетки — эндоплазматическую сеть (ретикулум), рибосомы, тонкую структуру пластид (ламеллы, граны) и ядра, митохондрии и т. п. Для их изучения используется электронный микроскоп¹.

¹ Эти вопросы изложены в следующих руководствах: Атлас ультраструктуры растительных клеток. Под ред. Г. М. Козубова и М. Ф. Даниловой. Петрозаводск, 1972. Малый практикум по общей цитологии. Под ред. Ю. С. Ченцова. М., 1977.

Цитоплазма бесцветна, имеет слизистую консистенцию и содержит различные вещества, в том числе и высокомолекулярные соединения, например белки, присутствие которых обуславливает коллоидные свойства цитоплазмы.

В очень молодых клетках цитоплазма заполняет почти всю их полость. По мере роста клетки в цитоплазме появляются мелкие вакуоли, заполненные клеточным соком, представляющим собой водный раствор различных органических веществ. Впоследствии, при дальнейшем росте клетки, вакуоли увеличиваются в размерах и, сливаясь, часто образуют одну большую центральную вакуоль, оттесняющую цитоплазму к оболочке клетки. В таких клетках все органоиды располагаются в тонком постенном слое цитоплазмы. Иногда ядро остается в центре клетки. В этом случае цитоплазма, образующая вокруг него ядерный кармашек, соединяется с постенным слоем тонкими цитоплазматическими тяжами. Изучение анатомии растений обычно начинают с рассмотрения живой клетки.

ОБЩИЙ ПЛАН СТРОЕНИЯ КЛЕТКИ

Клетки листа элодеи канадской (*Elodea canadensis* Michx.)

Одним из наиболее удобных объектов для изучения живой клетки считаются листья элодеи—водного растения, распространенного в пресных стоячих и медленно текущих водоемах. Элодея хорошо разводится в аквариумах, поэтому в любое время года можно иметь свежий материал.

Сидячие линейно-ланцетные листья длиной не более 1 см расположены мутовками на тонком стебле. Для наблюдений лучше брать листья с молодых веточек, на расстоянии 1—2 см от верхушки. Лист элодеи состоит из двух, а по краю даже из одного слоя клеток. Он достаточно прозрачен, поэтому его можно рассматривать целиком. Отделив лист от стебля, его кладут в каплю воды на предметное стекло и накрывают покровным стеклом. Верхняя, слегка выпуклая сторона листа должна быть обращена кверху, так как клетки верхнего слоя крупнее клеток нижнего.

Несмотря на небольшие размеры, весь лист не помещается в поле зрения микроскопа даже при малом увеличении, поэтому его приходится рассматривать по частям, передвигая препарат.

Уже при беглом осмотре листа можно видеть, что слагающие его клетки несколько различны. Краевые клетки узкие, вытянутые в длину, прозрачные, некоторые из них образуют зубчики, направленные к верхушке листа. В основании листовой пластинки зубчиков мало или нет совсем. Вдоль листа посередине проходит средняя жилка, состоящая из нескольких рядов узких, довольно прозрачных светлых удлинённых клеток. Остальная, более темная часть листа состоит из более широких клеток — округло-прямоугольных или, реже, многоугольных в очертании. Клетки расположены продольными рядами. Все клетки, слагающие лист, с тонкими оболочками, в каждом из слоев плотно сомкнуты. Однако клетки верхнего слоя соединены с клетками нижнего довольно рыхло, между ними имеются межклетники, — пространства, частично заполненные воздухом. На препарате они выглядят как длинные или короткие темные штрихи, расположенные вдоль листа параллельно средней жилке. Межклетники кажутся темными вследствие значительного различия в показателях преломления воздуха ($n = 1$) и оболочек клеток ($n = 1,49$). Когда воздух будет вытеснен водой, проникающей в межклетники через поврежденные места, темные штрихи на препарате исчезнут.

Строение клеток

Структурные особенности клеток изучают при большом увеличении микроскопа (объективы 40 или 60). Следует помнить, что вначале, при малом увеличении, нужный участок листа ставят в центр поля зрения и лишь после этого осторожно переводят микроскоп на большое увеличение. Изучение клеток обычно сопровождают детальными зарисовками.

Знакомство со строением клеток можно начать с рассмотрения зубчиков, расположенных по краю листа (рис. 8, Д). В клетке хорошо видна красно-бурая оболочка, особенно толстая на конце зубца. Изнутри оболочка выстлана тонким слоем прозрачной цитоплазмы, в котором можно видеть немногочисленные зеленые

тельца — хлорофилловые зерна, или хлоропласты. Большая часть клеточной полости занята вакуолью с бесцветным клеточным соком.

Ядро представляет собой небольшое светло-серое тельце со слегка зернистой структурой. На фоне цитоплазмы контуры ядра видны не очень отчетливо. Увеличить резкость его изображения можно с помощью диаф-

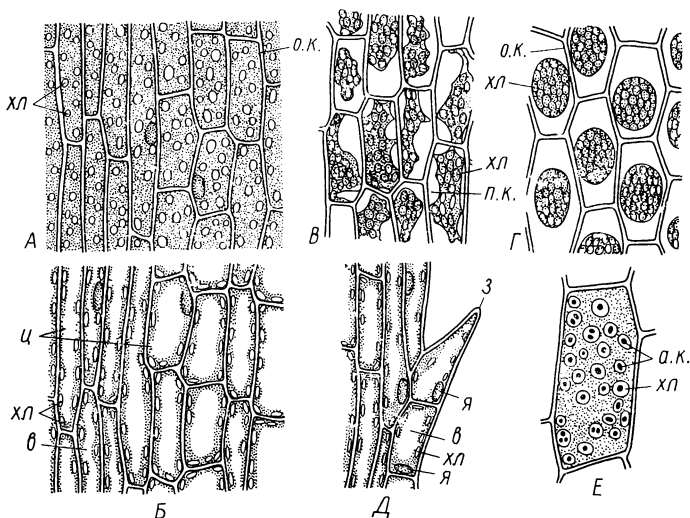


Рис. 8. Лист элодеи: А и Б — клетки листа сверху (А) и в оптическом разрезе (Б); В и Г — клетки листа в состоянии плазмолиза; Д — краевые клетки листа; Е — клетка после проведения реакции на крахмал:

з — зубчик, ц — цитоплазма, хл — хлоропласты, я — ядро, в — вакуоль, п. к. — полость клетки, заполненная плазмолитиком, о. к. — оболочка клетки, а. к. — зерна ассимиляционного крахмала

рагмы. В зависимости от расположения в клетке ядро выглядит различно: оно округлое, если находится у нижней или верхней стенки клетки, или имеет вид полушария, если прилегает к боковой стенке. Изменение формы ядра объясняется его пластичностью или эластичностью.

Для изучения формы хлоропластов и их расположения в клетке, свойств цитоплазмы и клеточного сока лучше рассматривать крупные клетки, находящиеся в нижней части листовой пластинки, возле средней жилки. Движением микрометричного винта трубу микроскопа

надо установить так, чтобы клетки были видны в плане (рис. 8, А).

В этих клетках очень много хлоропластов, значительно больше, чем в клетках, расположенных по краю листа и в средней жилке. Зеленая окраска хлоропластов обусловлена присутствием в них пигмента — хлорофилла. Хлоропласты, расположенные в слое цитоплазмы, выстилающем верхнюю стенку, видны в плане. Они представляют собой почти округлые или слегка овальные тельца. Изредка можно встретить пластиды, перетянутые посередине. Такая картина обычно наблюдается перед подготовкой хлоропластов к делению. Немного опустив трубу микроскопа с помощью микрометрического винта, можно рассмотреть ту же клетку в оптическом сечении. Боковые стенки будут видны четко, верхняя прозрачная стенка вместе с прилегающей цитоплазмой заметна не будет. Внутренняя часть полости клетки заполнена клеточным соком и не содержит хлоропластов. Пластиды, расположенные в цитоплазме, выстилающей боковые стенки, видны в боковой проекции, очертания их овальные или эллипсовидные (рис. 8, Б). Таким образом, зная, как выглядят хлоропласты в плане и сбоку, легко установить, что они имеют форму, сходную с двояковыпуклой линзой. Ядро в клетке обычно незаметно, так как показатели преломления ядра и цитоплазмы очень близки. Кроме того, ядро маскируют многочисленные хлоропласты.

Опустив еще немного трубу микроскопа, можно рассмотреть нижнюю часть клетки, которая выглядит так же, как и верхняя. Зеленый фон, на котором видны клетки, создают богатые хлоропластами более мелкие клетки нижнего слоя. Очертания этих клеток просвечивают сквозь верхний слой при низком положении трубы микроскопа.

Движение цитоплазмы

Неповрежденные клетки листа в капле воды долго остаются живыми, поэтому в них можно наблюдать одно из наиболее интересных свойств живой цитоплазмы — ее движение.

Отрывание листа от стебля вызывает механическое раздражение, в связи с чем движение цитоплазмы в клетках на некоторое время замедляется и не бывает заметным. Прежде всего оно восстанавливается в удлинённых

клетках средней жилки, а затем и в остальных клетках листа. Это движение называют вторичным. Если клетку с центральной вакуолью рассматривать в оптическом разрезе, то можно видеть перемещение пластид вдоль стенок, вокруг вакуоли. Это перемещение пластид объясняется движением цитоплазмы, которая увлекает их за собой. Движение цитоплазмы вокруг центральной вакуоли называется круговым или ротационным. У элодеи цитоплазма движется со скоростью около 0,1 мм/мин. При увеличении в 400—600 раз оно представляется довольно быстрым. По перемещению пластид можно судить и о направлении движения цитоплазмы, которое в разных клетках может быть различным.

Если движение незаметно или очень замедлено, его удастся ускорить, положив на несколько минут веточки или оторванные листочки в подогретую до 37—40° С воду или добавив в воду несколько капель спирта.

Поступление воды в клетку

Клеточный сок, находящийся в вакуолях, представляет собой водный раствор различных веществ: белков, углеводов, пигментов, органических кислот, солей, алкалоидов и т. п. Концентрация веществ, находящихся в клеточном соке, обычно выше концентрации веществ во внешней среде (почва, водоемы). Различие концентраций в известной мере обуславливает возможность поступления в клетку воды и почвенных растворов, что до некоторой степени объясняется явлениями осмоса: если два раствора разделены полупроницаемой пленкой, то вода из раствора с меньшей концентрацией веществ (гипотонического) будет диффундировать в раствор с большей концентрацией веществ (гипертонический) более активно, чем в обратном направлении. Диффузия воды будет происходить до тех пор, пока концентрации веществ в обоих растворах не станут одинаковыми. В клетке роль полупроницаемой мембраны играет цитоплазма. Пограничные слои цитоплазмы, выстилающие оболочку и клеточную вакуоль, проницаемы только для воды и некоторых растворов, но непроницаемы для многих растворенных в воде веществ. Это свойство цитоплазмы получило название полупроницаемости или избирательной проницаемости. В отличие от цитоплазмы оболочка проницаема для всех растворов, непроницаема она только

для твердых частиц. Поступление воды в клетку и ее выход оттуда нельзя сводить только к осмотическим явлениям, которые выражены во взрослых клетках с хорошо развитыми вакуолями. В действительности это очень сложный процесс, обусловленный многими факторами. Активное участие в поглощении воды принимает вся система коллоидов цитоплазмы.

Сила, с которой клетка насасывает воду, называется *сосущей*. При поступлении воды объем клеточного сока увеличивается, внутриклеточное давление повышается, цитоплазма сильнее прижимается к стенкам и клетка приходит в напряженное состояние, называемое *тургором*.

Поступление воды в живую клетку, полупроницаемость и эластичность цитоплазмы можно иллюстрировать следующим опытом. Сняв препарат со столика микроскопа, на предметное стекло, вплотную к покровному стеклу, под которым в воде находится лист элодеи, наносят каплю 6—8%-ного раствора калийной селитры (KNO_3). С противоположной стороны покровного стекла, также вплотную к нему, кладут полоску фильтровальной бумаги, которой оттягивают воду до тех пор, пока раствор селитры, войдя под покровное стекло, полностью не заменит ее. Через некоторое время даже при малом увеличении микроскопа можно видеть, что протопласт начинает отходить от оболочки клетки. Это явление получило название *плазмолиза*. Оно объясняется тем, что плазмолизирующий раствор — плазмолитик (в данном случае раствор селитры, гипертонический по сравнению с клеточным соком) — оттягивает воду из вакуоли, объем вакуоли при этом уменьшается, тургор падает. Протопласт сначала отходит от оболочки в углах клетки, затем он остается соединенным с нею лишь в некоторых местах. На этой стадии он имеет неправильные, угловатые очертания (*вогнутый плазмолиз*, рис. 8, В). Позднее протопласт отделяется от всей внутренней поверхности оболочки, округляется и располагается в середине клетки или возле одной из ее стенок (*выпуклый плазмолиз*, рис. 8, Г). Пространство между протопластом и оболочками клетки заполняется раствором плазмолитика.

Плазмолиз можно вызвать раствором любой нейтральной соли или растворами сахара, глицерина и других не убивающих протопласты веществ, концентрация

которых должна быть выше концентрации веществ клеточного сока. В плазмолизированных клетках протопласты остаются живыми.

Если, не снимая покровного стекла, плазмолизирующий раствор оттянуть фильтровальной бумагой и заменить его водой, то произойдет обратное явление — деплазмолиз: клеточный сок с относительно высокой концентрацией веществ будет быстро насасывать воду внутрь клетки, объем вакуоли при этом увеличится, цитоплазма займет постенное положение, восстановится тургор.

Обнаружение ассимиляционного крахмала

Деятельностью хлоропластов обусловлен процесс фотосинтеза — создание органических веществ из неорганических — углекислоты и воды при обязательном участии световой энергии. Фотосинтез возможен благодаря присутствию в хлоропластах зеленого пигмента — хлорофилла. В процессе фотосинтеза простые углеводы при полимеризации образуют крахмал, получивший название ассимиляционного или первичного. Он откладывается в хлоропласте в виде одного-двух, реже нескольких мелких зерен.

Ассимиляционный крахмал можно обнаружить с помощью иодной реакции. Для этого свежий лист элодеи помещают в раствор иода в водном растворе иодистого калия. Реактив, проникая в клетку, убивает ее, при этом цитоплазма и другие органоиды клетки становятся бурными, пластиды сильно набухают. Крахмал, находящийся внутри хлоропластов, от действия реактива приобретает темно-синий цвет.

Ассимиляционный крахмал легче всего обнаружить в клетках у основания листа (рис. 8, *Е*), куда реактив проникает в первую очередь и где крахмал сохраняется дольше. Клетки с ассимиляционным крахмалом в пластидах следует рассматривать при большом увеличении микроскопа.

Интенсивность накопления ассимиляционного крахмала зависит от условий освещения. В листьях элодеи, выросшей (в естественных условиях) на хорошо освещенном окне или под достаточно яркой электрической лампой, его больше, чем в листьях затененных растений.

Задание. 1. При малом увеличении микроскопа нарисовать схему строения листа, показав на ней среднюю жилку, межклетники, зубчики по краю. При зарисовке схемы клетки рисовать не нужно.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать:

а) Клетку зубчика, отметив оболочку, тонкий слой цитоплазмы, ядро, пластиды и вакуоль.

б) Несколько клеток листовой пластинки близ средней жилки с поверхности (в плане) и в оптическом разрезе; показать оболочку, постенный слой цитоплазмы и пластиды, обратив внимание на различные очертания пластид в плане и в боковой проекции. Направление движения цитоплазмы показать стрелками.

в) Клетки на разных стадиях плазмолиза.

г) Клетку с хлоропластами, содержащими зерна ассимиляционного крахмала.

Клетки волоска тычиночной нити традесканции виргинской (*Tradescantia virginiana* L.)

Объектом для изучения живой клетки растений могут служить также волоски, отходящие от основания тычиночной нити цветка традесканции виргинской, которая легко разводится в теплицах, оранжереях, в открытом грунте и нередко культивируется как комнатное растение.

Сине-фиолетовый цвет волосков обусловлен тем, что в клеточном соке составляющих его клеток растворен пигмент из группы антоцианов, широко распространенных в растительном мире. Подобно лакмусу, антоцианы способны менять окраску в зависимости от реакции среды: в кислой среде они красные, в щелочной — синие, в нейтральной — фиолетовые.

Тонким пинцетом или препаровальной иглой волоски отделяют от тычиночной нити, кладут на предметное стекло в каплю слабого раствора сахарозы¹ и осторожно, не надавливая, чтобы не повредить клетки, накрывают покровным стеклом. При приготовлении препарата нельзя употреблять водопроводную воду, так как содержащийся в ней хлор убивает клетки и обесцвечивает клеточный сок.

¹ 10—12 г сахарного песка (одна чайная ложка) на 100—120 см³ (полстакана) кипяченой или дистиллированной воды.

Волосок состоит из одного ряда тонкостенных клеток (рис. 9). Клетки, расположенные в верхней части волоска, почти шаровидные, с темно-фиолетовым клеточным соком. В основании волоска клетки более крупные, овальных или продолговато-овальных очертаний, их клеточный сок окрашен слабее.

При большом увеличении в клетке хорошо видно округлое крупное ядро, окруженное цитоплазматическим ядерным кармашком. Он соединен с постенным слоем цитоплазмы тонкими тяжами, пересекающими вакуоль.

В тяжах видны мелкие бесцветные пластиды и зернистые включения, которые перемещаются вследствие движения цитоплазмы. Цитоплазма движется не только вдоль оболочки, но и по тяжам. Такое движение цитоплазмы называется струйчатым. Движение может происходить в разных направлениях.

Задание. При большом увеличении зарисовать одну-две клетки волоска, отметив оболочку, расположение цитоплазмы, ядро и вакуоль с окрашенным клеточным соком; направление струйчатого движения цитоплазмы показать стрелками.

Клетки эпидермиса чешуи луковицы лука репчатого (*Allium sera* L.)

С наружной стороны мясистой чешуи лука красного сорта скальпелем, пинцетом или препаровальной иглой сдирают небольшой кусочек эпидермиса и погружают его в каплю воды под покрывное стекло. При большом увеличении микроскопа рассмат-

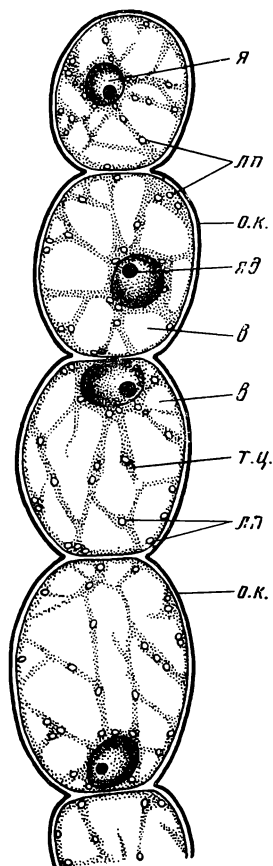


Рис. 9. Клетки волоска тычиночной нити традесканции:

лп — лейкопласты, я — ядро, яд — ядрышко, т. ц. — тяжи цитоплазмы, в — вакуоли, о. к. — оболочка клетки

ривают участки, где клетки расположены в один слой.

Клетки эпидермиса тонкостенные, вытянутые в длину, соединены плотно, без межклетников. На боковых стенках клеток иногда видны небольшие более тонкие места — поры, из-за которых стенка кажется прерывистой (четковидной). Полость клетки занята крупной вакуолью с красно-фиолетовым клеточным соком. Прикрыв диафрагму, в более мелких клетках можно обнаружить тонкий постенный слой цитоплазмы. От него, пересекая вакуоль, отходят тяжи цитоплазмы, кажущиеся зернистыми от мелких включений. Они хорошо видны на фоне окрашенного антоцианом клеточного сока. В средней части клетки или около одной из ее стенок тяжи соединяются в ядерный кармашек, окружающий ядро, в котором нередко можно обнаружить одно или несколько мелких ядрышек, сильно преломляющих свет. Обычно в клетках хорошо видно струйчатое движение цитоплазмы. Заменив воду, находящуюся под покровным стеклом, раствором селитры, можно наблюдать плазмолиз (см. с. 30).

Так как плазмолизирующая жидкость извлекает из клеточного сока воду, концентрация содержащегося в нем пигмента увеличивается. По мере сокращения вакуоли клеточный сок приобретает более интенсивную окраску.

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать несколько клеток эпидермиса, отметить оболочку, ядро, тяжи цитоплазмы и окрашенный клеточный сок. Провести плазмолиз и зарисовать плазмолизованную клетку.

* * *

Окрашенный клеточный сок и явление плазмолиза можно наблюдать также в клетках эпидермиса окрашенных листьев некоторых других видов традесканции, на срезах листьев бегонии, красной капусты, в синих и красных лепестках цветков многих растений.

Лейкопласты в клетках эпидермиса листа традесканции виргинской (*Tradescantia virginiana* L.)

Бесцветные пластиды — лейкопласты — нередко встречаются в клетках эпидермиса листьев многих растений. Удобным объектом для их наблюдения служат

листья традесканции виргинской или других видов этого рода, легко разводимых в комнатных условиях.

Для приготовления препаратов лучше брать молодые листья. С нижней стороны листовой пластинки, возле ее основания, сдирают кусочек эпидермиса, подцепив его тонким пинцетом или препаровальной иглой. Эпидермис рассматривают под покровным стеклом в слабом растворе сахарозы. Раствор сахарозы применяют потому, что

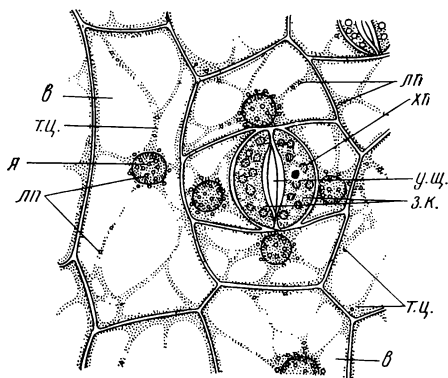


Рис. 10. Клетки эпидермиса листа традесканции с устьищем:

я — ядро, лл — лейкопласты, хл — хлоропласты, т. ц. — тяжи цитоплазмы, з. к. — замыкающие клетки устьища, у. щ. — устьичная щель, в — вакуоли

в чистой воде лейкопласты быстро набухают и расплываются.

Эпидермис состоит из прозрачных плотно сомкнутых тонкостенных клеток, слегка вытянутых по длине листа (рис. 10). В средней части клеточной полости хорошо видно округлое ядро. Цитоплазма, образующая вокруг него ядерный кармашек, соединена с постенным слоем тонкими тяжами, которые лучше заметны при несколько суженной диафрагме. В цитоплазме, окружающей ядро, и кое-где в ее тяжах видны мелкие шаровидные тельца, сильно преломляющие свет. Это лейкопласты. Иногда они настолько тесно группируются вокруг ядра, что полностью закрывают его.

Среди бесцветных клеток в эпидермисе расположены устьица. Устьице представляет собой совокупность

двух мелких клеток, называемых замыкающими. Они имеют форму семени фасоли и обращены одна к другой внутренними вогнутыми сторонами, между которыми находится межклетник — устьичная щель. На концах клетки плотно соединены. В листе традесканции каждое устьице окружено четырьмя небольшими околоустьичными (побочными) клетками, имеющими более или менее трапециевидные очертания. В отличие от околоустьичных клеток и остальных клеток эпидермиса замыкающие клетки устьица содержат зеленые пластиды — хлоропласты. Стенки замыкающих клеток утолщены неравномерно: средняя часть стенки, обращенной к устьичной щели, утолщена, остальные стенки тонкие.

Задание. Зарисовать при большом увеличении микроскопа устьице с хлоропластами в замыкающих клетках и околоустьичные клетки эпидермиса; отметить в них ядра, лейкопласты и тяжи цитоплазмы, отходящие от ядра к постенному слою.

Хромопласты в клетках зрелых плодов

Пластиды различных оттенков желтого и оранжевого цветов называются хромопластами. Они содержат пигменты из группы каротиноидов: желтый ксантофилл и оранжевый каротин. Каротиноиды либо растворены в жировой (липоидной) части стромы пластиды, либо выпадают в виде кристаллов, растягивая строму. Хромопласты обычны для клеток околоцветников и плодов многих растений, яркая окраска которых привлекает насекомых-опылителей, способствует распространению плодов и семян птицами и другими животными. Хромопласты имеются также в клетках «корнеплодов» моркови и некоторых других растений. В клетках незрелых плодов много зеленых пластид — хлоропластов. Кроме хлорофилла они содержат также каротиноиды, однако их окраска маскируется хлорофиллом. Ко времени созревания плодов хлорофилл разрушается, количество каротиноидов увеличивается и пластиды приобретают окраску, свойственную этим пигментам. Таким образом, между двумя типами пластид существует определенная связь.

Для ознакомления с хромопластами могут служить свежие зрелые плоды ландыша, рябины, спаржи, хурмы,

красного перца, шиповника и других растений. При отсутствии свежего материала можно использовать плоды, фиксированные 2—4 %-ным формалином.

Небольшой кусочек мякоти зрелых плодов препаровальной иглой переносят в каплю воды на предметное стекло и накрывают покровным стеклом. При постукивании иглой по покровному стеклу клетки легко разъединяются, так как ко времени созревания плодов происходит естественная мацерация, т. е. разъединение клеток вследствие разрушения соединяющего их межклеточного вещества. Рассматривать лучше отдельные клетки.

В плодах ландыша (*Convallaria majalis* L.) клетки обычно округлые, с тонкой оболочкой, сильно вакуолизированные. В цитоплазме хорошо видны ядро и довольно крупные округлые или слегка угловатые (рис. 11, А)

ярко-оранжевые хромопласты, которые разбросаны по всей клетке и располагаются вокруг ядра. У шиповника (*Rosa*) хромопласты

находятся в клетках так называемого гипантия — оранжевого бокаловидного образования, окружающего мелкие односеменные сухие плодики. В хромопластах шиповника много каротина. Кристаллизуясь, он образует многочисленные кристаллы, которые сильно растягивают пластиду в разных направлениях, придавая ей неправильные очертания (рис. 11, Б). Форма хромопластов зависит от степени созревания плодов и расположения клеток в сочном гипантии: в наружных клетках они обычно более или менее округлые, в клетках глубже лежащих слоев — угловатые.

В плодах рябины (*Sorbus aucuparia* L.) хромопласты сильно вытянуты (рис. 11, В), что также объясняется особенностями кристаллизации каротина.

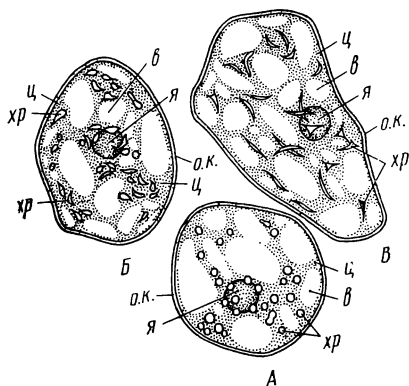


Рис. 11. Хромопласты в клетках плодов. А — ландыша; Б — шиповника; В — рябины:

я — ядро, хр — хромопласты, ц — цитоплазма, в — вакуоли, о. к. — оболочка клетки

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать отдельные клетки мякоти плодов у двух-трех видов растений, имеющих хромопласты различной формы.

ЯДРО

Ядро наряду с цитоплазмой представляет собой обязательный органоид живой клетки. Как правило, в клетке одно ядро, но нередко встречаются клетки, содержащие два, несколько и даже много ядер.

В живых клетках ядро округлое или слегка вытянутое. Оно всегда располагается в цитоплазме. В молодой клетке ядро обычно находится в середине, в клетках с центральной вакуолью — в постенном слое цитоплазмы или в цитоплазменном ядерном кармашке, который подвешен к постенному слою цитоплазмы тонкими тяжами. Ядерная мембрана отделяет ядро от цитоплазмы.

Внутри ядра находится прозрачная студенистая жидкость — каролимфа, или ядерный сок. Содержимое ядра выглядит слабозернистым.

В химическом отношении ядро, как и цитоплазма, представляет собой сложную коллоидную систему, но в отличие от цитоплазмы в нем много нуклеиновых кислот, прежде всего дезоксирибонуклеиновой кислоты (ДНК). ДНК входит в состав хромосом, структура которых выявляется в делящихся ядрах.

В ядре содержится одно или несколько небольших шарообразных ядрышек. Их можно было видеть в краевых клетках листа элодеи, клетках эпидермиса листа и волосков тычиночных нитей традесканции (см. с. 33).

Для более подробного ознакомления со строением ядра и особенно для изучения процесса его деления материал довольно сложно обрабатывают. Прежде всего его фиксируют, погружая в жидкости особого состава, которые убивают клетки, существенно не нарушая при этом их прижизненного строения. В состав фиксирующих жидкостей (фиксаторов) обычно входят растворы хромовой, уксусной и осмиевой кислот и формалина. После промывки водой, обезвоживания спиртом и последующей обработки, заканчивающейся заключением материала в парафин, с помощью особого прибора — микротомы — делают срезы толщиной 10—20 мкм. Таким

образом, из кусочка толщиной 1 мм изготавливают от 50 до 100 срезов. Срезы освобождают от парафина, окрашивают (чаще всего гематоксилином), обезвоживают, заключают в раствор смолистого вещества (канадского или пихтового бальзама) и накрывают покровным стеклом. На таких постоянных препаратах детали строения клетки, в том числе и ядра, видны значительно лучше, чем на неокрашенных временных препаратах.

Деление ядра в клетках корешка репчатого лука (*Allium cepa* L.)

Деление ядра изучают на постоянных препаратах кончиков молодых корней. Хорошим материалом для этого служат корешки обычного репчатого лука.

Деление ядра исследуют при большом увеличении микроскопа. Желательно использовать окуляр с увеличением не менее 15 \times , а для рассмотрения некоторых фаз деления можно применить иммерсионный объектив 90 \times с высокой разрешающей способностью.

Наиболее интенсивно ядра и клетки делятся в молодом растущем участке корня. На конце корня, под корневым чехликом, находится так называемая зона деления. На продольных срезах корней видно, что она состоит из плотно сомкнутых тонкостенных очень коротких клеток, расположенных вертикальными рядами. Клетки заполнены густой цитоплазмой без заметных вакуолей, ядро занимает большую часть клетки. На постоянных препаратах ядра в клетках этой зоны выглядят неодинаково, поскольку они оказались зафиксированными в разных фазах так называемого непрямого деления, при котором в ядре происходят сложные перестройки. Этот тип деления, широко распространенный в растительном и животном мире, называют митозом или кариокинезом (от греч. «карион» — ядро, «кинезис» — движение).

Митоз представляет собой непрерывный процесс, но условно его подразделяют на несколько основных стадий, или фаз, каждая из которых имеет ряд особенностей: 1) интерфаза (интеркинез), 2) профаза, 3) метафаза, 4) анафаза, 5) телофаза (рис. 12).

В зоне деления большинство клеток имеет ядра, находящиеся в **интерфазе**, так как эта фаза наиболее про-

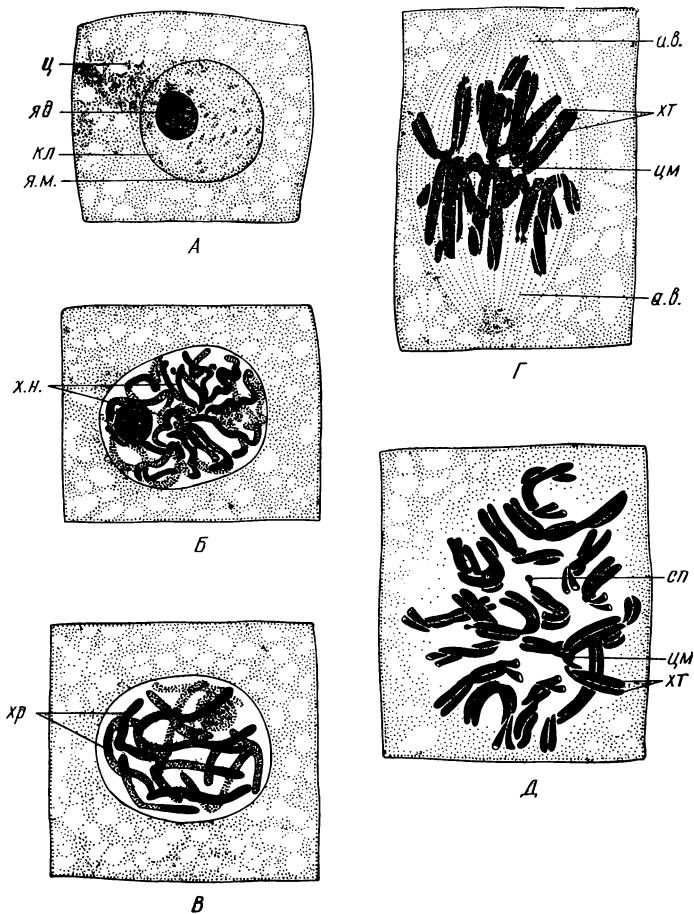
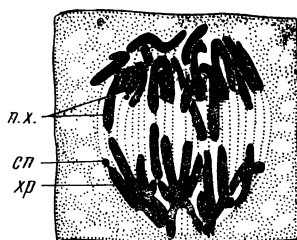
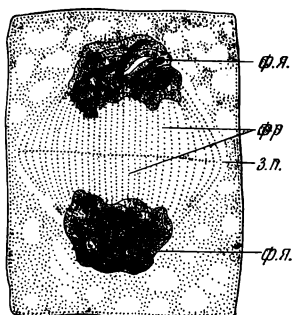


Рис. 12. Митоз в клетках меристемы корня лука. А — ядро фаза; Д — пластинка хромосом с полюса; Е — ранняя ана-ские клетки:
 ц — цитоплазма, я. м. — ядерная мембрана, яд — ядрышко. кл — кардио
 цм — центромера, л. х. — плечи хромосом, сп — спутник, а. в. — ахро-
 тиновая перегородка,



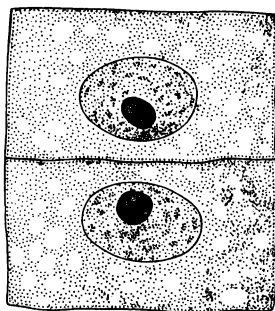
Е



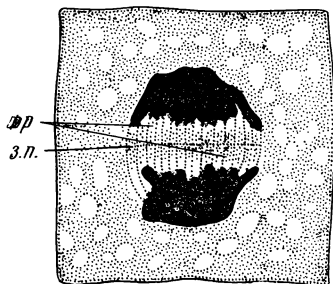
И



Ж



К



З

в интерфазе; Б — ранняя и В — поздняя профазы; Г — метафаза; Ж — поздняя анафаза; З, И — телофазы; К — сестрин-

лимфа, х. н. — хроматиновая нить, хр — хромосомы, хт — хроматиды, матиновое веретено, фр — фрагмопласт, з. п. — закладывающаяся пек-ф. я. — формирующееся ядро

должительна. Интерфазные ядра округлые, с ясно заметной ядерной мембраной, с одним или несколькими темноокрашенными ядрышками (рис. 12, А). В ядре хорошо видна тонкая сеть, как бы составленная мелкими окрашенными зернышками. Окрашивающаяся часть ядра получила название хроматина (от греч. «хрома», «хроматос» — цвет).

У некоторых растений хроматин в интерфазе может быть представлен довольно крупными скоплениями. В петлях хроматиновой сети расположена неокрашивающаяся каролимафа, или ядерный сок.

Хотя интерфазное ядро иногда называют покоящимся, именно в этой фазе ядро наиболее активно физиологически: в нем происходит важнейший процесс удвоения молекул ДНК, который и лежит в основе так называемой редупликации хромосом.

Переход от интерфазы к профазе постепенный, поэтому начинающуюся профазу от интерфазы отличить трудно.

Профаза характеризуется увеличением размеров ядра (рис. 12, Б). Хроматиновая сеть становится грубее. Постепенно в ядре начинают выявляться длинные тонкие извитые нити, скрученные в рыхлый клубок. Они представляют собой хромосомы, т. е. окрашивающиеся тела (от греч. «хрома» — цвет, «сома» — тело), постепенно укорачивающиеся и утолщающиеся. К концу профазы они свободно лежат в каролиимфе под ядерной мембраной (рис. 12, В).

Ядрышки, хорошо заметные в начале профазы, к концу профазы исчезают. К этому времени на двух противоположных сторонах клетки в цитоплазме появляются небольшие конусовидные образования в виде колпачков, отличающиеся по структуре от зернистой цитоплазмы. Расположение этих колпачков определяет направление оси деления ядра. Это начало образования так называемого ахроматинового веретена, которое хорошо выражено в следующей фазе деления ядра — метафазе (рис. 12, Г). Ядра в состоянии метафазы встречаются относительно редко, так как эта фаза наиболее кратковременна.

При переходе от профазы к метафазе исчезает ядерная мембрана. Ахроматиновое веретено, заостренное на концах и расширенное в средней части, представляет собой студенистую массу, пронизанную бесцветными

тончайшими волокнами. В широкой части веретена, в его экваториальной плоскости, расположены хромосомы. Число хромосом в соматических клетках постоянно для каждого вида растения. Оно всегда четное, диплоидное (от греч. «диплоос» — двойной), так как в каждом ядре имеются пары идентичных по структуре хромосом, которые называют гомологичными. У лука диплоидное число хромосом $2n = 16$.

При тщательном наблюдении можно видеть, что каждая хромосома состоит из двух отрезков, или плеч (рис. 12, Д). По соотношению длины плеч различают хромосомы равноплечие, или метацентрические, неравноплечие, или субметацентрические, и хромосомы с очень коротким вторым плечом, называемые хромосомами с головкой или акроцентрическими. Место соединения плеч хромосомы отмечено тонким участком — перетяжкой, или ахроматиновым перерывом. При применении специальных методов приготовления препаратов в них можно обнаружить особые тельца — центромеры или кинетохоры. Они играют большую роль в поведении хромосом и при делении ядра.

В метафазе центромеры устанавливаются строго в экваториальной плоскости веретена. Плечи хромосом могут быть направлены в разные стороны.

В метафазе хромосомы выглядят двойными. Они состоят из двух одинаковых частей — хроматид, разделенных узкой щелью. Хроматиды нередко называют дочерними хромосомами. Образование хроматид — следствие редупликации (удвоения) хромосом, происходящей в интерфазе.

В следующей фазе деления — **анафазе** (рис. 12, Е, Ж) — хроматиды отходят одна от другой и движутся по направлению к полюсам веретена, образуя две зеркально подобные фигуры. На ранних этапах такого расхождения, пользуясь предельными увеличениями микроскопа, удается заметить, что пучки волокон ахроматинового веретена прикреплены к хромосомам в местах соединения их плеч, т. е. к центромерам. Создается впечатление, что пара таких пучков волокон оттягивает хроматиды к противоположным полюсам клетки. Вследствие расхождения хроматид у каждого полюса клетки оказывается одинаковое число хромосом, равное числу хромосом исходного ядра.

Структура их совершенно идентична структуре хромосом материнского ядра.

В стадии **телофазы** (рис. 12, 3) хромосомы, расположенные у разных полюсов клетки, набухают, сближаются и образуют два плотных темноокрашенных сгустка. В телофазе, так же как в профазе и анафазе, можно различать ранние, средние и поздние этапы. Ранняя телофаза характеризуется тем, что с внутренней стороны сгустков кое-где еще заметны выступы, представляющие собой концы наиболее длинных хромосом. Позднее эти сгустки постепенно округляются и разрыхляются. Вокруг них возникает ядерная мембрана, т. е. образуется оформленное ядро, внутреннее содержимое которого имеет вид, несколько напоминающий структуру ядра в профазе. В нем появляются ядрышки, хромосомы растягиваются, утончаются, в ядре возникает тонкая хроматиновая сеть. Новые сформировавшиеся ядра отличаются от исходного ядра меньшими размерами и эллипсоидальной формой.

Деление ядра на этом заканчивается. Ядро постепенно увеличивается, округляется и снова переходит в интерфазу.

Таким образом в процессе митоза образуются два одинаковых ядра, сохраняющие исходное число хромосом.

В анафазе и телофазе между расходящимися группами хромосом остается средняя часть веретена — **фрагмопласт**, бесструктурная масса которого пронизана волокнистыми образованиями. В телофазе в экваториальной плоскости фрагмопласта можно заметить заложение очень тонкой зернистой мембраны. Фрагмопласт постепенно расширяется (рис. 12, И) и достигает боковых стенок клетки. Вместе с ним в центробежном направлении разрастается и мембрана, разделяющая протопласт клетки на две части. Она состоит из пектиновых веществ и представляет собой прослойку межклеточного вещества. Вскоре поверх нее с обеих сторон откладывается клетчатка и образуется настоящая оболочка (рис. 12, К). Таким образом, деление клетки — **цитокinesis** — происходит вслед за делением ядра. Образуются две клетки, которые после некоторого периода роста могут снова приступить к делению.

Задание. При большом увеличении зарисовать основные фазы деления ядра и клетки.

Мейоз, или редукционное деление ядра в клетках пыльника лилии (*Lilium* sp.)

Мейоз — особый тип деления ядра, в результате которого из исходного ядра с диплоидным (двойным) набором хромосом возникают четыре ядра с гаплоидным (от греч. «диплоос» и «гаплоос» — двойной и одинарный) числом хромосом.

У животных организмов и очень немногих низших растений вследствие мейоза образуются половые клетки — гаметы. У высших растений мейоз всегда предшествует образованию спор. У мхов и папоротникообразных растений мейоз происходит в клетках, находящихся в спорангиях, у покрытосеменных — в гнездах пыльников и в семяпочках.

Хорошим объектом для изучения основных фаз мейоза могут служить молодые пыльники лилий и других представителей семейства лилейных. Их преимущество заключается в том, что материнские клетки спор, их ядра и хромосомы достаточно крупны, а число хромосом сравнительно невелико: диплоидное число $2n = 24$. Это позволяет ознакомиться с основными фазами мейоза даже при средних увеличениях микроскопа (400—600 раз); к объективам с большими увеличениями прибегают лишь для более детального рассмотрения главным образом ранних фаз.

Мейоз состоит из двух последовательных делений — первого и второго. Перед первым делением в **интерфазе** начинается процесс редупликации хромосом, который полностью не заканчивается и продолжается в профазе. Поэтому **профаза** первого деления очень продолжительна. Ее подразделяют на несколько самостоятельных фаз.

Самая ранняя из них — **лептонема** (фаза тонких нитей) (рис. 13, А). Во время этой фазы хромосомы имеют вид одиночных очень тонких длинных нитей, скрученных в клубок. При внимательном исследовании можно установить, что нити несут тесно расположенные отдельные утолщения — **хромомеры**. В следующей фазе (рис. 13, Б) — **зигонеме** (фаза двойных нитей) — начинается попарное сближение нитей — гомологичных хромосом и их соединение — **к о н ъ ю г а ц и я**. В отдельных местах гомологичные хромосомы плотно соединены, в других еще остаются более или менее свободными. К этому времени

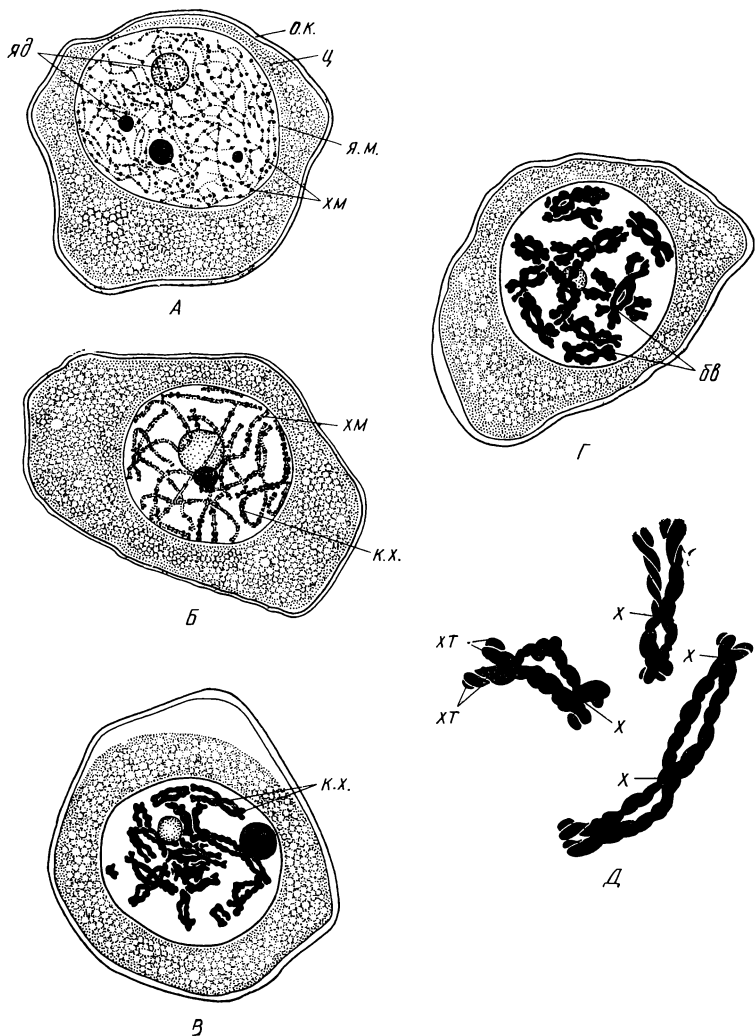


Рис. 13. Мейоз в клетках пыльника лилии. А — лептонема; Б — зигонема; В — пахинема; Г — диакинез; Д — биваленты; Е — метафаза I с полюса; Ж — анафаза I; З — телофаза I; И — анафаза II; К — тетрада микроспор:

о. к. — оболочка клетки, я. м. — ядерная мембрана, яд — ядрышко, ц — цитоплазма, хм — хромомеры, к. х. — конъюгирующие хромосомы, бв — биваленты, х — хиазмы, хт — хроматиды, хр — хромосомы, а. в. — ахроматиновое веретено, фр — фрагмопласт, мс — микроспоры, я — ядро, кл — каллоза

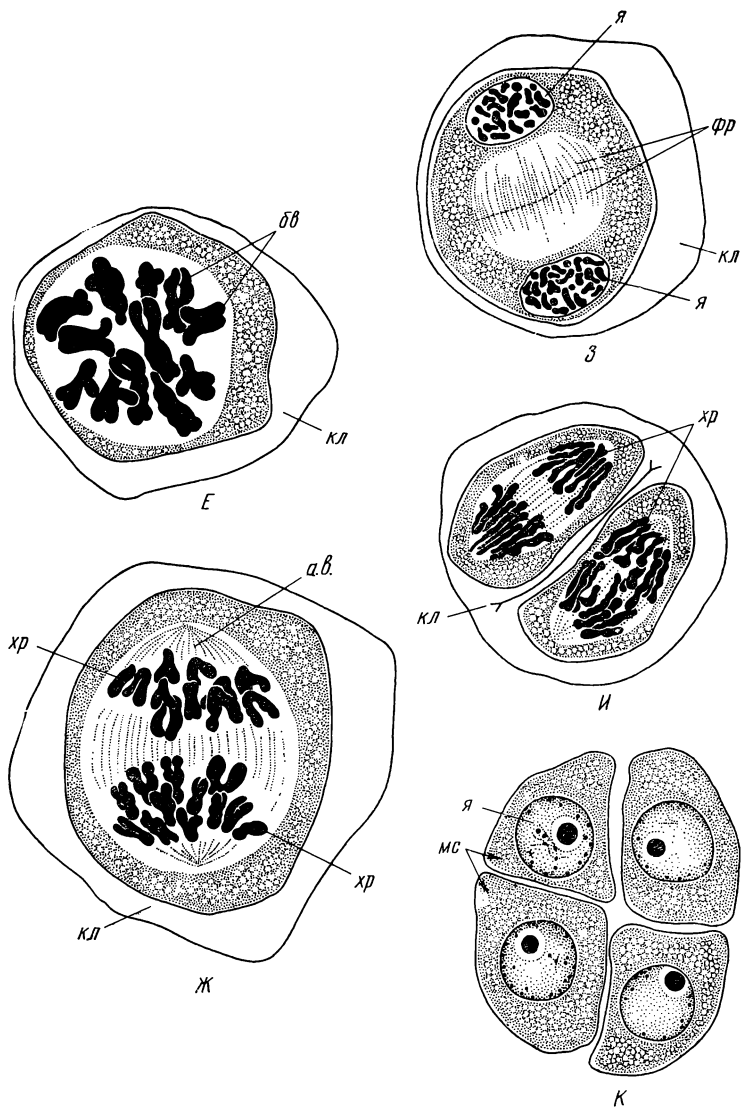


Рис. 13. Продолжение

обычно заканчивается редупликация хромосом. Конъюгация гомологичных хромосом завершается в следующей фазе (рис. 13, В) — **пахинеме** (фаза толстых нитей). Пары тесно сближенных на всем протяжении гомологичных хромосом называются **бивалентами**. Число бивалентов соответствует гаплоидному числу хромосом. В конце этой фазы или в начале следующей — **диплонеме** (фаза сдвоенных нитей) — в каждом биваленте можно различить уже две пары хроматид (по две в каждой из гомологичных хромосом).

В течение описанных фаз происходит постепенное укорочение и утолщение хромосом вследствие их спирализации. Помимо этого в диплонеме наблюдаются местные отталкивания пар хроматид гомологичных хромосом, составляющих бивалент (рис. 13, Д), и выявляются места, где пары хроматид, принадлежащие разным хромосомам, спаяны друг с другом. В этих участках, называемых **хиазмами** (см. рис. 13, Д), при расхождении гомологичных хромосом может осуществляться обмен частями хроматид — **кроссинговер**.

Продолжающаяся спирализация хромосом приводит к тому, что в последней фазе профазы первого деления — **диакинезе** (рис. 13, Г) (что означает движение пар) — хромосомы становятся наиболее короткими. У одних растений биваленты имеют форму креста, кольца или латинской буквы «х», у других — могут выглядеть как пары небольших шариков. Биваленты располагаются по периферии ядра. В течение всей профазы ядро окружено мембраной и содержит одно-два ядрышка.

Переход к метафазе первого деления (**метафаза I**) (рис. 13, Е) характеризуется исчезновением ядерной мембраны, возникновением ахроматинового веретена и расположением бивалентов в его экваториальной плоскости.

В анафазе I (рис. 13, Ж) от каждого бивалента к противоположным полюсам клетки отходит по одной гомологичной хромосоме. Так как расходятся целые хромосомы, то на полюсах клетки оказывается вдвое меньше хромосом, чем было в исходном ядре, т. е. произошла редукция числа хромосом: из диплоидного набора хромосом возникли два гаплоидных. Каждая хромосома гаплоидного набора состоит из двух хроматид.

Затем ядро переходит в **телофазу I**, сходную с телофазой обычного митотического деления (рис. 13, З).

Между формирующимися дочерними ядрами остается бочонкообразное прозрачное тело, пронизанное нитевидными структурами,—фрагмопласт. У лилии и других растений, преимущественно однодольных, во фрагмопласте закладывается перегородка, разделяющая клетку на две.

Интерфаза между первым и вторым делением очень кратковременна. Иногда телофаза I сразу переходит в профазу второго деления (**профаза II**). Профаза, метафаза, анафаза (рис. 13, *И*) и телофаза второго деления сходны с соответствующими фазами митоза.

Таким образом, вследствие двух последовательных делений мейоза из одной клетки возникают четыре клетки (тетрада) с ядрами, содержащими гаплоидные числа хромосом (рис. 13, *К*). В отличие от лилии у большинства двудольных растений разделение материнской клетки происходит только после второго деления, т. е. четыре дочерние клетки, составляющие тетраду, образуются одновременно.

Задание. На готовых препаратах при большом увеличении микроскопа рассмотреть и зарисовать основные фазы мейоза, обратив особое внимание на профазу первого деления.

ВЕЩЕСТВА ЗАПАСА

Основная масса запасных веществ, встречающихся в растениях, представлена тремя группами органических соединений: углеводами, жирами и белками. Углеводы и жиры — безазотистые вещества, молекулы которых состоят из углерода, водорода и кислорода. В состав молекул белков кроме этих элементов входят азот, сера и фосфор.

Углеводы — наиболее распространенный тип запасных веществ. Они могут быть представлены моносахаридами, дисахаридами и полисахаридами. Из моносахаридов чаще всего встречаются гексозы. Их общая формула $C_6H_{12}O_6$. К ним относятся глюкоза, или виноградный сахар, и фруктоза. Дисахариды с общей формулой $C_{12}H_{22}O_{11}$ возникают вследствие соединения (полимеризации) двух молекул гексоз с потерей одной молекулы воды. Из дисахаридов в растениях распространены тростниковый или свекловичный сахар. Моносахариды и дисахариды находятся в клеточном соке

и представляют собой бесцветные вещества, хорошо растворимые в воде. Эти сахара могут быть обнаружены в клетке только специальными реакциями.

Полисахариды образуются при полимеризации большого числа молекул моносахаров. Общая формула полисахаридов $(C_6H_{10}O_5)_n$. К запасным полисахаридам растений относятся крахмал, инулин и гемцеллюлозы, или полуклетчатки. Крахмал и полуклетчатки нерастворимы в воде и спирте, поэтому их отложения легко наблюдать под микроскопом. Инулин со сравнительно невысоким коэффициентом полимеризации растворим в воде, в спирте он выпадает в осадок, образуя сферокристаллы.

У большинства растений в запас откладывается крахмал. Помимо первичного, или ассимиляционного, крахмала, образующегося в хлоропластах при фотосинтезе, в клетках, не имеющих зеленых пластид, в различных частях растения (в корнях, клубнях, семенах, во внутренних зонах стебля) встречается вторичный, или запасной, крахмал в виде зерен, формирующихся в лейкопластах. Запасной белок (алеярон) относится к водорастворимым белкам и накапливается в вакуолях. Наиболее богаты запасным белком семена.

При созревании семян количество воды в вакуолях их клеток постепенно уменьшается, а концентрация белков и солей, находящихся в клеточном соке, увеличивается. В клетках зрелых семян на месте высохших вакуолей остаются сложные образования — алейроновые зерна. Осаждаясь по мере высыхания вакуолей, часть белка образует кристаллоподобные тела — кристаллиты. Содержащиеся в вакуолях минеральные соли кальция, магния, фосфора и других элементов, выпадая в осадок вместе с белком, образуют блестящие бесцветные округлые тельца — глобониды. Мелкие алейроновые зерна, без заметной в световой микроскоп структуры, получили название простых, а относительно крупные, в которых хорошо различимы глобониды и кристаллиты, — сложных.

Жиры и масла встречаются в цитоплазме в виде отдельных мелких капель или содержатся в особых структурах — элайопластах (от греч. «элайон» — жир). Больше всего жира откладывается в семенах.

По типу веществ, откладывающихся в запас, в хозяйственной практике различают крахмалоносные, сахароносные, масличные и белковые растения.

Запасной крахмал в клубне картофеля клубненосного (*Solanum tuberosum* L.)

Разрезать клубень картофеля. Небольшое количество мутной, почти белой жидкости, выступившей на поверхности свежего разреза, перенести скальпелем на предметное стекло в воду и накрыть покровным стеклом.

Жидкость, находящаяся под покровным стеклом, представляет собой взвесь крахмальных зерен. Если жидкость очень мутная и имеет густо-молочный цвет, часть ее удаляют полоской фильтровальной бумаги и добавляют чистую воду.

При большом увеличении микроскопа можно видеть, что зерна крахмала имеют различную форму и величину. Наиболее крупные из них неправильно-яйцевидные, более мелкие — округлые, вокруг некоторых

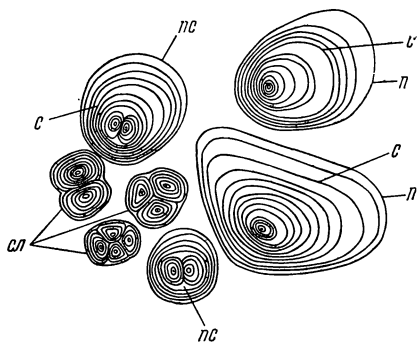


Рис. 14. Крахмальные зерна картофеля:

п — простое зерно, *сл* — сложные зерна, *пс* — полусложное зерно, *с* — слои крахмала

зерен наблюдается темный, почти черный ободок. Это чисто оптическое явление, обусловленное значительным различием в показателях преломления крахмала и воды. Изменяя положение трубы микроскопа поворотом микрометрического винта, нужно добиться исчезновения этого ободка. Крахмальные зерна слоисты (рис. 14). Слоистость, которая лучше заметна при почти закрытой диафрагме, — следствие постепенного развития крахмального зерна.

Первые молекулы крахмала, полимеризующиеся из сахаров, поступающих из хлоропластов в лейкопласт, становятся центром крахмалообразования. Вокруг него в дальнейшем откладываются слои крахмала. Они имеют вид чередующихся темных и светлых полос, что, по видимому, объясняется неоднородностью их структуры и различным содержанием в них воды. При высушивании зерна слои становятся незаметными. Мелкие округ-

лые крахмальные зерна имеют концентрические слои, более крупные зерна эксцентричны, так как центр крахмалообразования у них смещен к периферии лейкопласта, поэтому с той стороны, где масса пластиды больше, крахмальные слои шире.

Большинство крахмальных зерен имеет один центр образования. Такие зерна называют простыми. Наряду с простыми в клубнях картофеля встречаются сложные и полусложные зерна. Сложные зерна значительно мельче простых и имеют два или несколько центров образования, вокруг каждого из которых откладываются слои крахмала. Если в дальнейшем вокруг них образуются общие крахмальные слои, возникает полусложное зерно.

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать простые, сложные и полусложные зерна крахмала.

В заключение работы следует провести цветную реакцию на крахмал с помощью раствора иода в водном растворе иодистого калия. Зерна крахмала становятся синими, темно-синими или почти черными в зависимости от концентрации иода в реактиве, а мелкие кристаллы белка, нередко встречающиеся в препарате, приобретают желтый цвет.

Крахмальные зерна в зерновке овса посевного (*Avena sativa* L.)

Для изучения крахмальных зерен овса следует размочить в воде зерновку и небольшое количество размоченного содержимого запасающей ткани (эндосперма) пере-

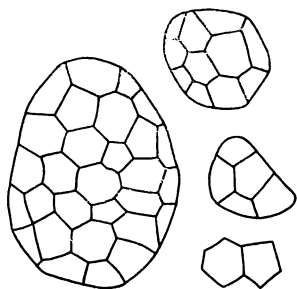


Рис. 15. Сложные крахмальные зерна овса

нести препаративной иглой или стеклянной палочкой в каплю воды на предметное стекло. Вместо зерновок можно использовать крупу «Геркулес».

Крахмальные зерна овса мелкие (около 50—80 мкм в поперечнике), округло-овальные, сложные. При их развитии в лейкопластах возникают многочисленные центры обра-

зования крахмала, которые в сформированном зерне, как правило, не видны, их слоистость также незаметна. Сложное зерно легко распадается на отдельные составляющие его зернышки или их небольшие группы. Поэтому в препарате наряду с цельными сложными зёрнами всегда видны многочисленные очень мелкие угловатые простые зернышки (рис. 15).

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать сложное крахмальное зерно и несколько отдельных составляющих его зернышек.

* * *

Форма, размеры и строение крахмальных зёрен специфичны для определенных видов растений и крупных растительных групп. Например, у бобовых крахмальные зёрна овальные, довольно крупные, с четко выраженной слоистостью и хорошо заметной полоской внутри. Крахмальные зёрна кукурузы округло-угловатые, мелкие, от 2 до 28 мкм в поперечнике, с хорошо заметным центром образования. Слоистость в них, как правило, не видна.

У ржи и пшеницы крахмальные зёрна обычно двух типов: мелкие округлые диаметром 2—9 мкм и крупные линзовидные, 30—40 мкм в поперечнике.

При надавливании на препарат покровным стеклом в зёрнах появляются радиальные трещины. У ржи они образуются на периферии зёрна и до центра не доходят, а у пшеницы расходятся от центра, не доходя до периферии зёрна.

В зерновках риса, так же как у овса, имеются крупные сложные зёрна, состоящие из большого числа очень мелких, однородных по размерам и форме отдельных зернышек.

У гречихи крахмальные зёрна сильно вытянуты в длину, сложные, с очень большим числом центров образования крахмала.

Инулин в подземных органах сложноцветных

Инулин содержится в корневых шишках земляной груши (*Helianthus tuberosus* L.), георгины (*Dahlia* sp.), в старых корнях одуванчика (*Taraxacum officinale* Web.

ex Wigg.), в корневищах девясила (*Inula helenium* L.) и у других представителей семейства сложноцветных.

Инулин растворен в клеточном соке и может быть осажден из него крепким спиртом.

С материала, фиксированного спиртом, делают продольные или поперечные срезы и рассматривают их в глицерине. Отложения инулина имеют вид сферокри-

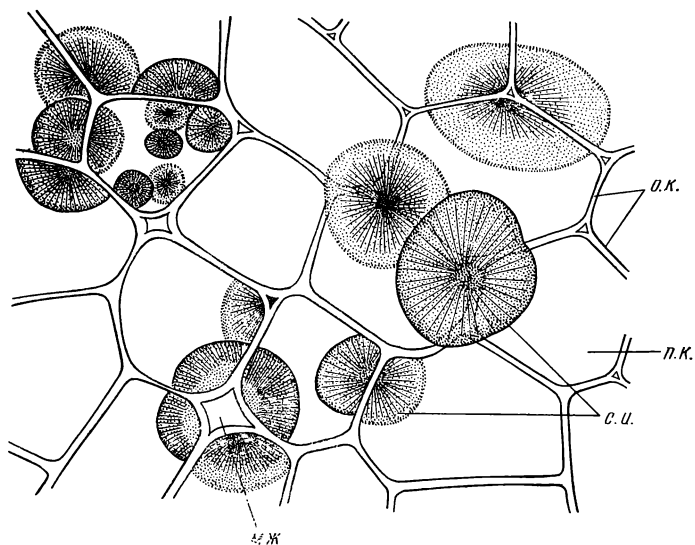


Рис. 16. Инулин в клетках клубня топинамбура (земляной груши):

с. и. — сферокристаллы инулина, о. к. — оболочки клеток, п. к. — полость клетки, мж — межклетник

сталлов (рис. 16), представляющих собой шаровидные или более или менее округлые скопления игольчатых кристаллов, лучисто расходящихся от углов клетки. Иногда в сферокристаллах хорошо видны концентрические слои и радиальные трещины. В каждой клетке может быть несколько сферокристаллов.

Если глицерин, в котором рассматривают срезы, заменить теплой водой, сферокристаллы исчезнут, так как инулин легко растворим в воде.

Запасные вещества в семени гороха посевного (*Pisum sativum* (L.) Cov.)

Для изучения запасных веществ пригодны фиксированные в спирте недозревшие семена гороха или зрелые семена, которые за 12—24 ч до работы следует замочить в воде. Сняв семенную кожуру, бритвой делают тонкий срез любой части массивных семядолей. Срез кладут на предметное стекло в воду, добавляют маленькую каплю раствора иода в водном растворе иодистого

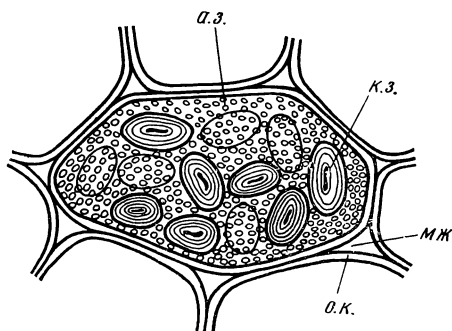


Рис. 17. Клетка семядоли гороха с крахмальными и алейроновыми зёрнами:
к. з. — крахмальные зёрна, а. з. — алейроновые зёрна, м. ж. — межклетник, о. к. — оболочка клетки

калия и накрывают покровным стеклом. После проведения цветной реакции на крахмал срез можно рассматривать и в глицерине. На срезе нужно найти тонкое место, где клетки лежат в один-два слоя.

При большом увеличении микроскопа хорошо видны более или менее округлые клетки с несколько утолщенными стенками (рис. 17). В местах соединения нескольких клеток имеются межклетники. Полость клетки заполнена крупными продолговатыми крахмальными зёрнами, между которыми находятся многочисленные, очень мелкие зёрна запасного белка (алеурона). После обработки иодным раствором крахмальные зёрна приобрели синий, а алейроновые — золотисто-желтый цвет.

Задание. При большом увеличении зарисовать несколько клеток семядоли гороха, отметить их оболочки, межклетники, крахмальные и алейроновые зёрна.

Препарат может быть приготовлен и другим способом. Для этого с поверхности семядоли скальпелем соскабливают немного беловатой массы, которую помещают в воду, добавив в нее каплю иодного раствора. На таком препарате можно видеть лишь содержимое клеток. Сами клетки разрушены и поэтому не видны.

Алейроновые зерна и жир в семени клещевины (*Ricinus communis* L.)

Клещевина относится к группе масличных растений. Масло клещевины известно под названием касторового. В запасующей ткани семени — эндосперме — наряду с жиром содержится большое количество белка.

Очищенным от кожуры эндоспермом на сухое предметное стекло наносят штрих (мазок), который рассматривают в растворе иода в водном растворе иодистого калия, смешанном с сахарным сиропом¹, чтобы предотвратить образование эмульсии жира и набухание алейроновых зерен. При большом увеличении микроскопа в мазке можно увидеть желтые капли жира и довольно крупные (2—4 мкм) алейроновые зерна (рис. 18) овальной или чаще грушевидной формы.

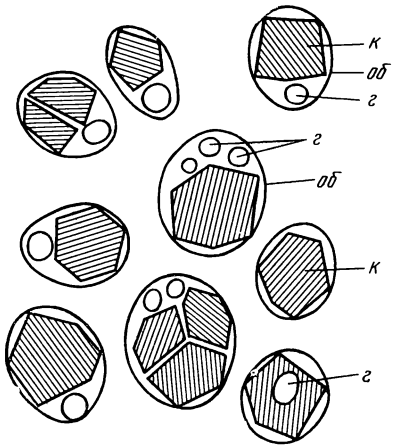


Рис. 18. Алейроновые зерна из клеток эндосперма клещевины:
з — глобиды, к — кристаллиты, об — оболочка алейронового зерна

Клетки эндосперма не видны, так как при изготовлении препарата они разрушаются.

Алейроновые зерна клещевины сложные. В каждом зерне хорошо видно одно или два золотисто-бурых многогранных образования, представляющих собой кристаллиты белка. В суженной части зерна находят-

¹ Насыщенный водный раствор сахарозы.

ся одно, два, реже несколько бесцветных шаровидных телец, состоящих из кальциевых и магниевых солей инозитфосфорной кислоты. Это глобиды. Кристаллиты и глобиды окружены аморфным белком.

В препарате желательно найти зерна типичной грушевидной формы, у которых глобиды и кристаллиты расположены в одной плоскости. Если зерно лежит так, что глобид находится под кристаллитом, то обнаружить его очень трудно.

Несмотря на то что зерна рассматривают в крепком растворе сахара, их кристаллиты довольно быстро набухают и округляются, теряя при этом кристаллоподобные очертания.

Реактивом на жиры и некоторые жироподобные вещества служит 0,5%-ный спиртовой раствор судана III или судана IV, который окрашивает жиры в оранжево-красный цвет. Обработку раствором судана можно проводить на срезах и мазках до иодной реакции.

Задание. При большом увеличении зарисовать несколько неповрежденных алейроновых зерен, отметив в них глобиды и кристаллиты.

Запасные вещества в зерновке пшеницы мягкой (*Triticum aestivum* L.)

В зерновках злаков основная масса запасных питательных веществ локализуется в эндосперме. В нижней части зерновки расположен зародыш (рис. 19).

Для приготовления препарата необходимо сделать поперечный или продольный срез зерновки, предварительно размоченной в воде и затем фиксированной спиртом. Срез кладут на предметное стекло в воду, наносят каплю раствора иода в водном растворе иодистого калия, добавляют глицерин и накрывают покровным стеклом.

На тонком участке среза видно, что эндосперм расположен под многослойными покровами зерновки, состоящими из деформированных клеток с более или менее утолщенными стенками (рис. 19, В). Внешний слой эндосперма, лежащий непосредственно под покровами, представлен одним рядом плотно сомкнутых, в очертании почти квадратных клеток, заполненных мелкими алейроновыми зернами. Этот слой клеток называют алейроновым.

При 400—600-кратном увеличении микроскопа алейроновые зерна кажутся простыми. При предельных увеличениях (1200—1400 раз) в них можно обнаружить сложное строение, сходное со строением зерен клещеви-

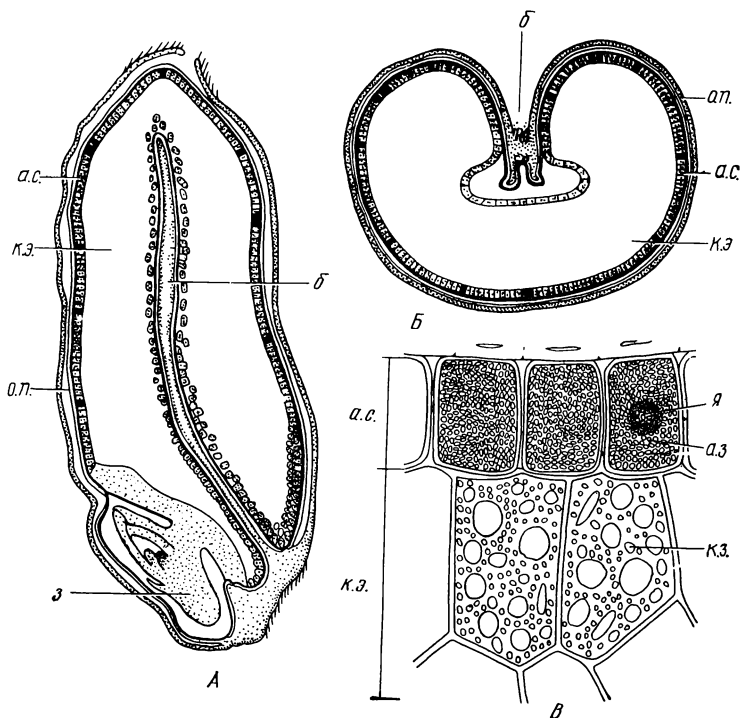


Рис. 19. Строение зерновки пшеницы. А, Б — схемы строения продольного (А) и поперечного (Б) сечения зерновки; В — клетки наружных слоев эндосперма при большом увеличении микроскопа: о. п. — оболочки плода, з — зародыш, б — борозда, а. с. — алейроновый слой, к. з. — крахмалосные клетки эндосперма, к. з. — крахмальные зерна, а. з. — алейроновые зерна, я — ядро

ны. Клетки алейронового слоя мельче клеток эндосперма, заполненных многочисленными крахмальными зёрнами, посиневшими после йодной реакции. Клетки эндосперма глубже расположены и обычно вытянуты перпендикулярно поверхности зерновки.

На постоянных препаратах, окрашенных гематоксилином, алейроновый слой имеет грязно-фиолетовый или

бурый цвет. В средней части клеток этого слоя обычно хорошо видно ядро. Эндосперм не окрашен.

Задание. При большом увеличении зарисовать небольшой участок эндосперма, отметив особенности клеток алейронового слоя.

* * *

Клетки алейронового слоя можно также рассмотреть в зерновках ржи, кукурузы и ячменя. В отличие от пшеницы у ячменя алейроновый слой состоит не из одного, а из трех слоев клеток.

КРИСТАЛЛЫ

В клеточных вакуолях нередко образуются кристаллы различных солей. Чаще всего встречаются кальциевые соли щавелевой $\text{Ca}(\text{COO})_2$, реже угольной CaCO_3 кислот. Кристаллы встречаются во всех органах растений. Больше всего их в листьях и периферических слоях коры стеблей.

Форма отложения щавелевокислого кальция (оксалата кальция) иногда специфична для крупных систематических групп растений.

Под действием соляной кислоты кристаллы оксалата кальция растворяются. При действии серной кислоты оксалат кальция переходит в нерастворимый сернокислый кальций (гипс), образующий многочисленные игольчатые кристаллы.

Кристаллы в чешуе луковицы лука репчатого (*Allium sera* L.)

Мелко нарезанные сухие пленчатые чешуи луковицы несколько дней выдерживают в спирте или в смеси спирта с глицерином. Небольшой кусочек чешуи рассматривают в глицерине при большом увеличении.

Чешуя состоит из нескольких слоев удлинённых клеток без содержимого. Почти во всех клетках хорошо видны одиночные призматические кристаллы, которые иногда срastaются по два или по три. Их называют двойниковыми или тройниковыми кристаллами.

Задание. Зарисовать при большом увеличении одиночные, двойниковые и тройниковые кристаллы.

Друзы в черешке листа бегонии (*Begonia* sp.)

Наиболее распространенная форма отложения щавелевокислого кальция — сrostки многочисленных кристаллов — друзы. Для изучения друз хорошими объектами могут служить черешки разных видов бегонии, в частности *Begonia rex* Putz. (рис. 20), часто разводи-

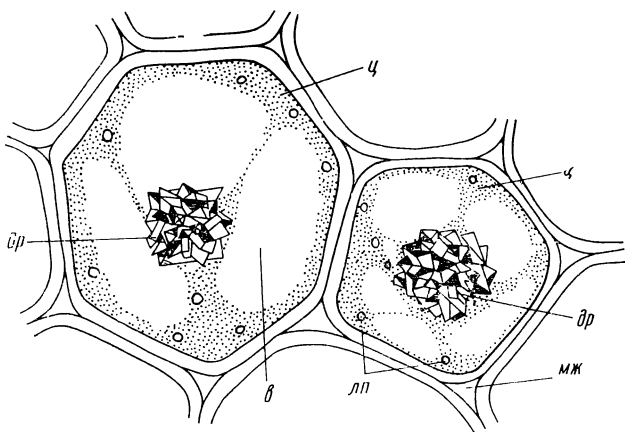


Рис. 20. Друзы в клетках черешка бегонии:

др — друзы, ц — цитоплазма, лп — лейкопласты, мж — межклетники, в — вакуоль

мой в комнатной культуре. Тонкие поперечные срезы черешка рассматривают в глицерине.

На срезе можно видеть более или менее округлые тонкостенные клетки с постенным слоем цитоплазмы, содержащим немногочисленные хлоропласты. В вакуолях многих клеток отложения щавелевокислого кальция встречаются либо в виде одиночных ромбоэдров, либо в виде сrostков многочисленных мелких кристаллов — друз (рис. 20). Наконец, в некоторых клетках могут встретиться переходные формы, у которых на поверхности крупных одиночных кристаллов видны обрастающие их более мелкие кристаллы.

Задание. Зарисовать при большом увеличении одну-две клетки с друзами.

Рафиды в стебле и черешке листа винограда (*Vitis* sp.)

Длинные игольчатые кристаллы, лежащие в клетке параллельно один другому и образующие плотные группы, называются рафидами. Обычно они окружены слизистым мешком и занимают почти всю полость клетки. Клетки, содержащие рафиды, обычно вытянутые и более крупные, чем окружающие их соседние клетки (рис. 21).

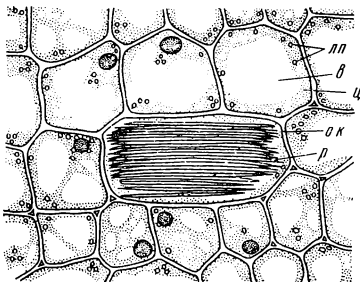


Рис. 21. Рафиды в клетках черешка винограда:

р — рафиды, о. к. — оболочка клетки, ц — цитоплазма, лп — лейкопласты, в — вакуоль

Рафиды хорошо видны в черешках старых листьев или в однолетнем стебле винограда (*Vitis*).

Рафиды встречаются также в корневище купены (*Polygonatum* sp.).

Задание. Зарисовать при большом увеличении клетки с рафидами.

Стилоиды в листе агавы (*Agave* sp.)

На срезах листа агавы можно видеть очень длинные одиночные призматические кристаллы — стилоиды. Стилоид занимает почти всю полость клетки. Клетка, содержащая стилоид, очень узкая, во много раз длиннее окружающих ее клеток. Так как оболочки этих кристаллоносных клеток без специальной окраски не всегда хорошо заметны, нередко возникает впечатление, что стилоиды находятся в межклетниках.

Кроме стилоидов в листе агавы встречаются клетки с рафидами.

Задание. Зарисовать при большом увеличении клетку, содержащую стилоид.

ОБОЛОЧКА

Клетки растений в большинстве случаев имеют хорошо выраженную оболочку, или стенку, которая защищает протопласт, определяет форму клеток, участвует в проведении веществ, а также играет механическую роль.

Образованию оболочки предшествует деление ядра. В телофазе митоза (см. с. 39) во фрагмопласте закладывается тонкая межклеточная пектиновая мембрана. На нее в результате деятельности протопласта с обеих сторон откладывается тонкая эластичная первичная оболочка, состоящая из пектиновых веществ, гемицеллюлоз и целлюлозы. Такую оболочку имеют клетки меристематических (например, камбия), фотосинтезирующих и некоторых других тканей. У большинства клеток после окончания их роста на первичную оболочку откладывается более плотная вторичная, преимущественно целлюлозная оболочка. В некоторых местах вторичной оболочки не образуется. Эти места называются порами.

Пора одной клетки расположена напротив поры соседней клетки. Такая пара пор, находящаяся в смежной стенке между двумя клетками, разделена замыкающей пленкой, или мембраной поры, состоящей из двух первичных оболочек соседних клеток и разделяющего их межклеточного вещества. В живой клетке полость поры заполнена цитоплазмой. В замыкающей пленке через тончайшие субмикроскопические отверстия проходят тяжи цитоплазмы — плазмодесмы, осуществляющие связь между протопластами соседних клеток.

Толщина оболочки зависит от выполняемой клеткой функции. Клетки, обуславливающие механическую прочность и твердость органов растения, имеют толстые оболочки; клетки, несущие запасную, выделительную и некоторые другие функции, снабжены тонкой оболочкой.

Строение оболочек можно изучать на срезах того или иного органа, а также на мацерированном материале, получение которого основано на искусственном разъединении клеток вследствие растворения межклеточного вещества.

Тонкие оболочки клеток сердцевины бузины красной (*Sambucus racemosa* L.)

Сердцевина бузины служит одним из лучших объектов для начинающих работать бритвой. Ее получают из окончивших рост толстых однолетних побегов, отходящих от основания куста (так называемые жировые побеги). Междоузлия режут на куски длиной около 10 см и коротким шомполом выбивают из них сердцевину. Диаметры шомпола и сердцевины должны быть одинаковыми. Если сердцевина очень влажная и ее не удастся выбить, кусочки стебля подсушивают в сухом помещении в течение двух-трех дней. Сухую или выдержанную в спирте сердцевину резать очень легко. Площадь среза и направление его по отношению к оси стебля для изучения клеток, слагающих сердцевину, значения не имеют.

Тонкий срез сухой сердцевины рассматривают в воде. Желательно, чтобы толщина среза была меньше диаметров клеток, иначе наложение одних клеток на другие помешает рассмотреть объект.

Чтобы удалить пузырьки воздуха из разрезанных клеток, по поверхности покровного стекла следует слегка постучать препаровальной иглой. Тогда полости этих клеток заполнятся водой. Там, где толщина среза больше диаметра клетки и они оказались неповрежденными, их полости останутся заполненными воздухом, который под микроскопом имеет вид пузырьков, окруженных черной каймой.

При малом увеличении надо найти наиболее тонкое место среза. Оно должно быть прозрачным и без пузырьков воздуха.

Сердцевина состоит из почти округлых тонкостенных, лишенных содержимого клеток различных размеров (рис. 22). Клетки имеют приблизительно одинаковые контуры и размеры в трех взаимно перпендикулярных направлениях. Такие клетки называют паренхимными. Клетки расположены на разных уровнях,

поэтому на срезе они обычно лежат одна на другой. Между клетками имеются межклетники, очертания которых зависят от числа окружающих их клеток.

При большом увеличении микроскопа можно видеть, что в некоторых местах оболочка клетки очень тонка. Эти тонкие участки оболочки представляют собой поры. Они выглядят по-разному в зависимости от положения: в плане они округлые или несколько продолговатые, в разрезанных

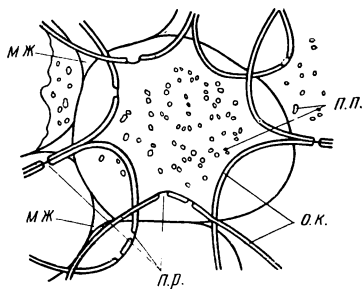


Рис. 22. Поперечный срез сердцевинной бузины:

м.ж. — межклетники, *п. п.* — поры в плане, *п. р.* — поры в разрезе, *о. к.* — оболочка клетки

стенках между двумя клетками поры имеют вид коротких каналов, пересеченных тонкой замыкающей пленкой. Поры, канал которых на всем протяжении одинаковой ширины, называют простыми. Если пора находится в стенке, обращенной к межклетнику, то ее канал замкнут снаружи только одной первичной оболочкой. Эти поры называют слепыми.

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать несколько клеток сердцевинной бузины, отметить форму клеток, межклетники, поры в плане и в разрезе.

* * *

Строение стенок паренхимных клеток с простыми порами можно рассмотреть и в сердцевине многих древесных растений, а также в основной ткани стеблей кукурузы или сорго.

Оболочки клеток эпидермиса листа аспидистры (*Aspidistra elatior* Blume)

Простые поры в тонкостенных клетках хорошо видны в эпидермисе аспидистры — обычного комнатного растения.

Из живого или фиксированного спиртом листа вырезают тонкую полоску, которую обертывают вокруг указательного пальца левой руки, и, придерживая лист с

двух сторон большим и средним пальцами, делают возможно более тонкий небольшой поверхностный срез. Его кладут в воду и накрывают покровным стеклом. Лучше всего рассматривать края среза, где клетки чаще всего расположены в один ряд. Средняя часть среза обычно получается более толстой, так как кроме клеток эпидермиса здесь могут быть и глубже лежащие клетки листа с многочисленными хлоропластами.

Эпидермис состоит из клеток, вытянутых вдоль листа. Клетки живые, с цитоплазмой и ядром. В стенках смежных клеток хорошо видны в разрезе поровые каналы с тонкой замыкающей пленкой (рис. 23).

Задание. При большом увеличении зарисовать несколько клеток эпидермиса, отметить в них содержимое, на боковых стенках показать поры в разрезе и тонкие мембраны, пересекающие каналы пор.

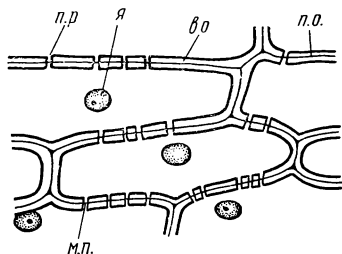


Рис. 23. Клетки эпидермиса листа аспидистры:

п. о. — первичная оболочка,
в. о. — вторичная оболочка,
п. р. — пора в разрезе, я — ядро,
м. п. — мембрана поры

Строение оболочек волокон в стебле льна-долгунца (*Linum usitatissimum* L.)

Клетки, длина которых во много раз превышает ширину, называются прозенхимными. Обычно они заострены на концах и имеют вид волокон.

Для изучения оболочек волокон пригодны стебли многих прядильных растений, в том числе льна-долгунца. Стебли льна фиксируют спиртом через 2—3 недели после начала цветения. Тонкий поперечный срез междоузлия рассматривают в воде. Срез может быть неполным.

При малом увеличении микроскопа видно, что в середине среза стебля находятся тонкостенные рыхлые клетки сердцевины, вокруг нее плотным широким кольцом располагается древесина. В периферической, коровой, части стебля хорошо заметны группы клеток со светлыми блестящими, сильно утолщенными оболочками, толщина которых зависит от сорта льна, сроков

сбора материала и агротехники выращивания растения. При большом увеличении следует рассмотреть группу этих клеток.

Если клетки расположены рыхло, то они имеют округлые или овальные контуры; плотно сомкнутые клетки в очертании многоугольные. В полостях молодых клеток заметны сгустки свернувшегося при фиксации содержимого. В старых клетках, в которых закончился рост и утолщение оболочек, протопласты отмирают.

В оболочке хорошо видны слои, параллельные поверхности клетки. Поровые каналы встречаются редко.

Чтобы рассмотреть общий вид этих клеток, следует выделить их из стебля, приготовив тотальный препарат. Для этого с кусочка стебля длиной 3—5 см снимают коровую часть и кладут ее на предметное стекло в каплю воды эпидермисом вверх. Скальпелем или препаровальной иглой удаляют периферические ткани, пока на стекле не останется пучок параллельно лежащих волокон. Накрыв их покровным стеклом, при малом увеличении надо найти свободно лежащие волокна. Длина волокна в сотни раз превышает его ширину. Концы волокна узкие, заостренные. В средней части волокна иногда встречаются местные расширения. Поскольку толщина волокна значительно превышает глубину поля зрения микроскопа, при большом увеличении, пользуясь микрометрическим винтом, можно увидеть волокно с поверхности и в оптическом разрезе.

При рассмотрении волокна в оптическом разрезе видна полость клетки с остатками содержимого, состоящего из мелкозернистых сгустков. В оболочке заметна слоистость, параллельная продольной оси клетки (рис. 24).

Рассматривая волокно с поверхности, можно заметить тонкую косую исчерченность оболочки. Это так называемая полосатость, или штриховатость. На разной глубине, т. е. в разных слоях вторичной оболочки, штрихи могут быть направлены в противоположные стороны. Это объясняется тем, что каждый слой вторичной оболочки состоит из параллельных, винтообразно закрученных вокруг продольной оси клетки тонких волокон целлюлозы — фибрилл. Такая структура оболочки значительно увеличивает прочность волокна, подобно тому, как достигается значительная

крепость веревки, скрученной из волокон какого-либо прядильного растения.

Угол наклона фибрилл имеет диагностическое значение. У многих прядильных растений фибриллы расположены под определенным углом к продольной оси клетки.

Фибриллярным строением объясняются высокие технические свойства волокон льна, их прочность, эластичность и упругость.

В качестве реактива на целлюлозу используют хлорцинк-йод, вызывающий ее посинение¹. Он представляет собой раствор йода в водном растворе хлористого цинка. Действие реактива основано на том, что насыщенный раствор хлористого цинка, входящего в его состав, реагируя с молекулой клетчатки, гидролизует ее, доводя до состояния амилоида, близкого по свойствам к крахмальному клейстеру. Амилоидное соединение, взаимодействуя с йодом, входящим в состав реактива, дает уже известное синее окрашивание. Препарат смотрят в реактиве. Следует иметь в виду, что при действии хлор-цинк-йода оболочка сильно набухает.

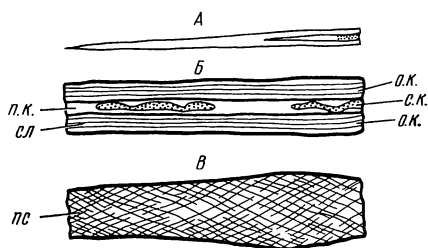


Рис. 24. Волокно льна. А — окончание волокна; Б — оптическое сечение участка волокна; В — участок волокна с поверхности:

п. к. — полость клетки, о. к. — оболочка клетки, с. к. — содержимое клетки, сл — слоистость, пс — полосатость

Задание. 1. При большом увеличении микроскопа зарисовать волокно льна в поперечном разрезе, отметить очертание клетки, утолщенную слоистую оболочку, полость клетки с остатками содержимого.

2. На тотальном препарате при большом увеличении микроскопа зарисовать участок волокна в оптическом разрезе и с поверхности, отметив слоистость и полосатость оболочки, а также полость клетки с остатками содержимого.

¹ В зависимости от способа приготовления реактива клетчатка может приобретать синий или грязно-фиолетовый цвет.

Подобное строение оболочек волокон можно наблюдать в стеблях барвинка, конопли, крапивы и некоторых других волокнистых растений.

Оболочки каменистых клеток околоплодника груши (*Pyrus communis* L.)

С возрастом в оболочке происходят химические изменения, обусловленные появлением некоторых веществ, придающих ей новые свойства. Очень распространена инкрустация оболочки лигнином, вызывающим ее одревеснение.

Паренхимные клетки с очень толстой одревесневшей оболочкой называют каменистыми. С их строением можно ознакомиться на срезах мякоти плодов дикой груши или незрелых плодов культурной груши плохих сортов.

С фиксированного спиртом или свежего околоплодника делают тонкий небольшой срез, который кладут в каплю воды на предметное стекло. Срезы лучше делать с более твердых участков плода, под кожицей или ближе к середине. Направление разреза значения не имеет.

При малом увеличении видно, что среди тонкостенных, богатых клеточным соком клеток мякоти расположены более мелкие толстостенные клетки. Нужно выбрать участок, где эти клетки лежат поодиночке или небольшими группами. Значительная толщина оболочек каменистых клеток объясняется мощным развитием вторичной оболочки, которая откладывается слоями на первичную. Полость клетки постепенно уменьшается, а ее размеры и форма не меняются. После окончания роста в толщину оболочка одревесневает. При этом она теряет эластичность и упругость, но приобретает твердость и прочность. Эти свойства важны для клеток, несущих механическую и опорную функции. Одревеснение каменистых клеток сопровождается отмиранием их протопласта.

Для распознавания одревесневших оболочек существуют специальные цветные реакции, которыми широко пользуются в анатомии растений. Одревесневшую оболочку можно выявить реакцией со спиртовым раствором флороглюцина и соляной кислотой.

Реакцию проводят следующим образом. Сняв покровное стекло и оттянув воду фильтровальной бумагой, на срез наносят каплю 1—0,5%-ного раствора флороглюцина в 50%-ном спирте. Через несколько секунд, оттянув раствор фильтровальной бумагой, срез обрабатывают концентрированной соляной кислотой. Флороглюцин необходимо удалить со стекла потому, что реакция идет только в присутствии концентрированной кислоты и нельзя допускать ее разбавления. Одревесневшие оболочки приобретают вишнево-красный цвет, слабоодревесневшие выглядят более светлыми (розовыми), а неодревесневшие окраску не изменяют. При действии крепкой соляной кислоты срез просветляется, что значительно облегчает изучение объекта. После проведения реакции кислоту удаляют фильтровальной бумагой и заменяют ее каплей глицерина, после чего срез накрывают покровным стеклом и переходят к рассмотрению объекта (вместо глицерина употреблять воду не рекомендуется, так как в воде довольно быстро обесцвечиваются одревесневшие оболочки).

При работе с кислотой необходимо соблюдать ряд предосторожностей, так как ее пары вредно действуют на металлические части микроскопа, линзы объективов, а также на одежду и организм работающего. В связи с этим посуду с кислотой необходимо держать закрытой, а реакцию проводить на столе, отодвинув предметное стекло от микроскопа.

Цветную реакцию на одревеснение можно также получить, действуя на препараты водным раствором сернистого анилина (см. с. 220). При этом одревесневшие оболочки приобретают лимонно-желтый цвет.

Если срез очень толстый и каменные клетки лежат в несколько слоев, то, сняв покровное стекло и отыскав невооруженным глазом группы окрашенных каменных клеток, можно раздавить их скальпелем.

В зависимости от установки трубы микроскопа каменные клетки можно видеть либо с поверхности, либо в оптическом разрезе. Если клетку рассматривать в разрезе (рис. 25), то в толще ее оболочки иногда заметна слоистость, параллельная поверхности клетки. Оболочка пронизана ветвящимися поровыми каналами: канал, начинающийся в полости клетки и проходящий через толщу вторичной оболочки, нередко разделяется на 2—3 канала, доходящих до первич-

ной оболочки. Такое «ветвление» на самом деле представляет собой результат слияния отдельных поровых каналов, происходящего в процессе утолщения оболочки.

Если рассматривать поры в смежных стенках клеток, то можно видеть, что поровый канал одной клетки слу-

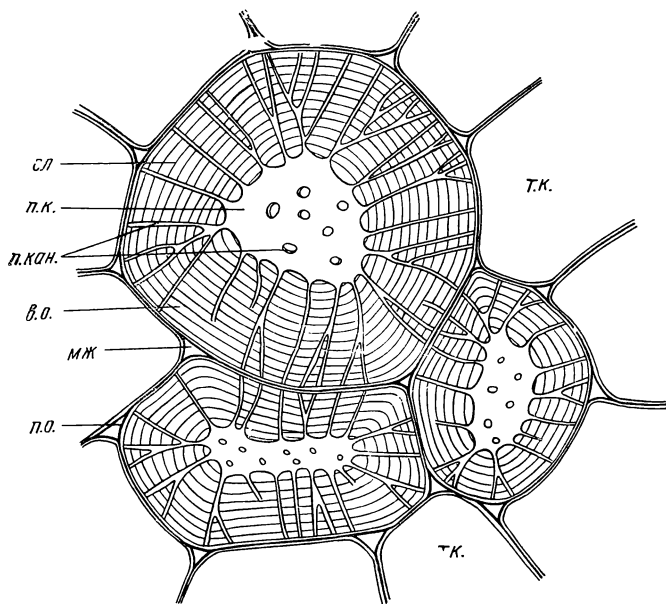


Рис. 25. Каменистые клетки из околоплодника груши:

п. о. — первичная оболочка, *в. о.* — вторичная оболочка, *п. кан.* — поровые каналы в плане и в разрезе, *мж* — межклетники, *т. к.* — тонкостенные клетки, *п. к.* — полость клетки, *сл* — слой вторичной оболочки

жит продолжением такого же порового канала соседней клетки. Их разделяет тонкая мембрана.

На препарате часто бывают видны каналы, как бы обрывающиеся в толще оболочки. Это объясняется тем, что поры проходят не строго по радиусу, а изгибаются и оказываются вне плоскости оптического сечения. Продолжение этих поровых каналов можно увидеть, опуская или поднимая трубу микроскопа микрометренным винтом. Поровые каналы в плане выглядят как небольшие овальные или округлые отверстия, открываю-

щиеся в полость клетки. Диаметр отверстий соответствует ширине канала.

Если клетку рассматривать с поверхности, то полость клетки и слоистость оболочки незаметны, а поровые каналы, пронизывающие всю верхнюю (или нижнюю) стенку, видны в плане.

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать: а) две-три каменные клетки в оптическом разрезе и с поверхности, отметив в них первичную оболочку, слоистую вторичную оболочку, поры в плане и в разрезе; б) тонкостенные клетки мякоти плода, окружающие группы каменных клеток.

Начать рисунок удобнее с контуров каменных клеток, наметив мембрану, состоящую из двух первичных оболочек и межклеточного вещества, затем показать очертания полостей клеток, после чего можно перейти к зарисовке пор в плане и в разрезе. Поры в разрезе изображают в виде тонких каналов, наружные концы которых упираются в первичную оболочку, а внутренние открываются в полость клетки. Слоистость, если она видна, можно показать тонкими линиями.

Оболочки каменных клеток скорлупы ореха лещины обыкновенной (*Corylus avellana* L.)

Околоплодник (скорлупа) ореха лещины состоит из каменных клеток с сильно утолщенными одревесневшими оболочками, в которых хорошо видна слоистость. Так как сделать тонкий срез такого околоплодника практически невозможно, пользуются мацерированным материалом.

Небольшие кусочки скорлупы осторожно кипятят в пробирке с азотной кислотой в течение нескольких минут. В результате сильного окислительного процесса разрушается склеивающее клетки межклеточное вещество, происходит мацерация. Реакция протекает очень бурно, с выделением окислов азота в виде бурых паров. Пробирку периодически снимают с огня и встряхивают, следя за тем, чтобы пенящаяся жидкость не выплеснулась. Работать следует в вытяжном шкафу, так как выделяющиеся окислы азота ядовиты. Для ускорения реакции в азотную кислоту можно добавить несколько кристалликов бертолетовой соли ($KClO_3$).

После мацерации кислоту сливают, материал несколько раз промывают водой и хранят в спирте.

Каплю взвеси, состоящую из отдельных мацерированных клеток или их небольших групп, наносят на предметное стекло и добавляют воду. Клетки рассматривают сначала при малом, а затем при большом увеличении микроскопа.

Клетки могут быть округлыми, продолговатыми, ромбическими, несколько разветвленными и т. д. Толщина оболочки у разных клеток неодинакова. В клетках с сильно утолщенными оболочками полости очень малы.

В некоторых клетках хорошо видна слоистость вторичной оболочки, пронизанной многочисленными узкими поровыми каналами. Их настолько много, что оболочка кажется исчерченной в радиальном направлении. Так выглядит клетка в оптическом разрезе. Если клетку рассматривать с поверхности, то поры видны в плане; они имеют округлые или щелевидные очертания.

Задание. При большом увеличении зарисовать две-три клетки, отметить слоистость оболочки и показать вид поровых каналов при разной установке трубы микроскопа. На рисунке число поровых каналов можно сократить.

* *

Объектами для изучения строения оболочки каменистых клеток могут служить также клетки мякоти плодов айвы, рябины, мацерированной скорлупы (внутриплодника) грецких орехов, сливы, вишни, абрикоса и т. п.

ТКАНИ

Тело высших растений состоит из разнородных клеток, специализированных на выполнении различных функций. Физиологические отправления клеток определяют их структуру. Комплексы клеток, сходных по функциям, а большей частью и по строению, имеющих одинаковое происхождение и определенную локализацию в теле растения, называют тканями.

Распределение тканей в органах растений и их структура тесно связаны с выполнением ими определенных физиологических функций.

Ткани, состоящие из живых тонкостенных, интенсивно делящихся клеток, называются образовательными или меристемами. Верхушечные (апикальные) меристемы расположены на верхушках стеблей и в окончаниях корней. Они обуславливают рост этих органов в длину.

Рассмотрение апикальных меристем побега не входит в задачи настоящего курса.

К боковым меристемам относятся камбий и феллоген. Камбий обеспечивает утолщение стебля и корня. Феллоген образует пробку.

Ткани, возникающие в результате роста и дифференциации клеток — производных меристем, называют постоянными. Распространенная в настоящее время классификация постоянных тканей основана на их анатомо-физиологических особенностях.

Покровные ткани защищают внутренние ткани растений от прямого влияния внешней среды, регулируют испарение и газообмен. К ним относятся эпидермис и пробка, состоящие из плотно соединенных клеток. В корнях однодольных и молодых корнях некоторых двудольных растений функцию покровной ткани выполняет экзодерма.

Механические ткани обуславливают прочность растения. Стенки клеток, слагающих эти ткани, утолщены. К механическим тканям относятся колленхи-

ма, состоящая из паренхимных или несколько удлиненных клеток с неравномерно утолщенными целлюлозными стенками, и **склеренхима**, клетки которой имеют равномерно утолщенные одревесневшие стенки. Склеренхима может быть представлена волокнами и склереидами изодиаметрической (каменистые клетки), ветвистой и звездчатой форм.

Проводящие ткани обеспечивают проведение воды, почвенных растворов и продуктов ассимиляции, вырабатываемых листьями. Ткань, проводящую воду, называют **ксилемой** или **древесиной** (особенно у древесных растений), а ткань, проводящую органические вещества, образованные растением в процессе фотосинтеза,— **флоэмой** или **лубом**. В состав ксилемы и флоэмы наряду с собственно проводящими элементами большей частью входят механические и запасующие клетки, поэтому эти ткани называют сложными. Проводящие ткани по происхождению могут быть первичными и вторичными. Первичные возникают из **прокамбия** — меристематической ткани, закладывающейся на ранних этапах онтогенеза растения. Вторичные ткани образуют **камбий**, который дифференцируется из **прокамбия**.

Обычно флоэма и ксилема располагаются рядом, составляя проводящий пучок. В зависимости от взаимного расположения ксилемы и флоэмы различают несколько типов пучков.

Коллатеральные (бокобочные), состоящие из одного тяжа флоэмы, к которому плотно примыкает тяж ксилемы. В стебле флоэма обращена к периферии (см. рис. 33), в листьях — к нижней стороне пластинки (см. рис. 80).

Биколлатеральные (двубокобочные), в которых ксилема находится между двумя тяжами элементов флоэмы, наружным и внутренним (см. рис. 26).

Концентрические, у которых либо ксилема со всех сторон окружает флоэму (**амфиазальный** пучок, см. рис. 44, 45), либо флоэма окружает ксилему (**амфикрибальный** пучок).

Сложные радиальные, в которых тяжи флоэмы чередуются с радиальными тяжами ксилемы, образующими на поперечном срезе более или менее звездчатую фигуру (см. рис. 68, 74, А). Эти пучки характерны для корней. Пучки, состоящие из какой-либо

одной ткани — флоэмы или ксилемы, называют простыми или неполными. Ими заканчиваются, например, мелкие ответвления жилок в листовых пластинках.

Если флоэма и ксилема разделены камбием, в результате деятельности которого возникают вторичные проводящие ткани, пучок называют открытым, т. е. способным к дальнейшему образованию клеток. Открытые пучки свойственны стеблям и корням двудольных и голосеменных растений, они могут быть коллатеральными и биколлатеральными. Закрытые проводящие пучки, не имеющие камбия, характерны для стеблей и корней папоротникообразных и однодольных растений и для большинства листьев. Закрытые пучки представлены концентрическими, коллатеральными и радиальными пучками. Проводящие пучки нередко армированы склеренхимой, которая окружает пучок со всех сторон либо образует тяжи со стороны флоэмы или древесины. Такие пучки нередко называют сосудисто-волокнистыми.

* * *

Ткани, состоящие из однородных паренхимных клеток, которые заполняют пространства между другими тканями, называют основными. Живые клетки основной паренхимы находятся в состоянии тургора и в контакте с другими тканями увеличивают механическую прочность растения. Основная паренхима может специализироваться на выполнении различных функций. К системе основных тканей относятся запасные, в которых откладывается запас питательных веществ; ассимиляционные, в которых происходит фотосинтез; выделительные, содержащие продукты отброса; ткани поглощения воды и почвенных растворов. К последним относится эпидерма или ризодерма. Она расположена на самой периферии молодого корня и наряду со своей основной функцией играет роль покровной ткани.

В растениях выделяют систему проветривания, которая представлена устьицами, расположенными в эпидермисе, чечевичками, находящимися в эпидерме, воздухоносными полостями и межклетниками.

Изучение строения тканей целесообразно начать с рассмотрения покровных, механических и проводящих.

Разнообразие тканей в стебле тыквы обыкновенной (*Cucurbita pepo* L.)

Кусочки стеблей длиной 2—3 см, вырезанные из междоузлий с небольшой внутренней воздушной полостью, фиксируют спиртом в конце вегетационного периода (в августе — сентябре).

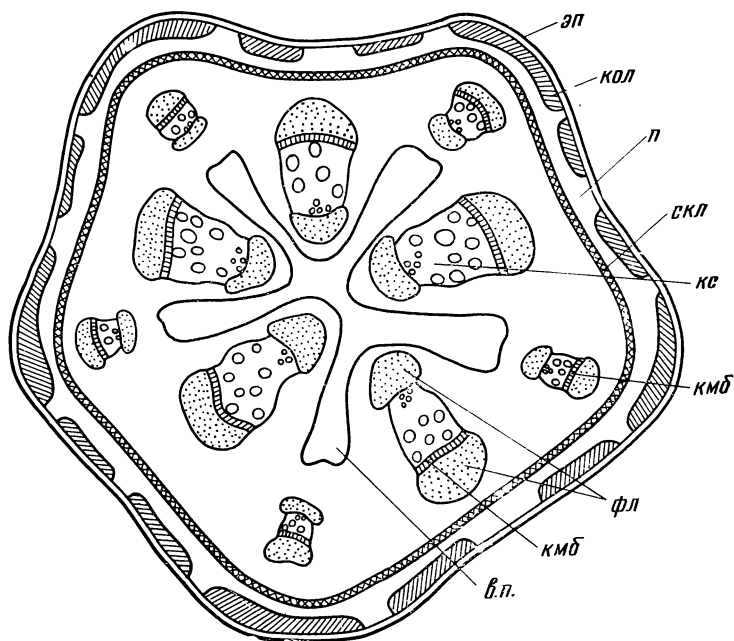


Рис. 26. Схема поперечного среза стебля тыквы:

эп — эпидермис, *кол* — колленхима, *л* — паренхима, *скл* — склеренхима, *фл* — флоэма, *кмб* — камбий, *кс* — ксилема, *в. п.* — воздушная полость

Стебель тыквы в очертании округлый или округло-пятиугольный, с пятилучевой воздушной полостью (рис. 26). Между лучами полости расположены пять крупных проводящих пучков, которые хорошо видны невооруженным глазом. Против лучей полости, немного ближе к периферии стебля, находится второе кольцо из пяти таких же, но более мелких пучков.

Внутреннее строение стебля изучают на продольном и поперечном срезах. Поперечный срез должен захва-

титель не менее половины сечения стебля. Если такой срез не получается достаточно тонким, то для работы с большим увеличением микроскопа следует приготовить еще один как можно более тонкий срез, на котором должны быть наружная часть стебля и хотя бы один крупный проводящий пучок. Продольный радиальный срез, проходящий посередине крупного пучка, лучше делать с междоузлий толстых стеблей. Перед изготовлением среза стебель разрезают вдоль по диаметру. Ткани, расположенные снаружи от пучка, можно удалить. Чтобы срезы не были очень длинными, поверхность, с которой их делают, подсекают бритвой на расстоянии 0,5 см от верхнего края кусочка. Наиболее удачные срезы кладут в раствор иода в водном растворе иодистого калия и накрывают покровным стеклом. Некоторые срезы можно последовательно обрабатывать флороглюцином и соляной кислотой и рассматривать их в глицерине.

Общий план расположения тканей изучают на поперечном срезе стебля при малом увеличении микроскопа, строение отдельных тканей рассматривают при большом увеличении на поперечном и продольном срезах.

Стебель покрыт эпидермисом, на поверхности которого хорошо видна тонкая светлая пленка — кутикула. Эпидермис состоит из одного слоя плотно сомкнутых живых клеток с утолщенной наружной стенкой. Некоторые клетки образуют многоклеточные волоски.

Под эпидермисом расположены участки механической ткани — колленхимы. Наиболее крупные из них находятся в ребрах стебля. Колленхима состоит из живых многоугольных клеток с неравномерно утолщенными стенками. Стенки утолщены в углах, т. е. в местах соединения нескольких клеток. Такая колленхима называется уголковой (рис. 27, А). На поперечном срезе утолщения имеют вид треугольников, если соединяются три клетки, или ромбов, если соединяются четыре клетки. Утолщенные оболочки вследствие сильного преломления света выглядят блестящими, они хорошо заметны вокруг округлых, более гемных, заполненных содержимым полостей клеток. На продольном срезе клетки колленхимы удлинены.

По времени возникновения колленхима — самая ранняя механическая ткань, оболочки ее клеток эластичны,

поэтому колленхима может растягиваться вместе с ростом стебля. Механическую роль эта ткань выполняет только в состоянии тургора, так как неутолщенные места оболочек при подвядании спадаются.

Между участками колленхимы, непосредственно под ней и между другими специализированными тканями и проводящими пучками расположены тонкостенные живые, почти округлые клетки с небольшими межклетниками. Это паренхима. Размеры клеток паренхимы в разных частях стебля неодинаковы.

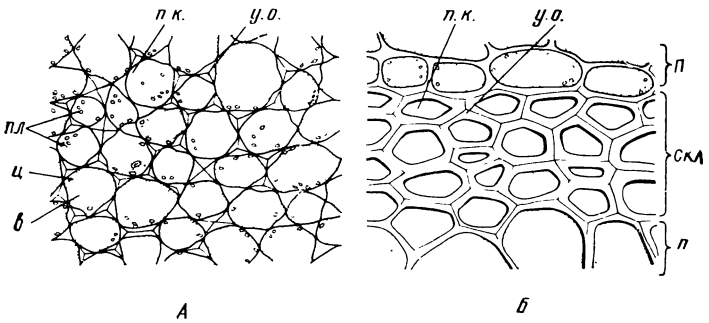


Рис. 27. Механические ткани стебля тыквы. А — угольная колленхима; Б — склеренхима:

п — паренхимные клетки, у. о. — утолщения оболочки, п.л. — пластиды, ц — цитоплазма, в — вакуоль, скл. — склеренхима, п. к. — полости клеток

В некоторых паренхимных клетках откладывается запасной крахмал. В периферических слоях стебля клетки основной паренхимы содержат хлоропласты и поэтому выполняют ассимиляционную функцию.

Паренхима, подстилающая участки колленхимы, граничит с несколькими рядами плотно сомкнутых многоугольных клеток с равномерно утолщенными одревесневшими стенками. Это склеренхима (рис. 27, Б). Оболочки ее клеток после взаимодействия с иодом приобретают ярко-оранжевый цвет, а после флороглюциновой реакции они становятся малиново-красными. На поперечном срезе склеренхима располагается кольцом. В старых стеблях клетки склеренхимы мертвые, в более молодых стеблях в ее клетках видны остатки содержимого. Склеренхима представлена сильно вытянутыми, заостренными на концах волокнами, которые хорошо видны на продольном срезе.

Склеренхима выполняет механическую функцию. Она образуется позднее колленхимы. Одревеснение стенок склеренхимных волокон начинается по окончании роста стебля в длину. Так как одревесневшие стенки теряют эластичность, при утолщении стебля кольцо склеренхимы нередко разрывается. Разрывы заполняются parenхимной тканью.

Расположение механических тканей — колленхимы и склеренхимы — на периферии стебля повышает сопротивление стебля изгибу, сжатию и растяжению, которым подвергаются главным образом наружные зоны органа.

* * *

Кроме наиболее распространенной уголковой колленхимы у растений нередко встречается колленхима иного строения. Так, в стеблях с сильным вторичным утолщением развивается колленхима, у которой утолщены тангентальные стенки клеток, т. е. стенки, параллельные поверхности органа. Радиальные стенки остаются тонкими. Такую колленхиму называют пластинчатой (рис. 28, А). Ее можно видеть в стебле подсолнечника, в побегах многих древесных растений.

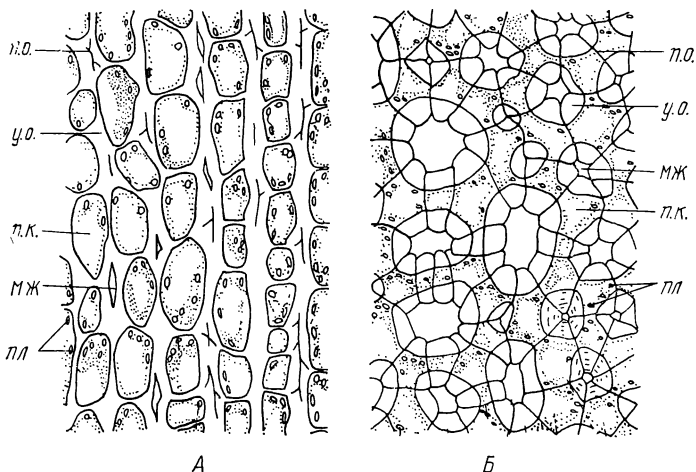


Рис. 28. Поперечный срез колленхимы. А — пластинчатая; Б — рыхлая:

п. о. — первичная оболочка, у. о. — утолщенная оболочка, п. к. — полости клеток с содержимым, пл — пластиды, мж — межклетники

Колленхима, в которой есть межклетники, называется рыхлой (рис. 28, Б). В ней сильно утолщены стенки, ограничивающие межклетник. Утолщенные участки оболочек имеют вид колец. На срезах, обработанных раствором иода в водном растворе иодистого калия, межклетники хорошо отличаются от полостей клеток отсутствием содержимого. Рыхлая колленхима характерна для черешков ревеня (*Rheum*), стеблей горца (*Polygonum*), мари белой (*Chenopodium album* L.)

Строение проводящих пучков в стебле тыквы (*Cucurbita pepo* L.)

Все десять пучков стебля тыквы устроены одинаково, поэтому можно ограничиться рассмотрением одного крупного пучка.

В средней части пучка расположена ксилема, или древесина. В ней даже невооруженным глазом хорошо заметны крупные округлые полости клеток с одревесневшими оболочками. Это сосуды, или трахеи, — элементы, проводящие воду.

Наружная и внутренняя части пучка состоят из довольно мелких недревесневших элементов, совокупность которых составляет флоэму, или луб. Между наружной флоэмой и ксилемой лежат живые тонкостенные клетки образовательной ткани — камбия. Такой пучок называется открытым биколлатеральным.

Ознакомившись с общим планом расположения проводящих тканей в пучке, следует перейти к их детальному изучению при большом (400—600 раз) увеличении микроскопа.

Флоэма

Флоэма, или луб, представляет собой сложную ткань, в состав которой наряду с проводящими элементами могут входить клетки паренхимы и флоэмные волокна (у тыквы волокон нет).

Проводящие элементы флоэмы — ситовидные трубки — образуются из удлинённых, составляющих вертикальный ряд клеток, принадлежащих прокамбию или возникших вследствие деления клеток камбия. Каждая клетка этого ряда делится продольной перегородкой. Одна из сестринских клеток разрастается в

ширину, в ее поперечных стенках появляются мелкие сквозные отверстия — перфорации, или прободения, через которые проходят тяжи цитоплазмы, соединяющие протопласты соседних по вертикали клеток.

Перегородки со сквозными отверстиями получили название ситовидных пластинок. Вертикальный ряд клеток (члеников) с ситовидными пластинками составляет ситовидную трубку. Оболочки ситовидных трубок неодревесневшие, сравнительно тонкие. Содержимое представлено постенным слоем цитоплазмы и слизистым клеточным соком. В функционирующих трубках ядра обычно разрушаются.

Вторая клетка, отделяющаяся от материнской одновременно с клеткой-члеником ситовидной трубки, остается узкой: чаще всего она делится несколько раз поперечными перегородками, образуя тяж сопровождающих клеток, или клеток-спутниц. В течение всей жизни сопровождающие клетки сохраняют ядро и густую цитоплазму.

Для полного представления о строении флоэмы необходимо рассмотреть не только поперечные, но и продольные срезы. Структура наружной и внутренней флоэмы у тыквы одинакова. На поперечном срезе флоэмы ситовидные трубки наиболее широкопросветные, в очертании округлые или округло-многоугольные (рис. 29). Если ситовидные трубки перерезаны на уровне ситовидной пластинки, то на поперечном срезе эта пластинка со сквозными отверстиями видна в плане, а сопровождающие клетки большей частью не видны. Если ситовидная трубка перерезана посередине членика, то тогда очень хорошо видны плотно примыкающие к ситовидным трубкам мелкие сопровождающие клетки с густым зернистым содержимым.

Ситовидные пластинки в ситовидных трубках могут быть горизонтальными или слегка наклонными. На строго радиальном срезе стебля тыквы ситовидные пластинки обычно расположены почти на одном уровне (рис. 30), так как членики ситовидных трубок, находящихся в одном радиальном ряду, являются производными одной камбиальной клетки. В перерезанных ситовидных пластинках видны тонкие сквозные каналы. На боковых стенках ситовидных трубок встречаются небольшие округлые ситовидные поля, через которые проходят тончайшие цитоплазматические тяжи, соединяю-

шие протопласты двух рядом расположенных трубок. Полости ситовидных трубок обычно заполнены свернувшимся при фиксации содержимым. В нем много белков, поэтому после обработки срезов иодным раствором содержимое становится желто-оранжевым. На продольном срезе содержимое ситовидных трубок имеет вид тяжей,

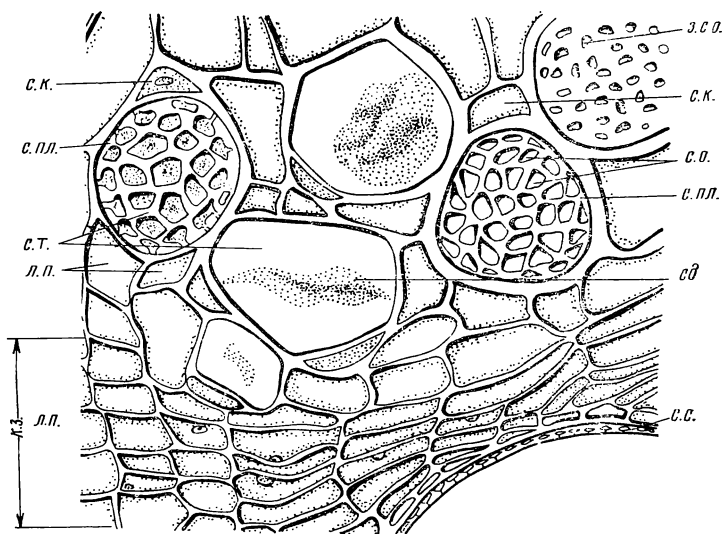


Рис. 29. Поперечный срез флоэмы и камбиальной зоны стебля
тыквы:

с. т. — ситовидные трубки, *с. пл.* — ситовидная пластинка, *с. к.* — сопровождающая клетка, *л. п.* — лубяная паренхима, *с. о.* — ситовидные отверстия, *з. с. о.* — закупоренные каллозой ситовидные отверстия, *сд* — содержимое ситовидной трубки, *к. з.* — камбиальная зона, *с. с.* — стенка сосуда

пересекающих клетки и расширяющихся у ситовидных пластинок.

Если срез прошел косо по отношению к продольной оси стебля, то ситовидные пластинки имеют вид эллипса с овальными сквозными отверстиями, а перерезанные тяжи свернувшегося содержимого заметны как темные сгустки лишь у ситовидных пластинок.

По мере старения ситовидных трубок ситовидные прободения постепенно закупориваются особым веществом — каллозой, при этом отверстия сужаются и на поперечном срезе флоэмы имеют вид небольших то-

чек. К концу вегетационного периода каллоза образует мозолистые тела, которые представляют собой сильно преломляющие свет блестящие утолщения на обеих сторонах ситовидной пластинки. Такая ситовидная трубка в проведении веществ уже не участвует¹.

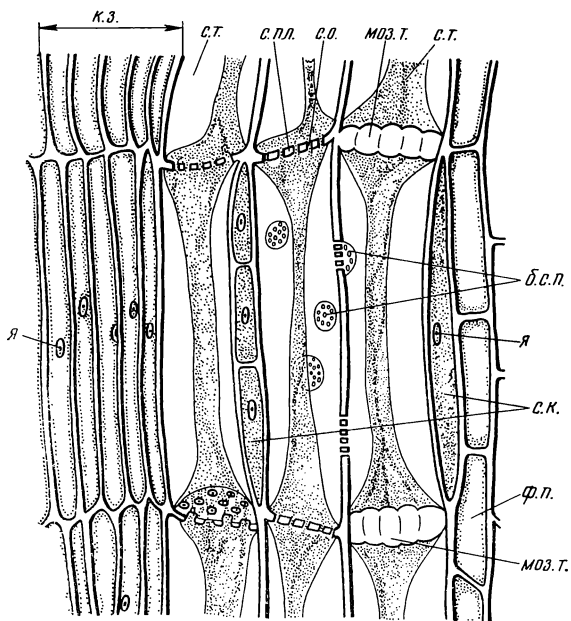


Рис. 30. Продольный срез флоэмы и камбиальной зоны стебля тыквы:

с. т. — ситовидные трубки с тяжами содержимого, *с. п.п.* — ситовидные пластинки, *с. о.* — ситовидные отверстия, *б. с. п.* — ситовидные поля на боковых стенках, *с. к.* — сопровождающие клетки, *ф. п.* — флоэмная паренхима, *моз. т.* — мозолистое тело, *к. з.* — камбиальная зона, *я* — ядро

Мозолистые тела особенно хорошо заметны на продольных срезах старой флоэмы, наиболее удаленной от камбия.

Вдоль членика ситовидной трубки, плотно прилегающая к нему, расположена одна длинная или тяж из нескольких коротких сопровождающих клеток.

¹ У некоторых многолетних растений (виноград, липа) каллоза весной растворяется и ситовидная трубка снова начинает функционировать.

Заостренные концы краевых клеток тяжа находятся на уровне ситовидных пластинок, что указывает на общность происхождения сопровождающих клеток и членников ситовидных трубок.

Живые паренхимные клетки, входящие в состав флоэмы, отличаются от членников ситовидных трубок меньшими размерами и отсутствием сит, но они значительно крупнее сопровождающих клеток, сильнее вакуолизированы и кажутся более светлыми.

Камбиальная зона

В проводящем пучке между наружной флоэмой и ксилемой находятся живые тонкостенные клетки, составляющие камбиальную зону. Клетки расположены правильными радиальными рядами.

Все клетки этой зоны возникают в результате деления клеток однорядного слоя образовательной ткани — камбия.

Клетки камбия делятся продольными тангентальными (т. е. параллельными поверхности органа) перегородками, откладывая клетки наружу, в сторону флоэмы, и внутрь, в сторону ксилемы.

Чем интенсивнее деление камбия, тем шире камбиальная зона.

На поперечном срезе клетки этой зоны имеют почти прямоугольные очертания (см. рис. 29). Тангентальные стенки клеток, находящихся в соседних радиальных рядах, обычно не совпадают.

На продольном срезе (рис. 30) клетки расположены ярусами. Они вытянуты в длину и имеют слабо заостренные или слегка закругленные окончания, находящиеся на одном уровне (рис. 30). Продольные стенки клеток одного яруса вклиниваются между стенками клеток соседнего по вертикали яруса. В клетке видны цитоплазма и ядро.

Периферические клетки камбиальной зоны впоследствии дифференцируются в элементы вторичной флоэмы. На удачно сделанных продольных радиальных срезах можно видеть, что длина клеток камбиальной зоны почти равна длине членников ситовидных трубок. Из внутренних клеток камбиальной зоны формируются элементы вторичной ксилемы.

Ксилема

Ксилема (древесина) состоит из сосудов (трахей) с довольно толстой одревесневшей оболочкой. Наиболее широкопросветные сосуды видны даже невооруженным глазом. Между сосудами расположены мелкие клетки, в очертании многоугольные. Наиболее толстостенные из них относятся к механическим элементам ксилемы, тонкостенные представлены паренхимными клетками. Детально изучать строение элементов ксилемы следует на продольных срезах.

Задание. 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения поперечного среза стебля тыквы, отметив на ней эпидермис, участки колленхимы, паренхиму, кольцо склеренхимы, биколлатеральные пучки с их тканями и центральную воздушную полость.

При зарисовке схемы необходимо соблюдать масштаб. Лучше всего начинать схему с очертаний воздушной полости и контуров проводящих пучков. Это можно сделать, рассматривая срез под лупой. Очертания остальных тканей отмечают, рассматривая срез при малом увеличении микроскопа, передвигая препарат. Чтобы схема была наглядной, для каждой ткани выбирают условные обозначения (голки, одностороннюю или двустороннюю штриховку и т. п.). Можно пользоваться и цветными карандашами. Основную ткань не закрашивают, флоэму можно обозначить синим, ксилему — красным цветом, кружками в ней показывают наиболее крупные сосуды. Схема должна быть снабжена пояснительными надписями. Линии, выносящие надписи, желательно делать горизонтальными; если это почему-либо невозможно, нужно стараться не перекрещивать линии.

2. При большом увеличении микроскопа с поперечного среза детально зарисовать клетки эпидермиса, колленхимы, склеренхимы, флоэмы и камбиальной зоны. Во флоэме изобразить перерезанную ситовидную трубку с внутренним содержимым, ситовидную пластинку в плане, сопровождающие и паренхимные клетки.

3. С продольного среза зарисовать при большом увеличении микроскопа: а) ситовидную трубку с сопровождающими клетками, отметив в ней перерезанную ситовидную пластинку, тяжи свернувшегося содержимого, мозолистое тело, ситовидные поля на боковых стенках; б) клетки камбиальной зоны.

Строение проводящих элементов ксилемы в стебле подсолнечника однолетнего (*Helianthus annuus L.*)

Ксилема, или древесина, так же как и флоэма, представляет собой сложную ткань, состоящую не только из элементов, проводящих воду с растворенными в ней минеральными веществами, но и из клеток, выполняющих механическую и запасающую функции.

К проводящим элементам ксилемы относятся сосуды, или трахеи, и трахеиды. Трахеиды — это длинные прозенхимные клетки с сильно скошенными концами и многочисленными окаймленными порами на боковых стенках. Сосуды — полые трубки, представляющие собой вертикальный ряд удлиненных клеток (члеников). Смежные стенки, отделяющие одну клетку вертикального ряда от другой, в процессе развития сосудов разрушаются, на их месте возникают сквозные отверстия — перфорации. Боковые стенки члеников утолщаются и одревесневают, протопласты клеток отмирают.

Особенности строения проводящих элементов лучше всего видны на продольных срезах.

Кусочки стебля подсолнечника толщиной около 1 см, вырезанные из междоузлий и фиксированные спиртом, разрезают вдоль по радиусам и очищают от паренхимных клеток сердцевины. Затем делают тонкие радиальные срезы твердой части стебля или серию тангентальных срезов, внутренней зоны древесины, граничащей с сердцевинной. Срезы сначала обрабатывают спиртовым раствором флороглюцина, а затем крепкой соляной кислотой и заключают в глицерин. Их рассматривают при большом увеличении микроскопа.

Сосуды, расположенные близ сердцевины, имеют тонкую первичную целлюлозную оболочку и одревесневшую вторичную оболочку в виде отдельных колец. После проведения реакции на одревеснение кольца хорошо заметны благодаря красной окраске. Эти сосуды называют кольчатыми (рис. 31).

Рядом с ними, ближе к периферии стебля, находятся сосуды со вторичным утолщением оболочки в виде одинарной или двойной спирали. Это спиральные сосуды. Завитки спиралей отдельных клеток-члеников, слагающих сосуд, соединяясь концами, образуют единую

сплошную спираль. На препаратах спиральные и кольчатые сосуды могут быть разрезаны вдоль, тогда их утолщения имеют вид полуколец. Иногда в одном сосуде спиральные утолщения чередуются с кольчатыми. Этот промежуточный тип сосудов называют кольчато-спиральным.

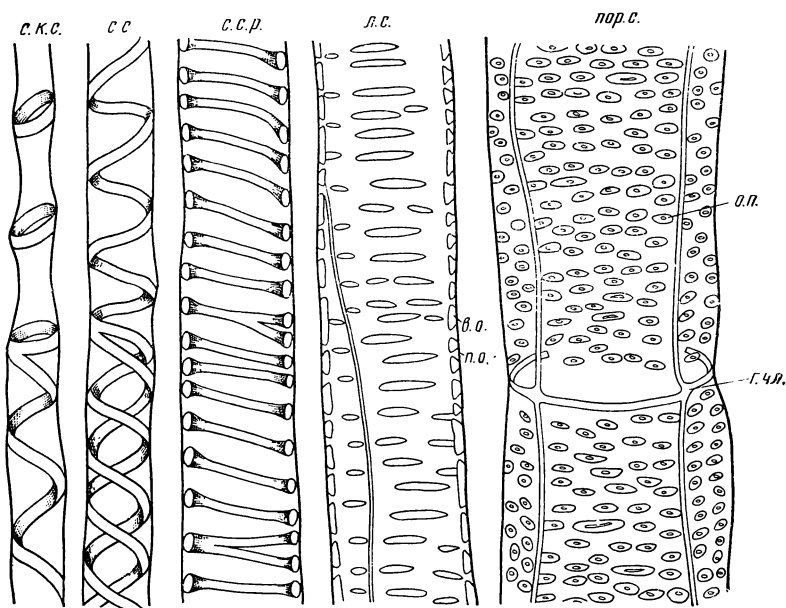


Рис. 31. Сосуды на продольном срезе стебля подсолнечника:

с. к. с. — спирально-кольчатый сосуд, *с. с.* — спиральный сосуд, *с. с. р.* — спиральный сосуд в разрезе, *л. с.* — лестничный сосуд, *пор. с.* — пористый сосуд, *п. о.* — первичная оболочка, *в. о.* — вторичная оболочка, *о. п.* — окаймленные поры, *г. чл.* — граница членка сосуда

Кольчатые, спиральные и спирально-кольчатые сосуды возникают в онтогенезе стебля очень рано, когда рост органа в длину еще не закончен. Они формируются из клеток прокамбия и принадлежат протоксилеме. По мере роста стебля неутолщенная первичная оболочка этих сосудов растягивается, а кольчатые утолщения и завитки спиральных утолщений раздвигаются. Впоследствии под давлением соседних клеток неутолщенные стенки кольчатых сосудов сдавливаются, их диаметр в этих местах уменьшается.

К периферии от спиральных сосудов расположены сосуды с более сильно утолщенной оболочкой, не способной к растяжению. Те из них, которые развиваются из прокамбия, относятся к метаксилеме. Протоксилема и метаксилема составляют первичную ксилему. Сосуды, образующиеся позднее, в результате деятельности камбия, входят в состав вторичной ксилемы. Сосуды метаксилемы и вторичной ксилемы имеют лестничные и сетчатые утолщения боковых стенок.

Формированию лестничного сосуда предшествует образование спиральных утолщений вторичной оболочки, причем отдельные обороты спиралей настолько сближены, что в некоторых местах они соединяются. Узкие пространства между несоединенными участками спиральных утолщений представляют собой поры. В плане они имеют вид вытянутых по ширине сосуда продолговатых или почти щелевидных участков, расположенных вертикальными рядами, как ступени в лестнице. Такой тип поровости стенок сосуда называется лестничным.

При сетчатом утолщении поры в стенках сосуда округлые или овальные в очертании и расположены в один или несколько рядов. В стебле подсолнечника эти сосуды находятся снаружи от лестничных. Многочисленные, очень мелкие, плотно примыкающие одна к другой поры можно было видеть в сосудах тыквы.

Строение пор сосудов отличается от строения простых пор в оболочках паренхимных клеток наличием окаймления. Окаймлением называется приподнятость вторичных слоев оболочки над поровым каналом (подробнее о строении окаймленных пор см. в разделе «Древесина хвойных растений»). Поры на продольных стенках сосудов служат для проведения воды в горизонтальном направлении. Если сосуд в поперечном сечении многоугольный, то на продольном срезе на его стенке заметны вертикальные полосы.

Большая длина как следствие разрушения поперечных стенок между клетками, утолщенные одревесневшие боковые стенки, обеспечивающие прочность, отсутствие живого содержимого характеризует сосуды как наиболее высокоорганизованный тип проводящих элементов, наилучшим образом выполняющих функцию проведения воды.

Кроме сосудов в состав ксилемы входят живые тонкостенные паренхимные клетки, располагающиеся меж-

ду сосудами, а также сильно одревесневшие волокна, сходные по строению с волокнами склеренхимы.

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать кольчатые, спиральные, лестничные и пористые сосуды. Обратит внимание на характер утолщений стенок, очертание и расположение пор, отметить перфорацию.

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ

СТЕБЕЛЬ

Стебель — надземный осевой орган растения, осуществляющий проведение воды и почвенных растворов в восходящем направлении — от корня к листьям и проведение продуктов ассимиляции, вырабатываемых листьями, в нисходящем направлении. В связи с этим в стебле хорошо развиты проводящие ткани. Стебель выполняет и механическую функцию, поддерживая крону растения. Выполнение этой функции обеспечивается системой механических тканей, которые обуславливают прочность стебля и его возможность противостоять неблагоприятным внешним воздействиям: ветру, осадкам и т. д.

Ткани стебля служат также местом отложения запасных веществ и веществ отброса. Особенно активно участвуют в накоплении питательных веществ подземные видоизменения побегов — клубни и корневища.

Стебли травянистых и молодые стебли древесных растений принимают участие в процессе фотосинтеза, так как наружные клетки их содержат хлоропласты, придающие этим стеблям зеленую окраску. Хорошо развитая покровная ткань (у однолетних стеблей — эпидермис, у многолетних — пробка) предохраняет внутренние ткани стебля от излишнего испарения.

Стебель вместе с расположенными на нем листьями, верхушечной и пазушными почками составляет вегетативный побег. Зону стебля, несущую лист, называют узлом, участок стебля между соседними узлами — междоузлем.

На практических занятиях по анатомии растений обычно рассматривают строение междоузлий. Желательно, чтобы знакомство с анатомическим строением стеблей сопровождалось демонстрацией гербарных экземпляров растений.

Прежде чем перейти к описанию анатомического строения стебля, необходимо ознакомиться с основными этапами его развития.

Морфологическая и физиологическая связь стебля и листа обусловлена тем, что оба органа развиваются из одной и той же меристемы, расположенной на верхушке побега. Эта меристема составляет конус нарастания побега, или апекс. Он имеет вид широкого конуса с округлой вершиной. За счет деления клеток верхушечной меристемы и последующего растяжения их производится верхушечный рост побега, т. е. его рост в длину.

Конус нарастания прикрыт зачатками листьев. Самые молодые листовые зачатки, находящиеся непосредственно под конусом нарастания, очень сближены и имеют вид мелких бугорков. Более крупные зачатки листьев, заложившиеся ранее, расположены ниже и слегка раздвинуты.

Так как самая молодая часть побега находится на его вершине, а наиболее старая — у основания, то, рассматривая серию последовательных поперечных срезов, сделанных в нисходящем направлении от конуса нарастания, можно получить представление о постепенном развитии анатомической структуры стебля (рис. 32).

Рассмотрим некоторые особенности развития стебля двудольного растения.

На некотором расстоянии от конуса нарастания (рис. 32, Б), на уровне молодых листовых зачатков, клетки, расположенные на периферии и в центре осевой части побега, перестают активно делиться, увеличиваются в размерах и вакуолизируются. Из этих зон впоследствии формируются первичная кора и сердцевина.

Между ними сохраняется несколько рядов меристематических клеток, располагающихся на поперечных срезах кольцом (рис. 32, Б), которое называют образовательным. На продольном радиальном срезе меристематические клетки составляют два вертикальных тяжа, постепенно расширяющихся книзу.

В основании молодых листовых зачатков, ниже места обособления образовательного кольца, закладывается прокамбий. Его формированию предшествуют деления клеток, производные которых удлиняются, приобретая прозенхимную форму, характерную для элементов прокамбия.

Образовавшиеся тяжи прокамбия в дальнейшем продолжают развиваться в восходящем направлении — к верхушке листового зачатка и в нисходящем — в осевой части побега (стебле). Дуговидно изгибаясь, тяж прокамбия пересекает первичную кору и приближается к образовательному кольцу, клетки которого начинают делиться, формируя новые элементы прокамбия.

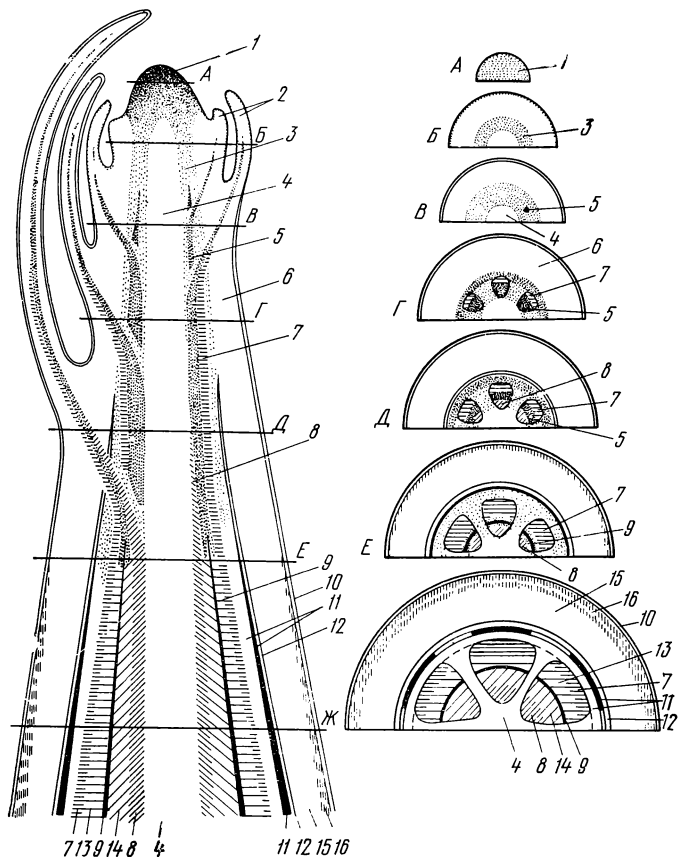


Рис. 32. Схема последовательного развития анатомической структуры стебля (А — Ж):

1 — конус нарастания, 2 — листовые зачатки, 3 — «образовательное» кольцо, 4 — сердцевина, 5 — прокамбий, 6 — первичная кора, 7 — первичная флоэма, 8 — первичная ксилема, 9 — камбий, 10 — эпидермис, 11 — перицикл, 12 — эндодерма, 13 — вторичная флоэма, 14 — вторичная ксилема, 15 — паренхима первичной коры, 16 — колленхима

У двудольных в образовательном кольце обычно дифференцируется один круг прокамбиальных тяжей (рис. 32, В), число которых зависит от числа тяжей, заложившихся в основании каждого листового зачатка. Клетки образовательного кольца, расположенные между тяжами прокамбия, дифференцируются в паренхимные элементы. На поперечных срезах совокупность этих паренхимных клеток имеет вид радиальных полос. Их называют сердцевинными лучами, так как они соединяют сердцевину с первичной корой. У большинства травянистых двудольных сердцевинные лучи очень широкие. Если тяжи прокамбия сближены, то лучи очень узкие, иногда они представлены лишь одним рядом клеток.

В ниже расположенных участках стебля клетки прокамбия дифференцируются в элементы первичной ксилемы и флоэмы (рис. 32, Г, Д).

Флоэма начинает развиваться раньше ксилемы. Сначала она появляется в основании листовых зачатков, затем в прокамбиальных тяжях, находящихся в образовательном кольце. Ксилема развивается позднее в той же последовательности.

Флоэма закладывается в наружных частях прокамбиальных тяжей, т. е. экзархно (от греч. «архе» — начало), и развивается центростремительно. Ксилема закладывается во внутренних участках того же прокамбиального тяжа, т. е. эндархно, и развивается центробежно. Таким образом, флоэма и ксилема формируются в двух противоположных направлениях, навстречу одна другой.

По времени образования и структурным особенностям в первичной флоэме различают протофлоэму и метафлоэму. Протофлоэма — самая наружная, наиболее рано сформировавшаяся часть флоэмы. Обычно она состоит из удлиненных тонкостенных живых клеток. У некоторых растений в состав протофлоэмы входят также волокнистые элементы, которые впоследствии одревесневают.

К центру стебля внутрь от протофлоэмы дифференцируется метафлоэма, содержащая ситовидные трубки с сопровождающими клетками и паренхимные элементы.

Первичная ксилема также представлена протоксилемой и метаксилемой.

Протоксилома, развивающаяся из самых внутренних частей прокамбия на границе с сердцевинной, состоит из сосудов или трахеид со спиральными и кольчатыми утолщениями вторичной оболочки (см. рис. 31). Между проводящими элементами обычно располагаются паренхимные клетки.

В метаксилеме, расположенной снаружи от протоксилемы и развивающейся позднее ее, проводящие элементы представлены лестничными и пористыми сосудами (см. рис. 31) и трахеидами.

Образованием первичных проводящих тканей, составляющих коллатеральные пучки, заканчивается период первичной дифференцировки анатомической структуры стебля.

У хвойных и двудольных растений между первичными ксилемой и флоэмой остается прослойка прокамбия, клетки которого делятся тангентальными перегородками, параллельными окружности стебля, образуя камбий. Клетки камбия, также делясь тангентальными перегородками, откладывают элементы вторичных проводящих тканей, располагающихся между метафлоэмой и метаксилемой. Внутри он откладывает вторичную ксилему, наружу — вторичную флоэму, оттесняющую к периферии элементы первичной флоэмы.

На поперечном срезе открытого коллатерального проводящего пучка двудольного растения ткани располагаются всегда в определенной последовательности: протофлоэма — метафлоэма — вторичная флоэма — камбий — вторичная ксилема — метаксилема — протоксилома (рис. 32, *Е*, *Ж*). В биколлатеральных пучках конутри от протоксилемы находится флоэма, дифференцирующаяся из самых внутренних участков прокамбия, поэтому внутренняя флоэма по происхождению первична.

Вторичные проводящие ткани характеризуются более сложным составом гистологических элементов, чем первичные.

Если клетки периферических слоев образовательного кольца не участвуют в формировании прокамбия, то они дифференцируются в элементы постоянных тканей — паренхимы или склеренхимы (рис. 32, *Ж*). Этот процесс идет одновременно с развитием проводящей системы и приводит к формированию так называемого п е-

рицикла (от греч. «пери» — вокруг и «киклос» — круг), имеющего вид широкого или узкого кольца клеток, расположенного между протофлоэмой и первичной корой.

Перицикл не формируется, если прокамбий развивается по всей толщине образовательного кольца, как у древесных и некоторых травянистых растений. В этих случаях из периферических клеток прокамбиальных тяжей обычно дифференцируются волокна, входящие в состав протофлоэмы.

Внутренняя часть стебля, включающая перицикл, проводящие ткани и сердцевину, получила название центрального или осевого цилиндра, иначе стели или стелы. Серцевина, занимающая центральную часть стебля, состоит из паренхимных клеток, оболочки которых иногда утолщаются и одревесневают.

Нередко в процессе роста периферических частей стебля сердцевина частично или полностью разрушается, и на ее месте образуются воздушные полости, проходящие вдоль всего междоузлия (например, в стебле зонтичных).

Центральный цилиндр дифференцируется одновременно с формированием анатомической структуры наружной зоны стебля. Из клеток самого внешнего слоя конуса нарастания после их делений перегородками, перпендикулярными поверхности стебля, образуется первичная покровная ткань — кожица, или эпидермис. Слои клеток, находящиеся между эпидермисом и перициклом, составляют первичную кору.

У двудольных растений в первичной коре, под эпидермисом, развивается колленхима, остальная часть первичной коры состоит из тонкостенных клеток паренхимы. Самый внутренний однорядный слой клеток первичной коры, прилегающий к перициклу, выполняет функции крахмалоносного влагалища, обычно называемого эндодермой. На радиальных и поперечных (горизонтальных) стенках ее клеток иногда образуются пояски Каспари. В поперечном сечении они видны на радиальных стенках и имеют линзовидные очертания. Пятна Каспари обычно одревесневают. Лучшее всего эндодерма выражена в подземных видоизменениях побегов — корневищах.

СТЕБЕЛЬ ТРАВЯНИСТЫХ ДВУДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Стебель кирказона крупнолистного (*Aristolochia macrophylla* Lam.)

Кирказон (лиана, которую часто разводят в садах) — один из лучших объектов для изучения строения стебля так называемого пучкового типа.

Для этой цели используют стебли однолетнего вегетативного побега, образовавшегося в текущем году. Материал фиксируют спиртом в конце вегетационного периода. Лучше всего вырезать кусочки стеблей из междоузлий, расположенных в средней части однолетнего побега, у которых закончилась первичная дифференцировка анатомической структуры, а вторичных тканей еще не очень много.

Строение стебля изучают на тонких поперечных срезах, которые могут быть неполными, однако необходимо, чтобы они захватили все ткани от сердцевины до эпидермиса.

После предварительного рассмотрения в капле воды с целью установления пригодности для изучения срезы обрабатывают спиртовым раствором флороглюцина, затем соляной кислотой и заключают в глицерин. Можно сначала поместить срез в раствор иода в водном растворе иодистого калия, а потом провести реакцию на одревеснение.

На поперечном срезе (рис. 33) при малом увеличении (56—80 раз) можно различить: 1) эпидермис; 2) первичную кору, состоящую из нескольких слоев клеток, и 3) центральный цилиндр, или стель. Центральный цилиндр начинается широким кольцом склеренхимы, состоящей из толстостенных клеток с одревесневшими оболочками, которые после проведения реакции на одревеснение приобрели вишнево-красный цвет. Наружная граница склеренхимного кольца ровная, внутренняя — волнистая, с небольшими углублениями против проводящих пучков. Кольцо склеренхимы вместе с подстилающим его довольно широким слоем паренхимы составляет перицикл. Ковнутри от него расположен один круг проводящих пучков, ксилемная часть которых тоже приобрела красный цвет.

Флоэма отличается от паренхимы перицикла более желтой окраской и мелкими размерами клеток. Пучки разделены сердцевинными лучами, состоящими из паренхимных клеток. Центральную часть стебля занимает широкая сердцевина.

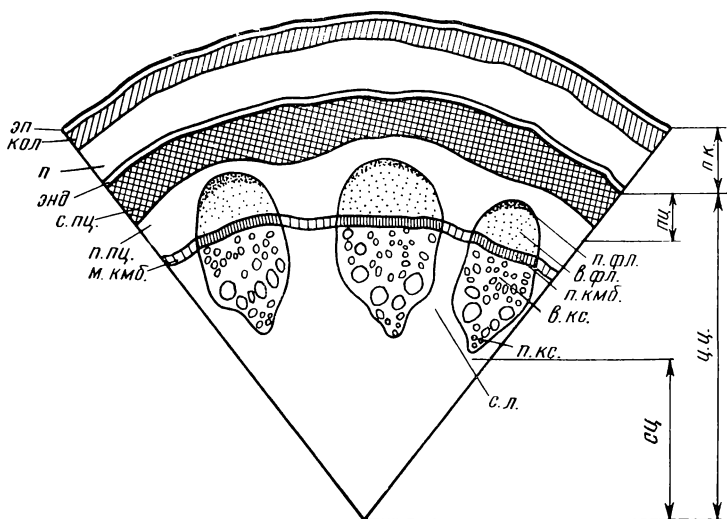


Рис. 33. Схема строения стебля кирказона (рисунок Г. Б. Кедрова):

эп — эпидермис, *п. к.* — первичная кора, *ц. ц.* — центральный цилиндр, *пц* — перицикл, *сц* — сердцевина, *кол* — колленхима, *п* — паренхима первичной коры, *энд* — эндодерма, *с. пц.* — склеренхима перицикла, *п. пц.* — паренхима перицикла, *п. фл.* — первичная флоэма, *в. фл.* — вторичная флоэма, *п. к.мб.* — пучковый камбий, *в. кс.* — вторичная ксилема, *п. кс.* — первичная ксилема, *м. к.мб.* — межпучковый камбий, *с. л.* — сердцевинный луч

Ознакомившись с общей топографией среза, следует перейти к изучению слагающих его тканей при большом (400—600 раз) увеличении микроскопа.

Эпидермис состоит из почти прямоугольных плотно сомкнутых клеток. Их наружные стенки значительно толще боковых и внутренних. С поверхности эпидермис покрыт сплошным тонким слоем кутикулы, которая усиливает его защитную роль.

Под эпидермисом в наружной части первичной коры расположены несколько слоев клеток пластинчатой или, реже, уголкового колленхимы. Клетки ее слегка вытянуты в тангентальном направлении.

Глубже колленхимы лежат крупные тонкостенные паренхимные клетки. Присутствие хлоропластов в паренхимных клетках и элементах колленхимы обуславливает зеленую окраску молодых участков стебля. До проведения реакции на одревеснение в некоторых паренхимных клетках можно видеть друзы щавелевокислого кальция, растворяющегося потом от действия соляной кислоты.

На срезе, обработанном раствором иода в водном растворе иодистого калия, в паренхимных клетках первичной коры можно обнаружить зерна запасного крахмала. Особенно много крахмала в клетках самого внутреннего одноклеточного слоя первичной коры, составляющего крахмалоносное влагалище, или эндодерму.

Содержание в клетках зеленых пластид, запасного крахмала и кристаллических включений позволяет считать первичную кору физиологически активной зоной стебля, осуществляющей ассимиляционную и выделительную функции, а присутствие колленхимы определяет также ее механическую роль. С внутренней стороны к крахмалоносному влагалищу примыкают склеренхимные элементы перицикла, представляющие собой волокна, вытянутые вдоль стебля. На поперечном срезе они имеют многоугольные очертания (рис. 34). Клетки плотно соединены между собой, оболочки их толстые, одревесневшие. Наиболее сильно одревесневают оболочки волокон, составляющих периферическую часть перицикла. Богатые лигнином первичные оболочки и межклеточные пластинки на срезах после проведения реакции на одревеснение окрашены темнее, чем вторичные оболочки, имеющие меньше лигнина.

Внутренняя зона перицикла состоит из крупных живых тонкостенных паренхимных клеток.

Проводящие пучки, расположенные кольцом внутри от перицикла, в очертании округлые или овальные, слегка вытянутые в радиальном направлении. Пучки коллатеральные, открытые. Флоэма в пучке занимает наружное, ксилема — внутреннее положение. Между ними находится камбиальная зона из тонкостенных табличчатых клеток, составляющих радиальные ряды.

Большая часть флоэмы образована камбием. Это вторичная флоэма. Ситовидные трубки флоэмы на срезе наиболее широкопросветны, вплотную к ним примыкают сопровождающие клетки, отличающиеся от

паренхимных элементов флоэмы мелкими размерами и более темным содержимым. Первичная флоэма занимает самую периферическую часть пучка и состоит из тонкостенных, сильно деформированных клеток.

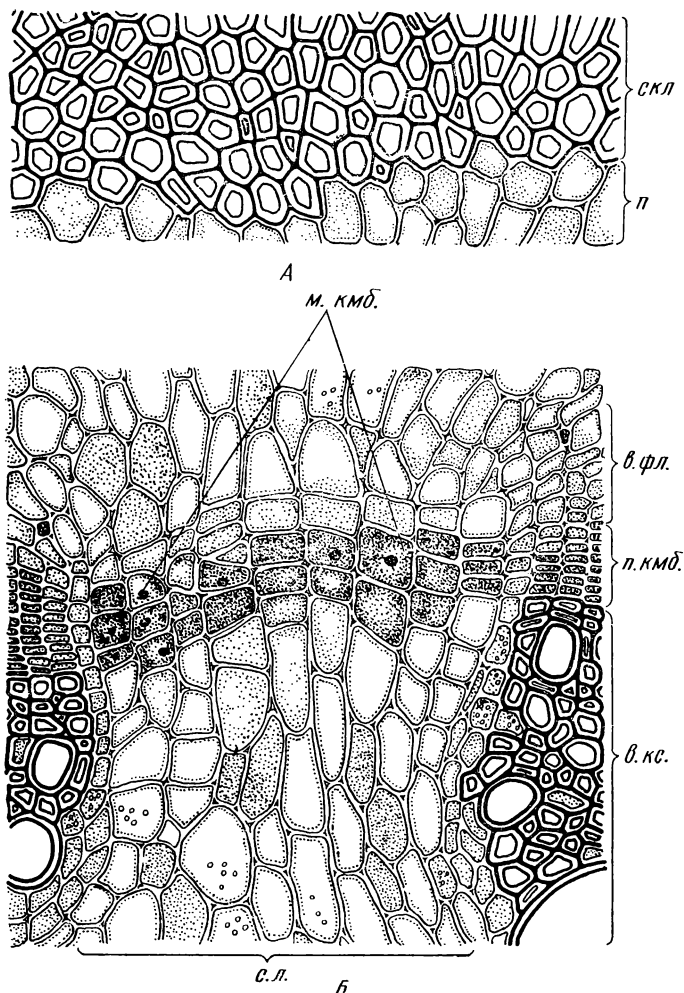


Рис. 34. Строение центрального цилиндра стебля кирказона. А — перицикл; Б — сердцевинный луч с межпучковым камбием:

скл — склеренхима перицикла, п — паренхима перицикла, п. кмб. — пучковый камбий, м. кмб. — межпучковый камбий, в. фл. — вторичная флоэма, в. кс. — вторичная ксилема, с. л. — сердцевинный луч

Вторичная ксилема, образованная камбием и расположенная внутри от камбиальной зоны, состоит из крупнопросветных сосудов, значительного числа волокон и паренхимных клеток. Оболочки всех элементов ксилемы одревесневают. Изредка вблизи камбия можно обнаружить широкопросветные клетки с тонкими оболочками и следами содержимого. Это сосуды, еще не закончившие развитие.

Первичная ксилема, занимающая самую внутреннюю часть пучка, представлена небольшим числом узкопросветных проводящих элементов. Это самые ранние элементы ксилемы — сосуды или трахеиды с кольчатыми или спиральными утолщениями вторичных оболочек. Вместе с окружающими их паренхимными клетками они слагают протоксилему. К первичной ксилеме относятся и более крупные сосуды с пористыми оболочками. Они находятся ближе к периферии и принадлежат метаксилеме.

Сердцевина состоит из крупных паренхимных клеток, сложенных довольно рыхло. Некоторые клетки содержат друзы оксалата кальция.

Широкие сердцевинные лучи пересечены межпучковым камбием, возникающим вследствие делений клеток луча тангентальными перегородками. На поперечном срезе клетки межпучкового камбия имеют более или менее прямоугольные очертания. Они значительно крупнее элементов камбиальной зоны, входящей в состав пучка (рис. 34, Б). Таким образом, в стебле кирказона имеется сплошное камбиальное кольцо, состоящее из чередующихся участков пучкового и межпучкового камбиев. Деятельность пучкового камбия обуславливает разрастание пучков в радиальном направлении. Межпучковый камбий увеличивает протяженность сердцевинных лучей в том же направлении, образуя клетки лучевой паренхимы. В очень молодых стеблях с небольшим числом элементов проводящих тканей межпучкового камбия нет, он формируется в более старых стеблях.

Задание. 1. При малом увеличении зарисовать схему строения стебля, показывающую распределение составляющих его тканей. На схеме отметить зону первичной коры и центрального цилиндра.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать клетки склеренхимы перицикла, пучкового и межпучкового камбиев.

Стебель подсолнечника однолетнего (*Helianthus annuus* L.)

Примером строения стебля пучкового типа с межпучковым камбием может служить также стебель подсолнечника.

Фиксированные в спирте кусочки стебля толщиной 0,5—0,7 см, вырезанные из междоузлий, разрезают вдоль по диаметру и делают поперечный срез, который должен захватить периферическую, плотную, и внутреннюю, более рыхлую, зоны стебля. После обработки срезов раствором иода в водном растворе иодистого калия проводят реакцию на одревеснение. Срезы заключают в глицерин и рассматривают при малом и большом увеличении микроскопа.

На срезе хорошо видны эпидермис, первичная кора, центральный цилиндр с кольцом проводящих пучков и мощно развитая сердцевина из крупных паренхимных клеток (рис. 35).

Клетки эпидермиса имеют типичное для этой ткани строение. От некоторых клеток отходят многоклеточные волоски, состоящие из одного ряда клеток. Клетки более крупных прямых волосков имеют утолщенные оболочки и заканчиваются острием. В основании такого волоска лежит небольшая группа клеток, приподнимающая волосок над эпидермисом. Эти волоски придают стеблю шероховатость. Более мелкие, изогнутые волоски состоят из клеток с тонкими оболочками.

Под эпидермисом расположены несколько слоев клеток колленхимы. В молодых стеблях она угловая, в более старых переходит в пластинчатую. На срезах, обработанных раствором иода в водном растворе иодистого калия, в клетках колленхимы заметны посиневшие или почти черные зерна крахмала, которые видны и в глубже лежащих тонкостенных клетках паренхимы. Особенно много крахмала в эндодерме, граничащей с наружной частью центрального цилиндра и выполняющей в стебле функцию крахмалоносного вместилища. В старых стеблях на радиальных стенках клеток эндодермы иногда видны пятна Каспари, которые дают положительную реакцию на одревеснение. Колленхима и паренхима, заканчивающиеся эндодермой, составляют первичную кору. В ней довольно много вместилищ выделений. Вместилище представляет собой

длинный, в виде канала, межклетник, возникающий вследствие расхождения первоначально плотно сомкнутых клеток. Такие межклетники называют схизогенными (от греч. «схизо» — раздвигать) в отличие от

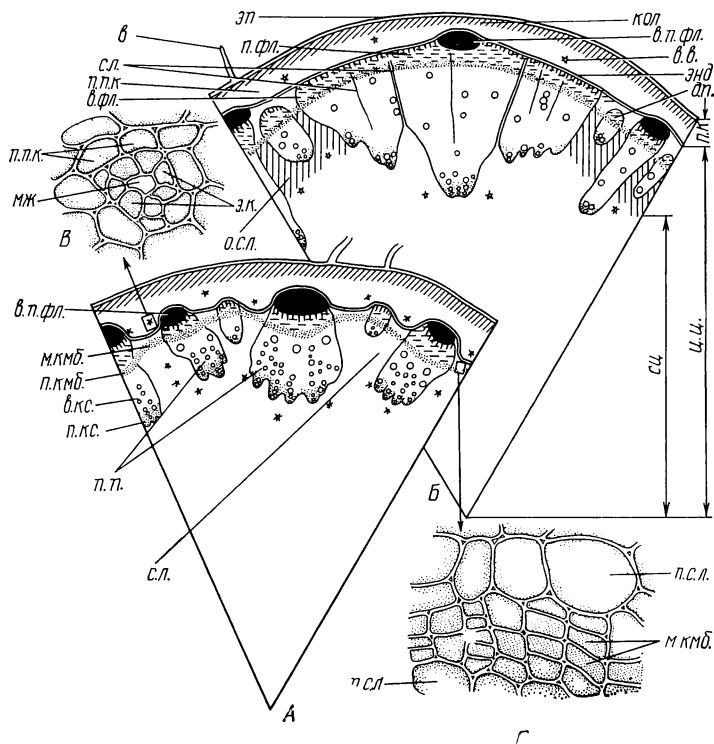


Рис. 35. Строение стебля подсолнечника. А — молодой стебель; Б — старый стебель. В — вместилище выделений (в. в.); Г — межпучковый камбий (м. к. мб.):

п. к. — первичная кора, ц. ц. — центральный цилиндр, с. ц. — проводящие пучки, д. п. — дополнительный проводящий пучок, с. л. — сердцевинные лучи, эп — эпидермис, в — волосок, кол — колленхима, п. п. к. — паренхима первичной коры, энд — эндодерма, в. п. фл. — волокна первичной флоэмы, п. фл. — первичная флоэма, в. фл. — вторичная флоэма, п. к. мб. — пучковый камбий, в. к. с. — вторичная ксилема, п. к. с. — первичная ксилема, п. с. л. — паренхима сердцевинных лучей, о. с. л. — одревесневшая паренхима сердцевинных лучей, э. к. — эпителиальные клетки, мж — межклетник

лизигенных, формирование которых обусловлено растворением клеток (от греч. «лизис» — растворение). Клетки, окружающие канал, обычно делятся перегородками, параллельными очертаниям его полости. Внут-

ренные из образовавшихся клеток составляют эпителий, выделяющий в полость канала смолистые вещества.

На рассматриваемом срезе вместилище видно в поперечном сечении. Вокруг межклетника расположен один ряд мелких эпителиальных клеток с густым содержимым. Полость межклетника обычно пустая, так как вещества, выделяемые эпителиальными клетками, растворяются спиртом при фиксации стебля. Схизогенные вместилища (рис. 35, В) встречаются в паренхиме центрального цилиндра, наружную часть которого составляет кольцо открытых коллатеральных проводящих пучков. Перицикла в стебле подсолнечника нет. В крупных пучках снаружи располагаются тяжи одревесневших толстостенных механических элементов, которые играют роль арматуры, предохраняющей глубже лежащие тонкостенные клетки флоэмы от деформации при изгибе стебля. Такие пучки называют сосудисто-волокнистыми и или армированными. Механические элементы представляют собой волокна прокамбиального происхождения, относящиеся к протофлоэме. В мелких пучках арматуры нет.

Флоэма сложена многоугольными клетками разной величины. Более крупные из них — ситовидные трубки. Если срез захватил окончания члеников трубки, то можно увидеть пластинку с ситовидными прободениями. Если срез прошел через середину трубки, рядом с ней можно видеть мелкие сопровождающие клетки с густым зернистым содержимым. Сопровождающие клетки мельче паренхимных элементов флоэмы.

Расположенная внутри от флоэмы камбиальная зона представляет собой широкую полосу мелких, расположенных радиальными рядами тонкостенных клеток. Все клетки каждого из этих рядов возникают в результате деления одной собственно камбиальной клетки и дифференцируются впоследствии в элементы ксилемы или флоэмы. Значительная ширина камбиальной зоны в молодом стебле свидетельствует об энергичном делении клеток камбия.

Ксилема, слагающая внутреннюю часть пучка, на срезах имеет разные очертания. Узкопросветные, округлые в поперечном сечении кольчатые и спиральные сосуды протоксилемы, расположенные близ сердцевины, а также наиболее ранние проводящие элементы метакси-

лемы составляют радиальные цепочки, разделенные живыми тонкостенными паренхимными клетками.

В состав вторичной ксилемы, примыкающей к камбию, входят сосуды, древесинные волокна (либриформ) и паренхимные клетки. Наиболее широкопросветные элементы ксилемы — сосуды с многочисленными порами на боковых стенках. На поперечных срезах хорошо видны окаймления пор. Волокна либриформа в поперечном сечении имеют прямоугольные или многоугольные очертания. В клетках нет содержимого, оболочка их утолщенные, одревесневшие. Паренхимные клетки тонкостенные, нередко в них имеется содержимое.

Проводящие пучки разделены широкими сердцевинными лучами из паренхимных клеток (рис. 35, А).

Центральная часть стебля занята широкой сердцевиной. Клетки сердцевины паренхимные, тонкостенные, между ними обычно образуются межклетники. На ранних этапах развития стебля оболочки клеток неодревесневшие, прозрачные. В периферической части сердцевины клетки более мелкие, чем во внутренней.

Общий вид центрального цилиндра зависит от возраста стебля. Степень развития проводящих тканей в разных пучках различна, поэтому пучки неодинаковы по размерам. Это объясняется тем, что конус нарастания побега подсолнечника долго сохраняет способность к формированию зачатков листьев, при этом из каждого зачатка в образовательное кольцо стебля входит по три прокаम्биальных тяжа, дифференцирующихся неодновременно и различающихся по толщине. В разное время начинается в них развитие элементов первичных проводящих тканей и вторичное утолщение. В очень молодых стеблях между более или менее сформированными пучками могут быть и мелкие тяжи клеток прокамбия.

На более поздних этапах развития побега в связи с заложением новых листьев между пучками на уровне пучкового камбия из паренхимных клеток сердцевинных лучей вследствие их деления тангентальными перегородками вычленяются элементы межпучкового камбия (рис. 35, Г). Таким образом в стебле развивается сплошное камбиальное кольцо (рис. 35, А).

Из межпучкового камбия возникает не только паренхима сердцевинных лучей, в нем дифференцируется также пучковый камбий, который образует элементы вто-

ричных проводящих тканей, составляющих добавочные пучки. От ранее сформированных пучков они отличаются отсутствием радиальных цепочек сосудов протоксилемы и арматуры над флоэмой. Участие межпучкового камбия в формировании добавочных пучков увеличивает мощность проводящей системы. Вследствие образования этих пучков число сердцевинных лучей увеличивается, но лучи становятся более узкими (рис. 35, Б). Интенсивная деятельность камбия, сопровождающаяся разрастанием сердцевины за счет растяжения ее клеток, приводит к очень быстрому утолщению стебля. В течение двух-трех месяцев стебель утолщается почти в 10 раз.

В старых стеблях стенки клеток сердцевины и лучевой паренхимы, расположенной между ксилемными участками пучков, подвергаются одревеснению, протопласты клеток отмирают.

Задание. 1. Зарисовать схему строения стебля подсолнечника, отметив эпидермис с волосками, первичную кору, состоящую из колленхимы и паренхимы, центральный цилиндр с кольцом открытых проводящих пучков и межпучковым камбием. Обратит внимание на разное строение проводящих пучков и на присутствие в некоторых из них протофлоэмных волокон. Отметить расположение схизогенных вместилищ выделений.

2. При большом увеличении зарисовать схизогенное вместилище выделений.

Стебель сныти обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.)

Для изучения наиболее пригодны участки стеблей с длинными междуузлиями, расположенными под нижними боковыми цветоносными веточками. Фиксировать материал лучше в конце июня — начале июля, когда стебли достаточно эластичны и не ломаются при изгибе.

Поперечные срезы делают с разрезанных вдоль кусочков стебля, обрабатывают их флороглюцином и соляной кислотой и рассматривают при малом и большом увеличении микроскопа. На некоторых срезах желательно провести реакцию с раствором иода в водном растворе иодистого калия.

Стебель сныти полый, в поперечном сечении более или менее округлый (рис. 36, А), с небольшими тупыми

выступами, наличие которых объясняется продольной ребристостью стебля.

Эпидермис типичного для этой ткани строения, с неровной блестящей желтоватой кутикулой. Некоторые его клетки образуют короткие одно-трехклеточные волоски. Под эпидермисом находятся один-два слоя клеток хлорофиллоносной паренхимы, к которой примыкают тяжи угловой колленхимы. Наиболее крупные тяжи колленхимы проходят вдоль ребер.

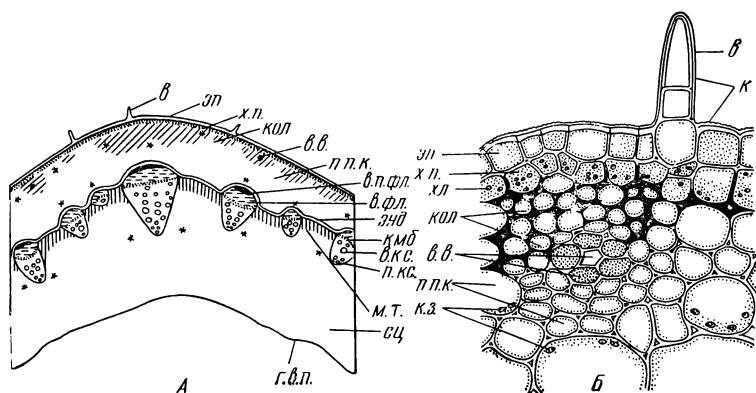


Рис. 36. Строение стебля сныти. А — схема строения стебля; Б — наружная часть стебля при большом увеличении микроскопа:

эп — эпидермис, в — волоски, х. п. — хлорофиллоносная паренхима, кол — угловая колленхима, в. в. — вместилище выделений, п. п. к. — паренхима первичной коры, энд — эндодерма, в. п. фл. — волокна первичной флоэмы, в. фл. — вторичная флоэма, к. м. б. — камбий, в. кс. — вторичная ксилема, п. кс. — первичная ксилема, м. т. — механическая ткань, сц — сердцевина, г. в. п. — граница воздушной полости, к. з. — крахмальные зерна, хл — хлоропласт, к — кутикула

Пространство между участками этой механической ткани и под ними, до проводящих пучков, занимает паренхима, состоящая из крупных округлых клеток. В некоторых клетках видны крахмальные зерна. Больше всего их в самом внутреннем извилистом слое, дифференцированном в крахмалоносное влагалище. Хлорофиллоносная паренхима, колленхима и расположенная внутри от нее крупноклеточная паренхима составляют первичную кору стебля.

Центральный цилиндр начинается кольцом открытых коллатеральных проводящих пучков. Они вплотную прилегают к крахмалоносному вла-

галищу. Перицикла в стебле сныти нет. Проводящие пучки разных размеров. Наиболее крупные из них располагаются под выступами стебля. Наряду с полными пучками, содержащими флоэму и ксилему, нередко встречаются неполные, составленные только флоэмой, иногда в них развиваются один-два сосуда ксилемы.

Неодинаковые размеры проводящих пучков и разная степень развития в них проводящих тканей объясняются неодновременным заложением в образовательном кольце тяжей прокамбия, клетки которого в разное время начинают дифференцироваться в проводящие элементы. В ранее заложившихся прокамбиальных тяжах первичные проводящие ткани развиваются быстрее, в таких пучках раньше формируется камбий и начинается образование вторичных тканей.

Выбрав наиболее крупный проводящий пучок, следует подробнее ознакомиться с его строением при большом увеличении микроскопа. Наружная часть флоэмы представлена мелкими, плотно соединенными клетками с утолщенными, иногда блестящими стенками. В очертании клетки многоугольные. Они составляют наиболее старую по времени образования часть первичной флоэмы — протофлоэму. Стенки самых наружных клеток протофлоэмы могут одревесневать, и клетки превращаются таким образом в механические элементы. Чем старше стебель, тем сильнее армированы проводящие пучки.

Остальная часть флоэмы представлена ситовидными трубками с сопровождающими клетками и паренхимными элементами. Ширина камбиальной зоны зависит от фазы развития растения: до цветения она обычно широкая, к началу цветения камбий постепенно прекращает деятельность, его производные дифференцируются в элементы флоэмы или ксилемы, камбиальная зона становится узкой. Если материал собран в конце вегетационного периода, камбиальная зона в пучках практически незаметна.

Большую часть ксилемы составляют элементы камбиального происхождения: крупнопросветные сосуды, толстостенные волокна (либриформ), паренхимные клетки. Все эти элементы имеют одревесневшие стенки и расположены плотно. Первичная ксилема представлена несколькими мелкими сосудами, окруженными живыми паренхимными клетками с тонкими целлюлозными оболочками. В некоторых пучках внутренняя часть протокси-

лемы, граничащая с сердцевинной, содержит одревесневшие волокна, многоугольные в поперечном сечении. Ксилемные части проводящих пучков соединены межпучковой одревесневшей механической тканью.

Сердцевина состоит из крупных тонкостенных паренхимных клеток. Наиболее мелкие клетки расположены вокруг пучков. В старых стеблях стенки клеток могут быть одревесневшими. При развитии стебля внутренняя часть сердцевины разрушается и на ее месте возникает крупная воздушная полость, которая проходит вдоль всего междоузлия.

В стебле сныти хорошо развита система вместилищ выделений схизогенного происхождения (см. с. 101). Они встречаются в колленхиме и паренхиме первичной коры, во флоэме пучков и в сердцевине близ ксилемы. Вместилище имеет вид межклетника, окруженного несколькими эпителиальными клетками с более густым содержимым, чем в соседних клетках (рис. 36, Б).

Задание. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения стебля, отметив эпидермис, хлорофиллоносную паренхиму, участки уголковой колленхимы, крахмалоносное влагалище, окружающее кольцо открытых коллатеральных пучков, соединенных межпучковой механической тканью. Показать на схеме расположение вместилищ выделений.

* * *

Описанное строение стебля характерно для большинства представителей семейства зонтичных. Различия могут быть в степени развития колленхимы, ширине и степени одревеснения межпучковой ткани, числе и расположении вместилищ выделений.

Стебель лютика ползучего (*Ranunculus repens* L.)

Тонкий, полый внутри стебель лютика развивается в течение короткого времени, так как побег быстро переходит в репродуктивную фазу — фазу формирования цветков. Механические и проводящие ткани в нем развиты слабо. На поперечном срезе (рис. 37), обработанном флороглюцином и соляной кислотой, можно видеть, что проводящая система стебля представлена отдельными пучками, расположенными по кругу среди тонкостенных клеток паренхимы, окружающих крупную централь-

ную полость, которая возникла вследствие разрушения внутренней части сердцевины.

Эпидермис состоит из вытянутых по длине стебля, узких в поперечнике клеток со слегка утолщенными наружными стенками и слабо заметным слоем кутикулы на их поверхности.

Первичная кора сложена тонкостенными паренхимными клетками, содержащими хлоропласты. В коре имеются многочисленные межклетники. У живых растений они заполнены воздухом. Такую ткань называют аэренхимой. Она характерна для растений, развива-

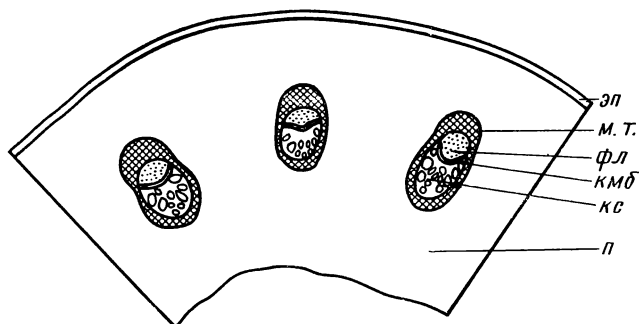


Рис. 37. Строение стебля лютика (рисунок Г. Б. Кедрова):
эл — эпидермис, фл — флоэма, кс — ксилема, п — паренхима, м. т. — механическая ткань, кмб — камбий

ющихся во влажных условиях. Резкой границы между первичной корой и центральным цилиндром нет, и паренхима первичной коры постепенно переходит в паренхиму центрального цилиндра.

Проводящие пучки коллатеральные. В них хорошо различимы все составляющие их ткани. Во внутренней части пучка видны немногочисленные мелкие сосуды первичной ксилемы, окруженные тонкостенными паренхимными клетками. К периферии от них располагается вторичная ксилема, состоящая из более широкопросветных сосудов, небольшого числа механических волокон и паренхимных клеток с одревесневшими оболочками. Хорошо выраженная камбиальная зона из нескольких слоев тонкостенных клеток, расположенных радиальными рядами между ксилемой и флоэмой, заметна лишь в молодых стеблях. К началу цветения камбий обычно заканчивает деятельность и камбиальная

зона становится незаметной. Тонкостенные элементы флоэмы представлены только ситовидными трубками с сопровождающими клетками. Пучки окружены одревесневшими толстостенными волокнами прокамбиального происхождения.

Задание. Зарисовать схему строения стебля, на которой следует обозначить расположение всех тканей.

* * *

С пучковым строением стеблей можно ознакомиться также на примере живокости (*Delphinium*), используя декоративные (*D. cultorum* Voss.), разводимые в садах растения.

Стебли живокости по строению сходны со строением стебля лютика, но в них больше механических тканей, что, видимо, объясняется крупными размерами этого растения.

Под эпидермисом обычного строения расположена паренхимная первичная кора, состоящая из двух, трех, пяти слоев клеток с зелеными пластидами. Клетки, лежащие непосредственно под эпидермисом, по неравномерному утолщению их оболочек сходны с элементами колленхимы.

В центральном цилиндре находится кольцо открытых коллатеральных пучков с тяжом одревесневших протофлоэмных волокон. Пучки соединены межпучковой одревесневшей паренхимой.

Во флоэме можно рассмотреть ситовидные трубки и сопровождающие клетки.

Вторичная ксилема представлена довольно крупными сосудами и небольшим числом волокон. Внутреннюю часть пучка составляют проводящие элементы первичной ксилемы, окруженные толстостенными клетками.

Камбиальная зона сложена таблитчатыми тонкостенными клетками, расположенными в три-пять слоев. Межпучковый камбий обычно заметен только в старых стеблях.

Стебель вьюнка полевого (*Convolvulus arvensis* L.)

На примере вьюнка можно ознакомиться с так называемым сплошным или непучковым типом строения центрального цилиндра стебля.

Такое строение проводящей системы возникает в том случае, если при развитии стебля прокамбиальные тяжи, дифференцирующиеся в образовательном кольце, разрастаясь, соединяются в полый цилиндр. Лишь в верхних, самых молодых междоузлиях стебля может сохраняться пучковое строение. Непучковое строение нередко называют кольцевым, однако этот термин нельзя считать удачным, так как «кольцом» проводящие ткани располагаются только на поперечных срезах.

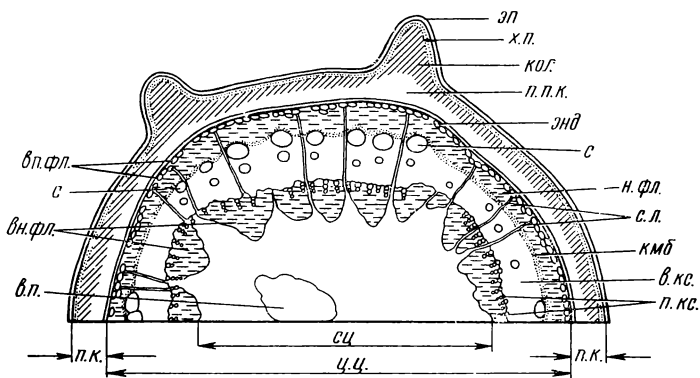


Рис. 38. Строение стебля выюнка:

эп — эпидермис, п. к. — первичная кора, ц. ц. — центральный цилиндр, сц — сердцевина, х. п. — хлорофиллоносная паренхима, кол — уголковая колленхима, п. п. к. — паренхима первичной коры, энд — эндодерма, н. фл. — наружная флоэма, вн. фл. — внутренняя флоэма, в. п. фл. — волокна первичной флоэмы, в. кс. — вторичная ксилема, п. кс. — первичная ксилема, с — сосуд, кмб — камбий, с. л. — сердцевинные лучи, в. п. — воздушная полость

Стебель выюнка в поперечном сечении округлый, с небольшими выступами (рис. 38). Снаружи он покрыт эпидермисом обычного строения. Глубже расположена очень узкая первичная кора, наружная часть которой представлена одним-двумя слоями тонкостенных паренхимных клеток с хлоропластами. Их подстилают два-три слоя клеток уголковой колленхимы. В ребрах колленхима более мощная. Под ней находятся тонкостенные паренхимные клетки. Первичная кора заканчивается крахмалоносным влагаллищем.

В центральном цилиндре перицикла, видимо, нет. Отдельные группы волокон с неодревесневшими слабоутолщенными оболочками и паренхимными клетками между ними дифференцируются из периферической зо-

ны прокамбия и должны быть отнесены поэтому к первичной флоэме. Флоэма, камбий и ксилема на поперечном срезе стебля расположены кольцами.

Флоэма состоит из ситовидных трубок с сопровождающими клетками и флоэмной паренхимы. Однако эти элементы настолько мелки, что их трудно различить.

Если материал собран в конце вегетационного периода, то камбиальная зона в стебле обычно незаметна, так как к этому времени камбий заканчивает деятельность.

Вторичная ксилема состоит главным образом из сосудов и волокон с толстыми одревесневшими оболочками. Самые молодые сосуды наиболее широкопросветные. Некоторые из них вдаются во флоэмную часть проводящей системы, и камбиальная зона в этих местах изгибается. На границе с сердцевинной расположены короткие радиальные цепочки узкопросветных сосудов протоксилемы. Сердцевинные лучи, пересекающие проводящий цилиндр в радиальном направлении от сердцевины до крахмалоносного влагалища, узкие, однорядные.

Характерная особенность стебля вьюнка заключается в том, что конутри от сосудов первичной ксилемы расположены участки флоэмы в виде выступов, вдающихся в паренхимную сердцевину. По происхождению эта флоэма первичная, так как она образовалась из внутренних зон прокамбиальных тяжей в процессе их дифференцировки.

При рассмотрении стебля нужно обратить внимание на сравнительно слабое развитие механических элементов. Это связано с тем, что стебель вьюнка в качестве опоры использует другие растения, а при отсутствии опоры стелется по поверхности почвы.

Задание. 1. Зарисовать схему строения стебля, отметив особенности расположения составляющих его тканей.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать группу волокон в наружной флоэме.

* * *

Вместо вьюнка с непучковым строением центрального цилиндра можно ознакомиться на примере барвинка (*Vinca*), ластовня (*Antitoxicum*), дербенника (*Lythrum*), подмаренника (*Galium*), калистегии (*Calystegia*) и других растений.

СТРОЕНИЕ УЗЛА

Описанное строение стебля характерно для средней и нижней частей междоузлий. Если сделать серию поперечных срезов через узел и верхнюю часть нижерасположенного междоузлия, то можно получить представление о тесной связи проводящих систем стебля и боковых органов. При разборе особенностей развития проводящей системы побега (см. с. 92) отмечалось, что тяж прокамбия сначала закладывается в основании листового зачатка, а затем развивается вверх, к верхушке будущего листа, и вниз по стеблю. Дуговидно изгибаясь, он пересекает первичную кору и «входит» в образовательное кольцо, где соединяется с ранее сформированными в нем прокамбиальными тяжами.

Из основания листа в стебель могут входить один или несколько (обычно нечетное число) прокамбиальных тяжей, которые дифференцируются в проводящие пучки. Совокупность всех пучков, входящих из листа в стебель, называют листовым следом. Иногда этот термин применяют для каждого из пучков. От места вхождения пучка листового следа в стебель до места его соединения с другими, ранее сформировавшимися и ниже расположенными проводящими пучками, в центральном цилиндре не развиваются проводящие ткани, так как клетки образовательного кольца дифференцируются в паренхимные элементы. На поперечных и продольных срезах взрослого стебля в этом месте кольцо проводящих тканей кажется разорванным. Прорывы, которые называют листовыми прорывами, листовыми брешами или листовыми лакунами, заполнены паренхимной тканью. Протяженность листового прорыва в вертикальном направлении зависит от длины листового следа, ширина прорыва — от его толщины (рис. 39, А).

Лучше всего выражены лакуны в стеблях с непучковым строением центрального цилиндра. В стеблях пучкового типа лакуны не всегда легко отличить от широких сердцевинных лучей.

Строение узла у вьюнка полевого (*Convolvulus arvensis* L.)

У вьюнка узлы имеют простое строение, так как из листа в стебель входит лишь один пучок. Если срез прошел через основание черешка, в проводящей системе

стебля виден очень широкий прорыв (рис. 39, Б). Листовой след биколлатерального строения свободно лежит в первичной коре стебля. Несколько ниже, в верхней части междоузлия, листовой след расположен ближе к центральному цилиндру стебля, в котором хорошо выражен листовой прорыв (рис. 39, В). Еще ниже листо-

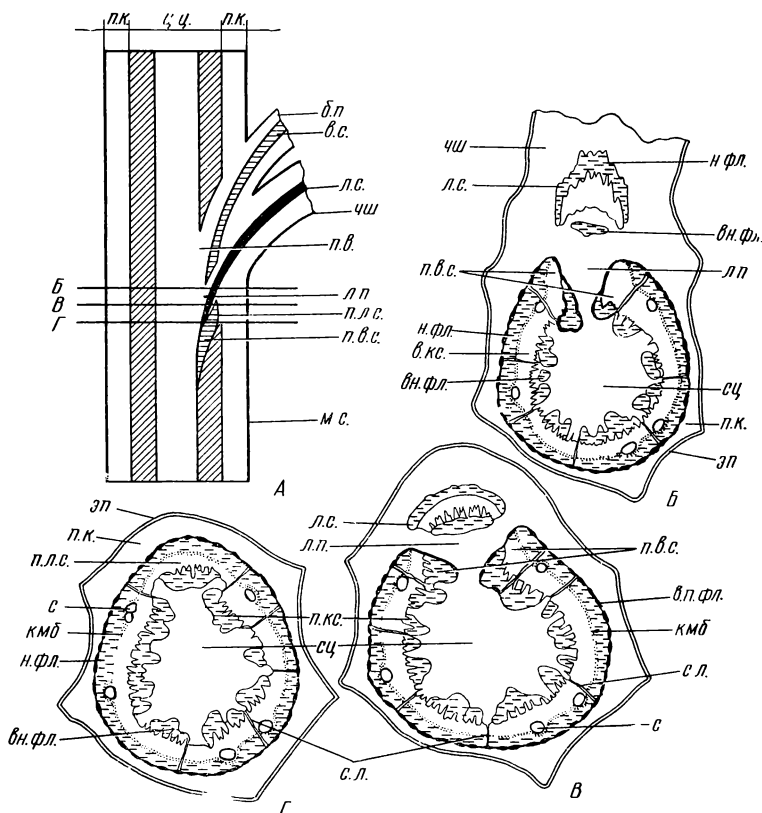


Рис. 39. Строение однолакунного узла вьюнка. А — схема соединения веточного и листового следов с проводящей системой материнского стебля; Б, В, Г — поперечные срезы стебля на разных уровнях:

м. с. — материнский стебель, б. п. — боковой побег, чш — черешок, п. к. — первичная кора, ц. ц. — центральный цилиндр, в. с. — веточный след, п. в. — прорыв ветвления, п. в. с. — веточный след, причленившийся к центральному цилиндру материнского стебля, л. с. — листовой след, л. п. — листовые прорывы, эп — эпидермис, п. л. с. — листовой след, причленившийся к центральному цилиндру материнского стебля, н. фл. — наружная флоэма, вн. фл. — внутренняя флоэма, в. к. с. — вторичная ксилема, п. к. с. — первичная ксилема, сц — сердцевина, кмб — камбий, с. л. — сердцевинный луч, с — сосуды, в. п. фл. — волокна первичной флоэмы

вой след находится уже в центральном цилиндре, и о месте его причленения к проводящей системе стебля можно судить по более широким сердцевинным лучам, ограничивающим листовой след с боков (рис. 39, Г).

Это описание соединения проводящих систем стебля и листа несколько упрощено.

В пазухе листа обычно находится пазушная почка, из которой развивается боковой побег. Причленение проводящей системы бокового побега, называемой веточным следом, к проводящей системе побега первого порядка также сопровождается образованием прорыва. Его называют прорывом ветвления.

У вьюнка, как и у большинства растений, листовой след соединяется не непосредственно с проводящим цилиндром стебля, а через ранее причленившийся веточный след, в котором листовой прорыв возникает обычным путем.

Задание. Зарисовать две-три схемы строения стебля в узловой зоне, показав последовательные стадии «вхождения» листового следа в проводящий цилиндр стебля.

* * *

Кроме вьюнка однопучковые листовые следы встречаются у калистегии (*Calystegia*), флокса (*Phlox*).

У многих растений листовые следы трехпучковые. Их соединение с проводящей системой стебля сопровождается либо образованием одной, общей для всех пучков лакуны, либо трех самостоятельных лакун. В этом случае проводящий цилиндр стебля расчленен более сильно. Такие трехлакунные узлы характерны для яблони (*Malus*) (рис. 40), ивы (*Salix*), караганы (*Caragana*), липы (*Tilia*). У винограда (*Vitis*), бузины (*Sambucus*) в узлах образуется пять и более лакун. Для изучения строения узла пригодны молодые, не закончившие рост побеги этих растений, которые фиксируют в начале лета. У представителей семейств зонтичных и гречишных листовые следы состоят из большого (13—21) числа пучков.

СТЕБЕЛЬ ОДНОДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ

Стебли однодольных растений, так же как стебли двудольных, имеют эпидермис, первичную кору и центральный цилиндр. Закрытые проводящие пучки расположены по всей толще центрального цилиндра.

Развитию проводящей системы стебля предшествует заложение в основании листовых зачатков, находящихся под конусом нарастания побега, многочисленных тяжей прокамбия, из которых развиваются пучки листовых следов (см. с. 91). В стебле однодольного растения образовательное кольцо не выражено. Прокамбиальные тяжи закладываются и дифференцируются в проводящие пучки неодновременно. Войдя в стебель, наиболее круп-

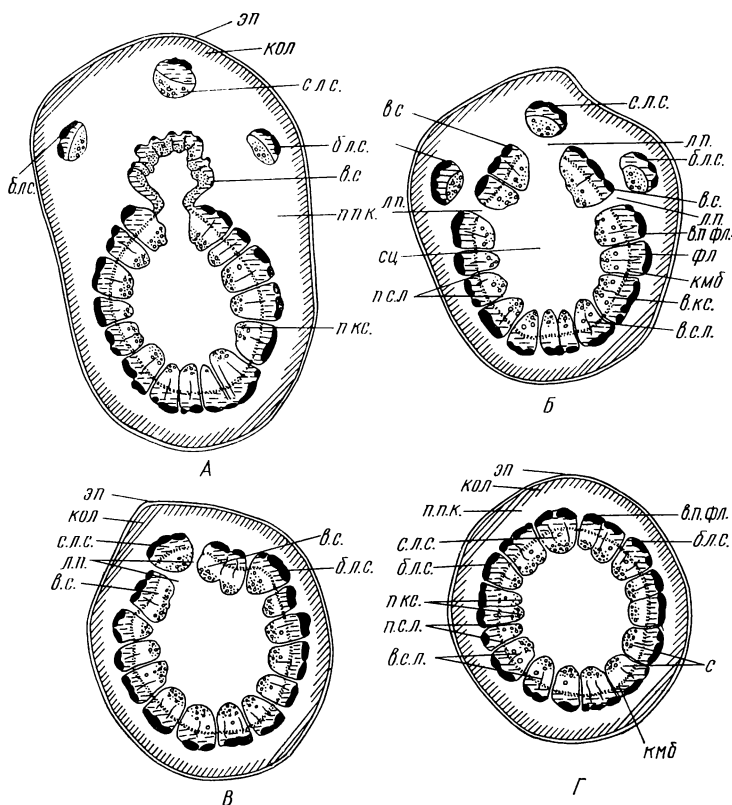


Рис. 40. Строение трехлакунного узла яблони. А—Г—последовательные стадии соединения веточного и листовых следов с проводящей системой материнского стебля:

с. л. с. — срединный и б. л. с. — боковой пучки листовых следов, в. с. — веточный след, л. п. — листовые прорывы, эп — эпидермис, кол — колленхима, п. п. к. — паренхима первичной коры, в. п. ф. л. — волокна первичной флоэмы, ф. л. — флоэма, в. к. с. — вторичная ксилема, п. к. с. — первичная ксилема, с — сосуды, п. с. л. — первичные и в. с. л. — вторичные сердцевинные лучи, к. м. б. — камбий, сц — сердцевина

ные пучки, которые развиваются в первую очередь, дуговидно изгибаются, доходят почти до середины стебля и на протяжении нескольких междоузлий идут более или менее вертикально. Затем они изгибаются к периферии и соединяются с пучками листовых следов ниже расположенных листьев. Более мелкие, позднее дифференцирующиеся пучки тоже дуговидно изгибаются, но они располагаются ближе к периферии центрального цилиндра, а некоторые из них проходят даже вдоль первичной коры стебля. Таким образом, проводящая система стебля представлена многочисленными пучками. Расположением проводящих пучков объясняются некоторые особенности анатомической топографии стебля однодольных: сердцевины у большинства представителей нет, первичная кора не всегда резко отграничена от центрального цилиндра. Эндодерма хорошо выражена лишь в подземных органах — корневищах.

Проводящие пучки в стеблях однодольных растений коллатеральные, реже концентрические, закрытые (без камбия). Все проводящие элементы первичного (прокамбиального) происхождения. Вторичное утолщение встречается лишь у некоторых древесных растений, но у них оно осуществляется иначе, чем у двудольных.

С особенностями анатомической структуры стеблей однодольных можно ознакомиться на примере растений из семейств лилейных, касатиковых, злаков.

Поперечные срезы обрабатывают флороглюцином и соляной кислотой и заключают в глицерин. До проведения реакции на одревеснение на срезы можно подействовать раствором иода в водном растворе иодистого калия, чтобы выявить клетки, содержащие запасной крахмал.

Стебель купены лекарственной (*Polygonatum officinale* All.)

На поперечном срезе стебля купены можно выделить три зоны: 1) покровную, представленную эпидермисом, 2) первичную кору, 3) центральный цилиндр (рис. 41).

Эпидермис имеет обычное строение. Однако в более старых участках стеблей стенки его клеток нередко одревесневают. Так как у однодольных растений нет вторичного утолщения, то утрата эластичности оболочками клеток эпидермиса существенного значения не имеет.

Первичная кора состоит из тонкостенных паренхимных клеток. Колленхимы, как и у большинства однодольных, нет. Эндодерма не выражена.

Центральный цилиндр начинается перициклом, представляющим собой широкое кольцо склеренхимы,

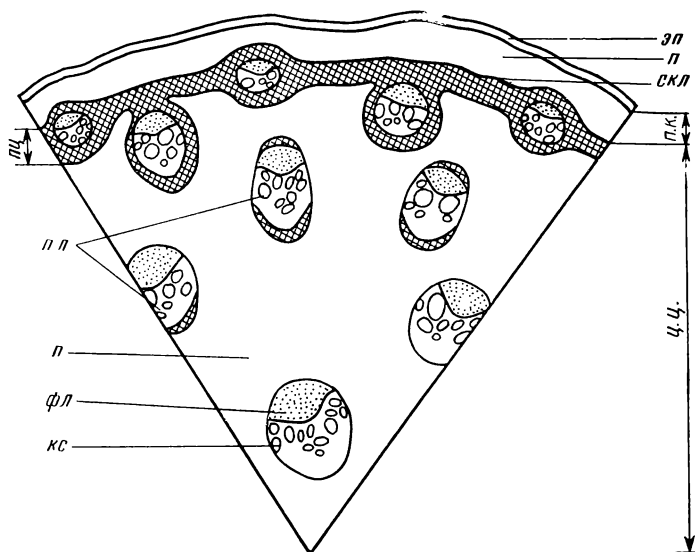


Рис. 41. Схема строения стебля купены (рисунок Г. Б. Кедрова):

эп — эпидермис, п. к. — первичная кора, ц. ц. — центральный цилиндр, п.к. — перицикл, п — паренхима, скл — склеренхима, фл — флоэма, кс — ксилема, п. п. — проводящие пучки

химных волокон. Вся остальная часть центрального цилиндра занята тонкостенными клетками основной паренхимы с большим числом закрытых коллатеральных проводящих пучков.

Ксилемная часть пучка, состоящая преимущественно из пористых трахеид, на поперечных срезах нередко имеет очертания широкой латинской буквы V, в углублении которой находятся группы ситовидных трубок с сопровождающими клетками.

Пучки располагаются по всей центральной части стебля, некоторые из них находятся в склеренхиме перицикла и даже в первичной коре. Пучки, примыкающие к склеренхиме перицикла, окружены механическими во-

локнами. В связи с этим наружная и внутренняя границы перидикла имеют извилистые очертания.

Задание. Зарисовать схему строения стебля, отметив эпидермис, паренхимную первичную кору, центральный цилиндр с перидиклом и проводящими пучками.

* * *

Вместо купены можно использовать стебли тюльпана (*Tulipa*), спаржи (*Asparagus*), эремуруса (*Eremurus*), у которых также хорошо выражен склеренхимный перидикл.

Стебель кукурузы обыкновенной (*Zea mays* L.)

Строение стебля кукурузы имеет много общего со строением стебля купены. Различия заключаются в том, что в стебле кукурузы, как правило, отсутствует первичная кора, которая заметна лишь в самых нижних междоузлиях в виде немногих слоев тонкостенных паренхимных клеток. Склеренхима перидикла придвинута вплотную к эпидермису.

Закрытые коллатеральные проводящие пучки имеют своеобразное строение (рис. 42). В состав ксилемы входит от 3 до 5 сосудов, из них 1—3—узкопросветные, составляющие короткую радиальную цепочку. Это сосуды протоксилемы с кольчатыми и спиральными утолщениями стенок. Они расположены на границе с межклетником (так называемой лакуной протоксилемы), а иногда вдаются в него. Метаксилема представлена двумя крупными пористыми сосудами и небольшим числом расположенных между ними волокнистых трахейд или волокон с одревесневшими стенками.

Флоэма примыкает к ксилеме с наружной стороны. На поперечных срезах она имеет вид сеточки, у которой шестиугольные ячей образованы перерезанными ситовидными трубками, а узлы — четырехугольными сопровождающими клетками с зернистой цитоплазмой.

Проводящие элементы пучка окружены склеренхимным влагалищем или обкладкой, состоящей из толстостенных волокон с одревесневшими стенками. Склеренхимное влагалище хорошо выражено над флоэмой и с внутренней стороны ксилемы, а также по сторонам двух крупных сосудов метаксилемы. Такое строение

проводящих пучков характерно для злаков и представителей близких к ним семейств, например осоковых.

Очертания проводящих пучков и степень развития окружающей их механической ткани различны. Пучки,

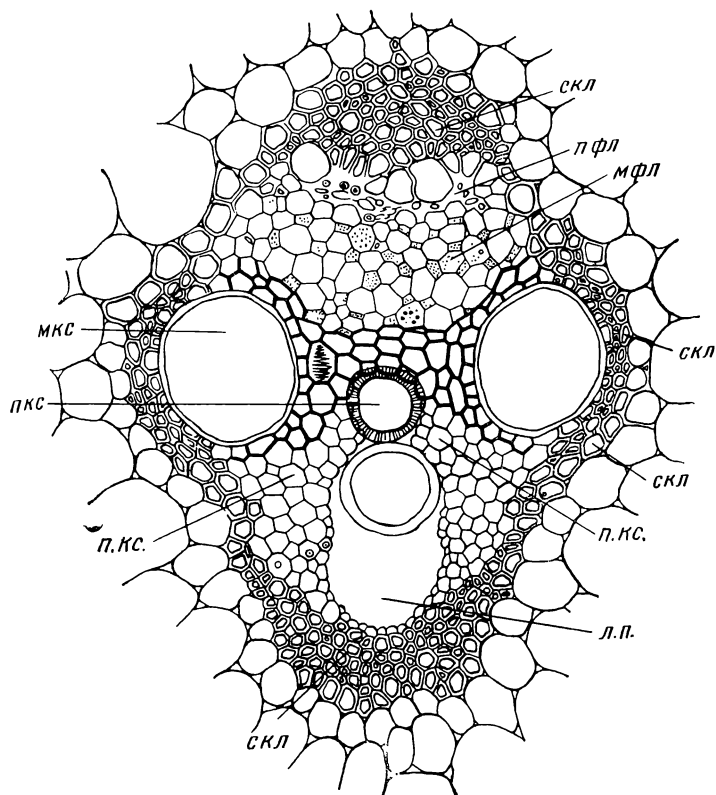


Рис. 42. Проводящий пучок кукурузы (из Ростовцева, 1948):

скл — склеренхима, пфл — протофлоэма, мфл — метафлоэма, мкс — метаксилема, п. к. — паренхима ксилемы, л. п. — лакуна протоксилемы, пкс — протоксилема

лежащие в центральной части стебля, несколько вытянуты в радиальном направлении. Вытянута также водоносная полость у основания протоксилемы (лакуна протоксилемы). Склеренхимная обкладка выражена слабо и состоит из сравнительно небольших групп толстостенных волокон, располагающихся над флоэмой, с внутрен-

ней стороны ксилемы и по бокам пучка у крупных пористых сосудов метаксилемы.

Ближе к периферии стебля пучки более или менее округлые, часто с одним сосудом протоксилемы. Лакуна небольшая, у самых периферических пучков ее может не быть. Механическая обкладка шире, чем у внутренних пучков. Наибольшей мощности она достигает у пучков, расположенных близ эпидермиса. Оболочки паренхимных клеток, окружающих периферические пучки, одревесневают. Таким образом, под эпидермисом возникает сплошное кольцо одревесневших тканей: перициклической склеренхимы, паренхимы и обкладки проводящих пучков.

Такое расположение механических тканей увеличивает прочность периферической части стебля на сжатие и растяжение, которые возникают при изгибе органа. Центральная часть стебля при изгибе испытывает наименьшие напряжения.

Задание. 1. При малом увеличении зарисовать схему строения стебля. 2. При большом увеличении сделать детальный рисунок проводящего пучка.

Стебель ржи посевной (*Secale cereale* L.)

В отличие от кукурузы центральная часть междуузлия стебля (соломины) ржи занята крупной воздушной полостью (рис. 43).

Снаружи стебель покрыт эпидермисом с устьицами. Стенки эпидермальных клеток обычно одревесневают. Под эпидермисом находится склеренхима, состоящая из плотно сомкнутых волокон с сильно одревесневшими стенками, в которых хорошо заметны поровые каналы. В склеренхиму погружены островки ассимиляционной ткани, состоящей из тонкостенных паренхимных клеток с хлоропластами.

Мощность ассимиляционной ткани и склеренхимы в разных частях междуузлия неодинакова. В верхней, хорошо освещаемой части междуузлия островки ассимиляционной ткани крупнее, чем в нижней части, окруженной влагилицем листа и поэтому находящейся в худших условиях освещения. В основании междуузлия ассимиляционная ткань часто не развивается.

Между участками ассимиляционной ткани, в глубже лежащих слоях склеренхимы расположены мелкие

проводящие пучки типичного для злаков строения. К центру от них, в широком слое паренхимы с одревесневающими к концу вегетации оболочками клеток находятся более крупные пучки. Они лежат не строго по кругу, а несколько смещены один относительно другого. Наружные из них почти вплотную придвинуты к склеренхиме, и склеренхимный тяж, сопровождающий их флоэму, соединяется с субэпидермальной склеренхимой, внутренняя граница которой приобретает нервные очертания. Расположение мощно развитой склеренхимы

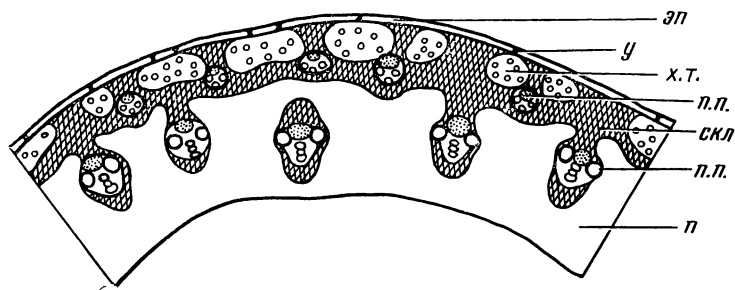


Рис. 43. Схема строения соломины ржи:

эп — эпидермис, *у* — устьица, *х. т.* — хлорофиллоносная ткань, *скл* — склеренхима, *п. п.* — проводящие пучки, *п* — паренхима

на периферии стебля обуславливает создание чрезвычайно экономной и совершенной в механическом отношении конструкции, устойчивой на изгиб и на излом. Внутренние пучки более крупные. Со стороны флоэмы они также снабжены тяжом склеренхимы, который, однако, не соединен с наружной склеренхимой. Эти пучки окружены паренхимными клетками, стенки которых к концу вегетационного периода обычно одревесневают.

Задание. Зарисовать схему строения стебля при малом увеличении микроскопа.

Строение, сходное с описанным, имеют стебли овса, пшеницы, ячменя и других злаков.

СТРОЕНИЕ КОРНЕВИЩ

По морфологической природе корневища представляют собой видоизмененные побеги с мелкими чешуйчатыми листьями, которые не имеют хлоропластов и поэтому не участвуют в фотосинтезе. Обычно корневища развиваются под поверхностью почвы. У многих травянистых

растений они служат для вегетативного размножения. Наряду с этим в корневищах откладываются запасные вещества, что очень существенно для растений в неблагоприятные периоды их существования (зима и периоды засухи).

По общему плану строения корневища сходны с надземными стеблями, но имеют некоторые особенности в связи с их ролью и условиями существования.

Корневище ландыша майского (*Convallaria majalis* L.)

На поперечном срезе корневища ландыша хорошо различаются эпидермис, широкая первичная кора и сравнительно слабо развитый центральный цилиндр.

Эпидермис имеет типичное для этой ткани строение. Нередко в нем встречаются устьица.

Первичная кора состоит из тонкостенных паренхимных клеток с хорошо выраженными межклетниками. В материале, собранном в конце вегетационного периода, клетки первичной коры содержат значительное количество крахмала.

Между первичной корой и центральным цилиндром расположено кольцо из двух-трех слоев клеток с подковообразными одревесневшими утолщениями стенок (рис. 44): утолщены боковые, радиальные и внутренние тангентальные стенки, наружная стенка не утолщена. Такой тип утолщений стенок характерен для эндодермы, которая обычно представлена однорядным слоем клеток первичной коры, но в корневище ландыша она развита более мощно. Нередко за эндодерму принимают лишь самый периферический слой клеток с подковообразными утолщениями стенок, а более глубокие слои таких же клеток относят к перициклу, внутренняя часть которого представлена тонкостенными паренхимными элементами.

В центральном цилиндре хорошо видны многочисленные проводящие пучки, разбросанные по всему поперечному сечению цилиндра, так же как в надземных стеблях однодольных.

Особенность корневища ландыша заключается в том, что пучки, лежащие в периферической и внутренней частях центрального цилиндра, неодинаковы по своему строению. На периферии, примыкая к паренхиме перицикла, расположены типичные коллатеральные пучки,

ксилема которых на поперечных разрезах имеет вид широкой латинской буквы V. В центральных пучках ксилема образует вокруг флоэмы замкнутое кольцо. Такие пучки называют концентрическими, в данном случае амфивазальными (рис. 44).

Наряду с типичными коллатеральными и концентрическими пучками в корневище ландыша встречаются

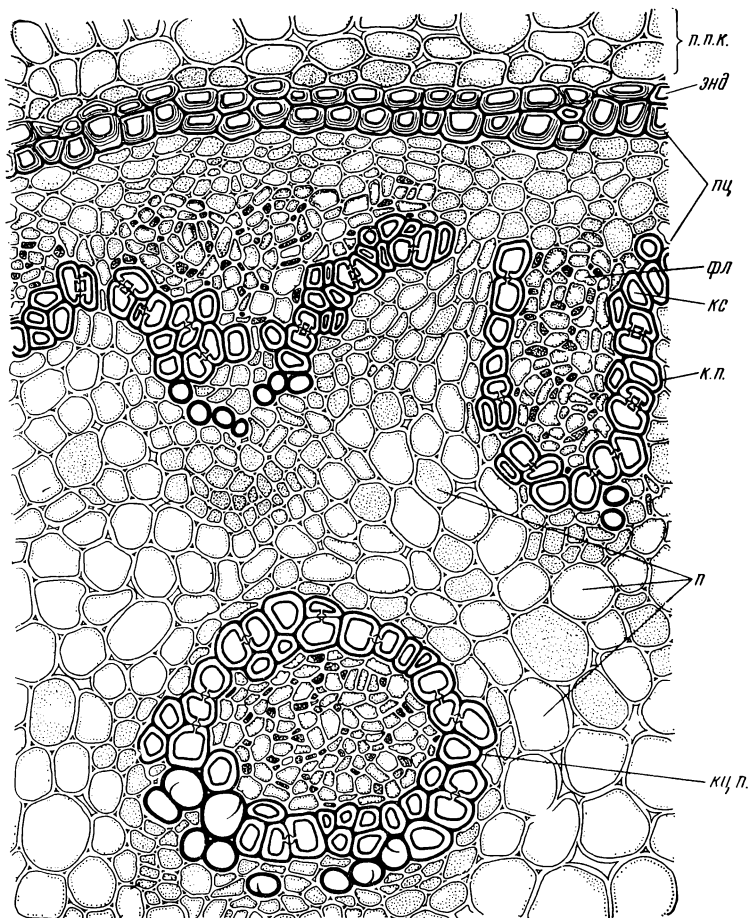


Рис. 44. Часть центрального цилиндра корневища ландыша:

п. п. к. — паренхима первичной коры, *энд* — эндодерма, *пц* — перицикл, *кц. п.* — концентрический пучок, *к. п.* — коллатеральный пучок, *кс* — ксилема, *фл* — флоэма, *п* — паренхима

и пучки промежуточного строения. Так, в одних случаях ксилема охватывает флоэму не полным кольцом, а с некоторым разрывом в наружной части, в других — ксилема имеет очертания подковы, как в типичных коллатеральных пучках.

Такое многообразие проводящих пучков объясняется тем, что в разных участках одного и того же пучка проводящие ткани могут располагаться по-разному. Пучок, идущий от основания чешуйчатого листа, имеет коллатеральное строение: дуговидно изгибаясь к центру, он «закрывается», становясь концентрическим.

Задание. 1. При малом увеличении зарисовать схему строения корневища, отметив первичную кору с эндодермой, центральный цилиндр, расположение и очертания проводящих пучков. 2. При большом увеличении зарисовать концентрический пучок.

* * *

Вместо ландыша можно использовать корневища вороньего глаза (*Paris quadrifolia* L.) или майника двулистного (*Majanthemum bifolium* (L.) F. W.).

СТЕБЛИ ОДНОДОЛЬНЫХ РАСТЕНИЙ СО ВТОРИЧНЫМ УТОЛЩЕНИЕМ

Как уже было отмечено, стебли подавляющего большинства однодольных растений не имеют вторичного утолщения. Лишь у отдельных представителей из числа древовидных форм семейства агавовых наблюдается значительное утолщение стеблей за счет развития вторичных тканей. Таковы юкки, кордилины, драцены, алоэ. Однако утолщение происходит у них иначе, чем у двудольных растений.

Стебель драконового дерева (*Dracaena draco* L.)

На поперечном срезе стебля драцены видно, что в центральной его части среди тонкостенных клеток паренхимы без видимого порядка расположены коллатеральные закрытые проводящие пучки. Эта часть стебля по строению сходна с центральным цилиндром стебля типичных однодольных растений, например купены. Коллатеральные проводящие пучки обычно ар-

мированы толстостенными механическими волокнами. Они имеют довольно большие полости, поэтому их нередко принимают за элементы ксилемы. Вследствие этого коллатеральные пучки на поперечных срезах похожи на концентрические. Различие между механическими волокнами и проводящими элементами ксилемы можно установить лишь на продольных срезах. Некоторые пучки имеют концентрическое строение: флоэма в них окружена ксилемой.

К периферии от центральной части стебля расположена более или менее широкая зона, в которой находятся концентрические амфиазальные проводящие пучки (рис. 45), окруженные паренхимными клетками с утолщенными одревесневшими оболочками. Центральная часть каждого такого пучка занята немногочисленными ситовидными трубками с сопровождающими клетками (флоэма). Наружная часть, состоящая из трахейд и волокнистых трахейд (ксилема), довольно широким слоем окружает флоэму.

Концентрические пучки и межпучковая паренхима из толстостенных клеток возникают в результате деятельности особой меристемы, которая закладывается в паренхиме перицикла или во внутренних слоях первичной коры при делении их клеток тангентальными перегородками. Клетки этой меристемы в поперечном сечении более или менее квадратные или прямоугольные. Они расположены радиальными рядами, как клетки в камбиальной зоне двудольных растений.

В отдельных участках этой меристематической зоны образуются тяжи мелких клеток, дифференцирующихся в элементы проводящего пучка. Меристема и концентрические пучки, возникшие в результате ее деятельности, составляют зону вторичного утолщения, в которой можно наблюдать разные этапы дифференцировки пучков.

К периферии от кольца утолщения расположена паренхимная зона первичной коры, в которой встречаются клетки с рафидами оксалата кальция. Стебель окружен перидермой (см. с. 128), снаружи от которой находятся слои отмерших клеток первичной коры и эпидермиса.

Задание. 1. При малом увеличении зарисовать схему строения стебля, отметив зону первичной дифференцировки с коллатеральными проводящими пучками, зону вторичного утолщения с концентрическими пучками

и кольцом меристемы, паренхимную первичную кору, перидерму и отмершие наружные слои коры.

2. При большом увеличении зарисовать участок меристематической зоны с дифференцирующимся проводящим пучком.

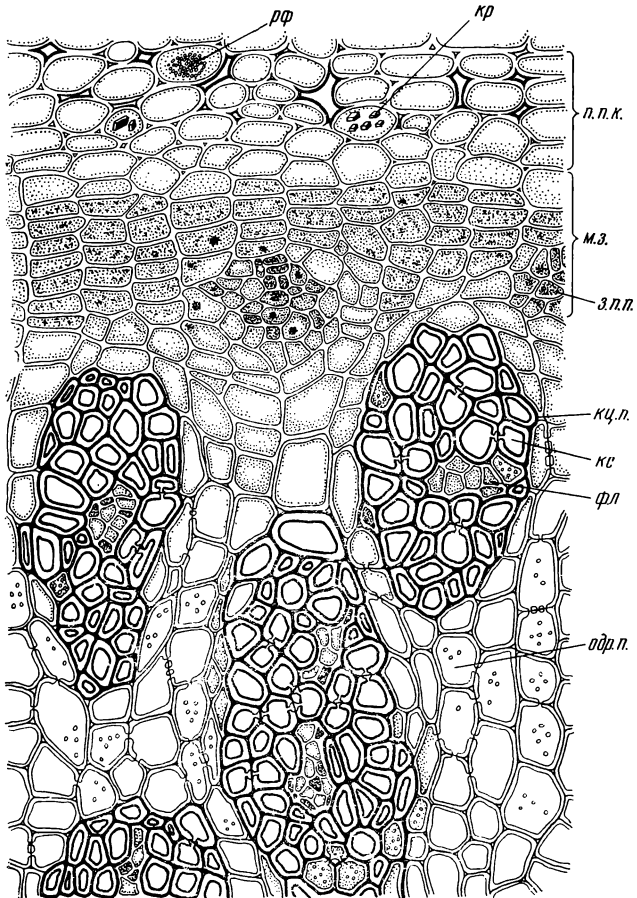


Рис. 45. Строение стебля драцены в зоне вторичного утолщения:

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

МНОГОЛЕТНИЙ СТЕБЕЛЬ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Для стеблей древесных растений характерны длительно функционирующий камбий, определенное постоянство в расположении и составе откладываемых им элементов, их сильное одревеснение и развитие вторичной покровной ткани — пробки.

На спиле стволов и многолетних ветвей древесных растений невооруженным глазом можно различить сердцевину, мощно развитую древесину и кору.

Деятельность камбия, в результате которой значительно увеличивается объем вторичных проводящих тканей, у растений из зон умеренного и холодного климата на неблагоприятное время года прерывается. Поэтому в древесине обычно хорошо видны концентрические или эксцентрические кольца, каждое из которых развивается в течение одного вегетационного периода. Эти кольца называют кольцами прироста или годовыми кольцами. Коровая часть молодых стволов состоит из первичной и вторичной коры (вторичной флоэмы, или вторичного луба), отделенной от древесины узкой камбиальной зоной. Покровная ткань представлена пробкой (феллемой), которую производит пробковый камбий (феллоген) наряду с элементами феллодермы, откладываемыми феллогеном внутрь. Феллема, феллоген и феллодерма составляют перидерму. Феллодерма состоит из живых клеток; клетки пробки мертвые. Содержащееся в оболочках клеток пробки жироподобное вещество суберин обуславливает непроницаемость этой ткани для воды и воздуха. После образования пробки эпидермис отмирает и слущивается.

Утолщение стебля сопровождается значительными изменениями периферической части коры.

Вследствие ежегодных приростов древесины и луба ткани первичной коры и наиболее старые слои вторичного луба отодвигаются к периферии и разрастаются в тангентальном направлении за счет увеличения размеров паренхимных клеток и их деления радиальными перегородками. Такое разрастание ткани в тангентальном направлении называют дилатацией. Проводящие элементы сдавливаются, облитерируются.

Феллоген, входящий в состав наружной перидермы, функционирует ограниченное время. На смену феллогену, утратившему меристематическую активность, в более глубоких слоях первичной коры, а затем и во вторичной коре закладываются новые слои пробкового камбия и возникают внутренние перидермы. Участки луба, заключенные между наружной и внутренней перидермами, отмирают вследствие нарушений режима питания и газообмена и деформируются под давлением образующихся клеток пробки. Омертвевшие участки луба вместе с разделяющими их перидермами составляют корку, нередко достигающую большой толщины. У некоторых деревьев (пихта, береза) корки нет или она имеется лишь в нижней части ствола. У таких растений развивается мощная перидерма с очень толстой, ежегодно нарастающей пробкой.

СТЕБЕЛЬ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ

Строение молодого стебля сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

Для изучения анатомического строения стебля могут быть использованы 3—4-летние удлиненные побеги сосны, выросшей в благоприятных условиях освещения. Лучше всего собирать материал во второй половине лета, когда прирост побегов в длину закончен. Материал фиксируют в спирте. Через несколько дней для его размягчения в спирт добавляют $1/2$ — $1/3$ часть глицерина.

Поперечные срезы последовательно обрабатывают флороглюцином, соляной кислотой и заключают в глицерин. До проведения реакции на одревеснение срезы можно обработать раствором иода в водном растворе иодистого калия. Для работы пригодны срезы небольших размеров; важно только, чтобы в них были и периферические, и внутренние участки стебля, включающие сердцевину. Анатомическую топографию стебля изучают при малом увеличении, некоторые детали строения — при большом увеличении микроскопа.

Стебель сосны в поперечном сечении более или менее округлый (рис. 46). В нем хорошо выражены перидерма, паренхимная первичная кора и центральный цилиндр. Паренхимная сердцевина занимает только небольшую часть среза. Несколько периферических слоев более мелких толстостенных клеток сердцевины со-

ставляют перимедулярную зону. Вокруг нее расположена слабо развитая первичная древесина, элементы которой нередко оказываются более одревесневшими, чем примыкающие к ним снаружи клетки вторичной древесины. Во вторичной древесине можно различить кольца прироста. Древесина состоит из толстостенных трахейд, расположенных радиальными ря-

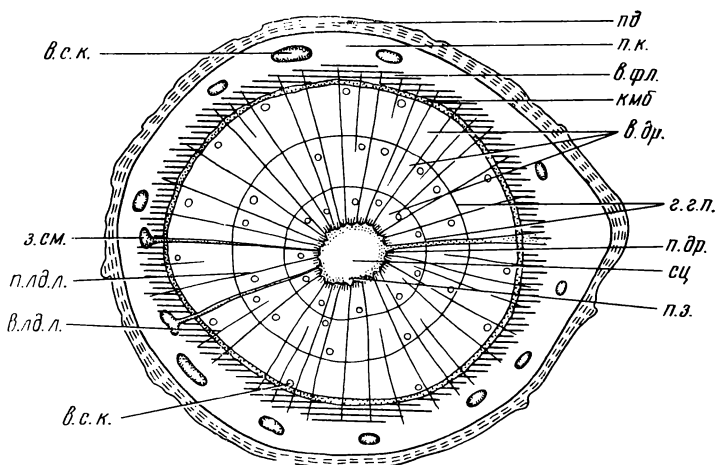


Рис. 46. Схема строения трехлетней ветки сосны:

пд — перидерма, *п. к.* — первичная кора, *в. с. к.* — вертикальные смоляные каналы, *в. ф. л.* — вторичная флоэма, *к. м. б.* — камбий, *в. д. р.* — вторичная древесина, *г. г. п.* — границы годичных приростов, *п. д. р.* — первичная древесина, *с. ц.* — сердцевина, *п. з.* — перимедулярная зона, *п. л. д. л.* — первичные и *в. л. д. л.* — вторичные лубо-древесинные лучи, *з. с. м.* — замкнутые смоловместилища

дами. В каждом кольце прироста видны схизогенные (см. с. 102) смоляные каналы, окруженные обкладкой из неодревесневших тонкостенных паренхимных клеток. Радиальные ряды трахейд последнего, самого молодого кольца прироста постепенно переходят в камбиальную зону, состоящую из нескольких слоев тонкостенных узкопросветных клеток, вытянутых в тангентальном направлении.

Вокруг камбиальной зоны узким кольцом расположен вторичный луб, или вторичная флоэма. Первичная флоэма, находящаяся на границе с первичной корой, практически неразличима.

Вторичный луб состоит из очень мелких светлых таблитчатых в поперечном сечении ситовидных элементов и более или менее округлых паренхимных клеток, составляющих короткие тангентальные цепочки. На срезе, обработанном раствором иода в водном растворе иодистого калия, в паренхимных клетках можно обнаружить запасной крахмал. Все элементы луба расположены радиальными рядами.

В радиальном направлении древесина и луб пересечены узкими, обычно однорядными лучами разной протяженности. Формирование лучей начинается в период первичной дифференцировки анатомической структуры стебля, когда центральный цилиндр имеет еще пучковое строение. При вторичном утолщении нарастание лучей в радиальном направлении осуществляется за счет камбия, производные которого раздвигают концевые участки лучей, расположенные в зонах хорошо сохраняющейся в стеблях первичной древесины и плохо заметной первичной флоэмы. Хотя в стеблях с вторичным утолщением почти весь луч составлен клетками вторичного (камбиального) происхождения, за этими лучами можно сохранить название первичных, как это было принято в старой учебной анатомической литературе. Первичные лучи располагаются между первичной корой и сердцевинной. Этим, вероятно, и объясняется также то, что в русской и зарубежной литературе лучи называют сердцевинными, применяя этот термин и к лучам вторичного происхождения, возникающим в любом возрасте побега вследствие деления коротких камбиальных клеток. Вторичные лучи по сравнению с первичными имеют меньшую протяженность в радиальном направлении, никогда не доходят до первичной коры и сердцевины, но по строению не отличаются от первичных лучей.

В лубе лучи строго радиальны лишь вблизи камбиальной зоны, по мере удаления от нее они слегка искривляются. Некоторые лучи на конце расширены и вдаются в первичную кору. Расширения представляют собой замкнутые смолостеблища шаровидной или мешковидной формы.

Первичная кора довольно узкая, наружная часть ее состоит из клеток, более или менее вытянутых в тангентальном направлении. В первичной коре хорошо заметны округлые или овальные в поперечном сечении

вертикальные смоляные каналы, расположенные вокруг центрального цилиндра.

Первичная кора окружена перидермой, все элементы которой расположены радиальными рядами. Наружная часть перидермы состоит из нескольких слоев клеток пробки, внутренняя — из феллогена и трех-четырех слоев клеток феллодермы. Снаружи от перидермы видны сухие, легко отрывающиеся от стебля чешуйки, представляющие собой остатки отмершего эпидермиса и нескольких наружных слоев клеток первичной коры.

Задание. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения многолетней ветки, отметив сердцевину, первичную древесину, вторичную древесину с кольцами прироста, камбиальную зону, луб, лубо-древесинные (сердцевинные) лучи, первичную кору со смоляными каналами и перидерму.

Строение проводящих тканей

Для детального изучения строения проводящих тканей — древесины и луба (флоэмы) — лучше использовать древесину и кору стволов взрослых (не моложе 10—15 лет) деревьев, так как в стволе структурные особенности элементов, слагающих проводящую систему, выражены лучше, чем в ветвях.

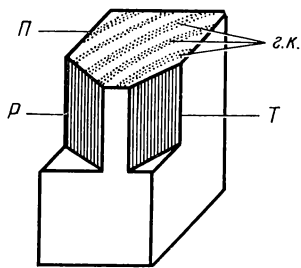


Рис. 47. Образец древесины, подготовленный для изготовления срезов: г. к. — годовые кольца древесины, П — плоскость поперечного среза, Р — плоскость продольного радиального среза, Т — плоскость тангентального среза

Древесина и луб представляют собой сложные ткани, состоящие из элементов, различных по строению, функции и расположению. Такие ткани изучают на срезах, проведенных в трех взаимно перпендикулярных направлениях: поперечном, перпендикулярном продольной оси органа, продольном радиальном, плоскость которого проходит по

радиусу перпендикулярно кольцам прироста древесины, и продольном, тангентальном, проведенном по касательной к ним, перпендикулярно сердцевинным лучам (рис. 47).

Небольшие кусочки стволовой коры снимают вместе с камбиальной зоной и периферическим кольцом древесины. Место, с которого снята кора, следует замазать садовым варом. Материал собирают летом до окончания вегетационного периода и фиксируют в спирте.

Кусочки древесины хранят в спирте с глицерином. Перед изготовлением срезов древесину для размягчения кипятят в воде в течение 1—2 ч и режут в горячем состоянии, смазывая глицерином поверхность среза, которую предварительно выравнивают скальпелем, ориентируясь по кольцам прироста. При изготовлении поперечных срезов бритву следует вести не поперек, а вдоль этих колец. В таком направлении древесину резать легче. Срез должен захватить два-три кольца прироста. Для получения продольных срезов необходимо сделать небольшие поперечные зарубки на расстоянии 5—7 мм от торца образца. Это предохранит от поранения, если бритва сорвется.

Строение древесины сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

Древесина состоит из продольных трахеид, обеспечивающих восходящий ток воды и растворенных в ней минеральных веществ, а также выполняющих механическую функцию; лучевых трахеид, обуславливающих перемещение водных растворов в горизонтальном (радиальном) направлении; паренхимных клеток, входящих в состав лучей и обкладки смоляных каналов; эпителия, выстилающего полость канала и участвующего в выделении смол, эфирных масел и бальзамов.

Срезы древесины рассматривают в глицерине.

На поперечном срезе хорошо выражены кольца прироста (рис. 48). Внутренняя часть каждого кольца состоит из довольно широкопросветных, в очертании многоугольных трахеид, слагающих раннюю, или весеннюю, древесину. Периферическая часть кольца прироста, образующаяся во второй половине вегетационного периода, представлена более толстостенными узкопросветными трахеидами, составляющими позднюю, или летнюю, древесину. Обычно она темнее ранней. Граница между поздней древесиной одного кольца прироста и ранней древесиной следующего хорошо выражена. В пределах каждого кольца переход от ранней

древесины к поздней постепенный. Трахеиды расположены радиальными рядами. Весенние (ранние) трахеиды выполняют главным образом функцию проведения водных растворов. На их радиальных стенках видны круп-

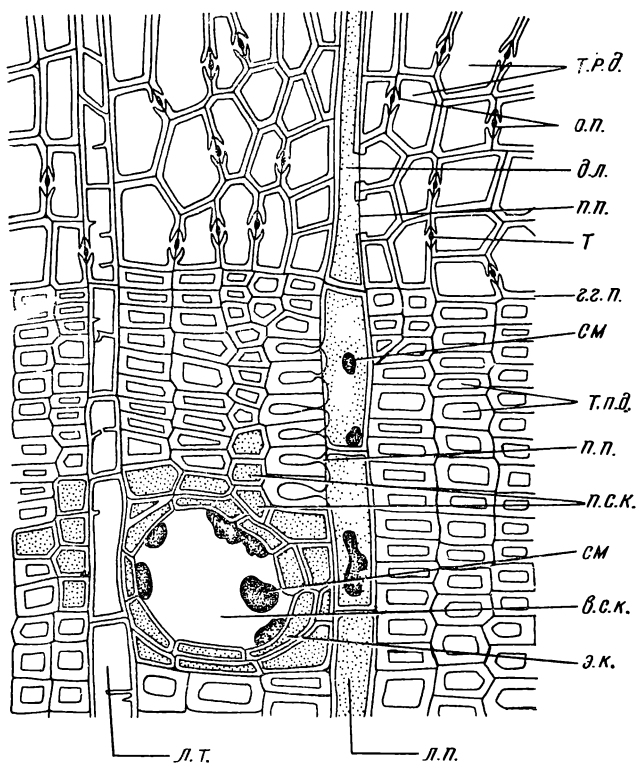


Рис. 48. Поперечный срез древесины сосны:

г. г. п. — граница годичного прироста, *т. р. д.* — трахеиды ранней древесины, *т. п. д.* — трахеиды поздней древесины, *о. п.* — окаймленные поры, *т* — торус, *п. п.* — полуокаймленная пора, *д. л.* — древесный луч, *л. т.* — лучевая трахеида, *л. п.* — лучевая паренхима *в. с. к.* — вертикальный смоляной канал, *п. с. к.* — паренхимная обкладка смоляного канала, *э. к.* — эпителиальные клетки, *см.* — капли смолы

ные окаймленные поры. Они отличаются от простых пор тем, что вторичные оболочки трахеид, образующие стенки камеры поры, сводообразно приподняты над замыкающей пленкой, или мембраной поры. В середине свода находится отверстие, соединяющее камеру поры с полостью трахеиды. Окаймленные поры сосны

имеют торус — линзовидное утолщение средней части мембраны поры. Если разрез прошел через боковые части свода, то пора выглядит как линзовидное расширение клеточной стенки. Стенки трахеид летней (поздней) древесины имеют небольшое число пор. Основная функция этих трахеид — механическая.

Между радиальными рядами трахеид расположены древесинные лучи, состоящие обычно из одного ряда клеток, структурные особенности которых лучше рассматривать на радиальном срезе.

Смоловыделительная система древесины представлена вертикальными и горизонтальными смоляными каналами. Вертикальные смоляные каналы обычно расположены в поздней древесине кольца прироста. На срезе они видны в поперечном сечении. Канал окружен обкладкой из паренхимных клеток. Полость канала выстлана тонкостенными эпителиальными клетками. При изготовлении среза нежные эпителиальные клетки нередко разрушаются.

Радиальный срез древесины (рис. 49) дает представление о трахеидах как очень длинных, вытянутых в продольном направлении прозенхимных клетках со слегка закругленными окончаниями. Между концами трахеид, расположенными на одном уровне, вклиниваются трахеиды, принадлежащие другому ярусу.

Окаймленные поры, находящиеся на радиальных стенках трахеид, видны в плане. Они представляют собой совокупность трех concentрических окружностей, са-

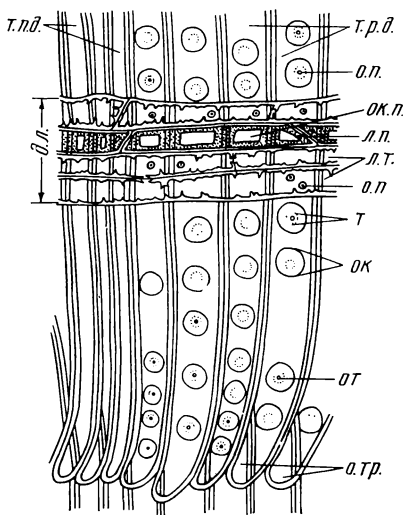


Рис. 49. Продольный радиальный срез древесины сосны:

д. л. — древесинный луч, л. п. — лучевая паренхима, л. т. — лучевые трахеиды, т. р. д. — трахеиды ранней древесины, т. л. д. — трахеиды поздней древесины, о. т. р. — окончания трахеид, о. п. — окаймленные поры, о. т. — отверстие поры, о. к. — окаймленные поры, т — торус, о. к. п. — оконцевые (оконечные) поры

мая внутренняя из которых соответствует отверстию камеры поры, средняя — очертаниям торуса, внешняя — контурам окаймления.

Древесинные лучи на радиальном срезе имеют вид широких горизонтальных полос, состоящих из

нескольких рядов клеток. Внутренняя часть луча сложена тонкостенными клетками лучевой паренхимы, вытянутыми в радиальном направлении. Клетки содержат крахмал и капли масла. В старой древесине протопласты клеток лучевой паренхимы отмирают. В месте пересечения с каждой продольной трахеидой в стенке паренхимной клетки формируется по одной крупной округло-четырёхугольной простой поре. Эти поры называют оконцевыми или окончовидными. Общее число пор в клетке зависит от числа трахеид, с которыми данная клетка соприкасается. Со стороны трахеиды поры имеют небольшое окаймление. Такие полуокаймленные по-

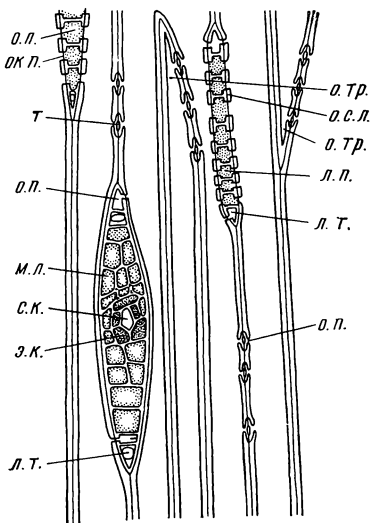


Рис. 50. Продольный тангентальный срез древесины сосны:

о. тр. — окончания трахеид, о. п. — окаймленные поры, о. л. — однорядный луч, м. л. — многорядный луч, с. к. — смоляной канал, э. к. — эпителиальные клетки, л. т. — лучевые трахеиды, л. п. — лучевая паренхима, ок. п. — оконцевая пора, т — торус

ры можно было видеть на поперечном срезе древесины, если его плоскость прошла через середину луча. По краям луча располагаются лучевые трахеиды, или трахеидалные клетки. Это мертвые клетки, обеспечивающие перемещение воды в радиальном направлении. Обычно они короче клеток лучевой паренхимы и часто имеют неправильные очертания. Внутренняя поверхность их клеточных стенок зубчатая. Многочисленные мелкие окаймленные поры расположены на всех стенках. Лучи, состоящие из клеток функционально и морфологически неоднородных, называют гетерогенными.

На тангентальном срезе (рис. 50) вертикальные трахеиды имеют заостренные окончания. Поры на их радиальных стенках видны в разрезе. Древесинные лучи, вклинивающиеся между трахеидами, перерезаны поперек. Они представляют собой цепочки коротких округлых или квадратно-прямоугольных клеток. Средняя часть луча занята клетками запасующей паренхимы, краевые клетки луча представлены лучевыми трахеидами. Наряду с однорядными лучами высотой 1—12 клеток встречаются сложные многорядные веретеновидные лучи, в расширенной средней части которых находится по одному смоляному каналу, принадлежащему горизонтальной смоловыделительной системе. На продольных срезах могут быть и вертикальные смоляные каналы в виде широких полос, состоящих либо из эпителиальных клеток, либо из клеток паренхимной обкладки. Если срез пройдет через середину полости канала, то срез распадется на две части.

Задание. 1. При большом увеличении микроскопа зарисовать участок поперечного среза на границе двух колец прироста, обратив внимание на характер поперечного сечения трахеид ранней и поздней древесины; отметить поры на радиальных стенках, изобразить древесинный луч и смоляной канал в поздней древесине.

2. Зарисовать участок радиального среза, отметив особенности строения продольных трахеид с окаймленными порами, показать луч, состоящий из лучевых трахеид с мелкими окаймленными порами и клеток паренхимы с порами в стенках, смежных со стенками продольных трахеид.

3. Зарисовать строение древесины на тангентальном срезе, отметив трахеиды с цепочками окаймленных пор на перерезанных радиальных стенках; изобразить простой, однорядный, и сложный, многорядный, лучи.

Строение вторичного луба сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

Вторичный луб (флоэму), так же как и древесину, изучают на поперечных, радиальных и тангентальных срезах. Так как элементы, слагающие луб, очень тонкостенны и прозрачны, срезы желательно в течение нескольких минут окрасить слабым водным раствором метиленовой или анилиновой сини, промыть водой и заклю-

чить в глицерин. Следует иметь в виду, что глицерин вытягивает краску, поэтому срезы пригодны лишь короткое время. Для изучения луба лучше пользоваться постоянными препаратами, для приготовления которых срезы окрашивают водной или метиленовой синью, обезвоживают и заключают в канадский бальзам. Для обнаружения запасного крахмала срезы, сделанные с материала, фиксированного в спирте, обрабатывают раствором иода в водном растворе иодистого калия.

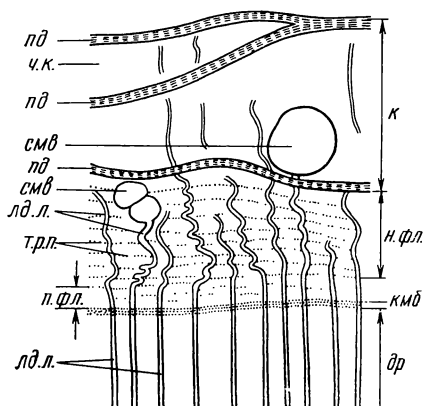


Рис. 51. Схема строения стволовой коры сосны:

к — кора, *ч. к.* — чешуи корки, *пд* — перидерма, *н. фл.* — непроводящая флоэма, *п. фл.* — проводящая флоэма, *к.м.б.* — камбий, *др* — древесина, *л.д.л.* — лубо-древесинные лучи, *с.м.в.* — смоловместилища, *т. р. п.* — тангентальные ряды паренхимных клеток

продуктов ассимиляции участвует лишь самая молодая часть луба, прилегающая к камбию (рис. 51). Ширина ее обычно не превышает 0,3 мм. Снаружи от нее расположена более старая и более широкая зона, в которой проводящие элементы уже не функционируют. Эту зону называют непроводящей. У сосны непроводящий луб выполняет функции запаса питательных веществ и выделения. Луб окружен чешуйчатой коркой (см. с. 143).

Вторичный луб, или флоэма, состоит из ситовидных элементов, проводящих растворы органических соединений, продольных тяжей паренхимных клеток, лучевой паренхимы и смоловыделительных эпителиальных клеток.

Функциональные различия между проводящей и непроводящей зонами луба коррелируют с их структурными особенностями.

На поперечном срезе (рис. 52) элементы проводящей зоны расположены радиальными рядами. Ситовидные клетки тонкостенные, широкопросветные, квадратных или прямоугольных очертаний. На сре-

зах они пустые или заполнены скудным содержимым. На радиальных стенках ситовидных клеток можно видеть перерезанные ситовидные поля. В лубе хвойных растений нет сопровождающих клеток. Между про-

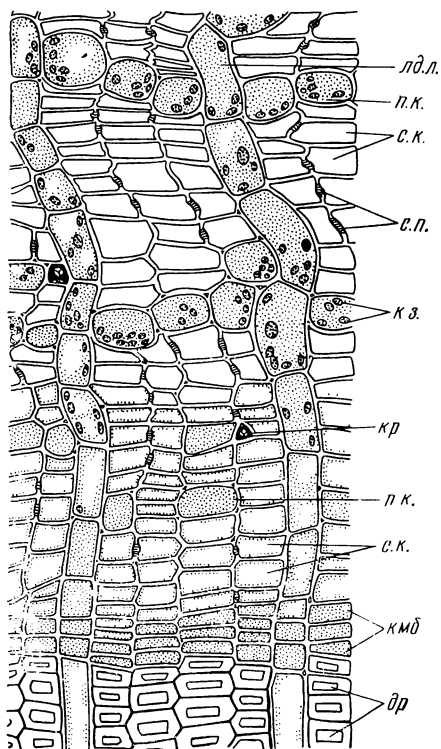


Рис. 52. Поперечный срез вторичного луба сосны:

лд. л. — лубо-древесинный луч, *с. к.* — ситовидные клетки, *с. п.* — ситовидные поля, *п. к.* — паренхимные клетки, *к. з.* — крахмальные зерна, *кр* — кристалл оксалата кальция, *к.м.б.* — камбий, *др* — древесина

водящими элементами в каждом радиальном ряду расположены более округлые паренхимные клетки с бурым содержимым.

Лучи преимущественно однорядные, реже состоят из нескольких рядов вытянутых в радиальном направлении паренхимных клеток с цитоплазмой, ядром, иногда

с зернами крахмала. В проводящей зоне лучи строго радиальны, в непроводящей они извилисты, некоторые лучи местами расширены. Мешковидные или головчатые расширения лучей представляют собой замкнутые смоловместилища. Они формируются в результате преобразования лучевой паренхимы в эпителиальные смоловыделительные клетки.

В непроводящей зоне слои широкопросветных ситовидных клеток обычно чередуются со слоями сильно деформированных, сжатых в радиальном направлении очень тонкостенных ситовидных клеток, расположенных косыми рядами. Слои этих клеток, дифференцирующихся, по-видимому, весной, определяют границы годовичных приростов. Если материал собран с деревьев, выросших в неблагоприятных условиях, годовичная слоистость луба не видна.

Во внутренних частях непроводящей зоны паренхимные клетки составляют рыхлые тангентальные цепочки. Одни клетки округлые, значительно крупнее проводящих элементов, с зернами запасного крахмала (запасяющая паренхима), другие — мелкие, угловатые, с бурым содержимым и кристаллическими включениями (кристаллоносная паренхима).

В периферической зоне луба, примыкающей к корке, объем паренхимы значительно увеличивается вследствие деления клеток и их последующего растяжения. Это обуславливает разрастание (дилатацию) луба в тангентальном направлении. Из паренхимных клеток наружных слоев непроводящей зоны в результате двух последовательных делений тангентальными перегородками вычленяются клетки пробкового камбия (феллогена), образующего перидерму. На поперечном срезе внутренние перидермы располагаются отдельными дугами.

На продольном радиальном срезе (рис. 53) видно, что ситовидные элементы по строению сходны с трахеидами. Это очень длинные клетки с притупленными концами. На их радиальных стенках расположены в один ряд округлые ситовидные поля с очень мелкими прободениями. На срезе, включающем проводящий луб, камбиальную зону и древесину, можно проследить постепенное формирование ситовидных полей, которые обычно находятся почти на одном уровне с окаймленными порами в трахеидах.

Паренхимные клетки, находящиеся между ситовидными элементами, вытянуты в продольном направлении. Они составляют тяжи, конечные клетки которых имеют клиновидные очертания. Такую паренхиму называют тяжевой. В проводящей зоне (рис. 53, А) паренхимные клетки по ширине почти не отличаются от ситовидных элементов, в непроводящей (рис. 53, Б) — они более ши-

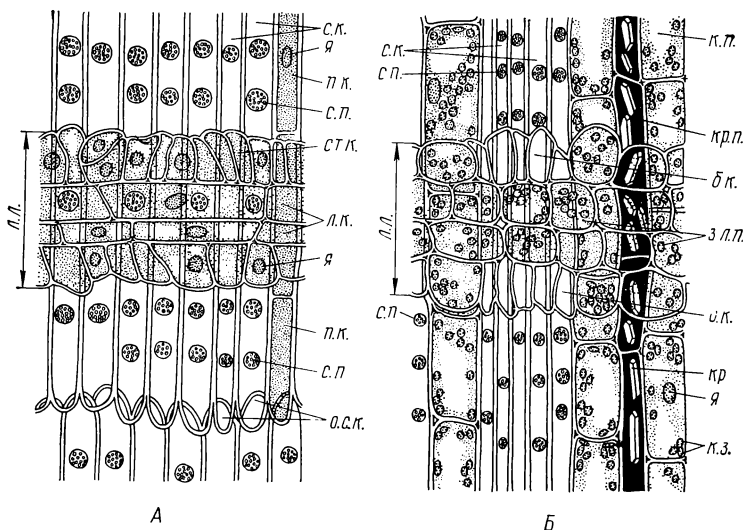


Рис. 53. Продольные радиальные срезы проводящей (А) и непроводящей (Б) зоны вторичной флоэмы сосны:

с. к. — ситовидные клетки, с. п. — ситовидные поля, о. с. к. — окончания ситовидных клеток, л. л. — лубяной луч, л. к. — внутренние лежащие клетки луча
 б. к. — «белковые» клетки, п. к. — паренхимные клетки, ст. к. — крайние стоячие клетки луча, к. п. — крахмалоносная паренхима, з. л. п. — запасующие клетки лучевой паренхимы, кр. п. — кристаллоносная паренхима, кр — кристалл оксалата кальция, к. з. — крахмальные зерна, я — ядра

рокие. На периферии этой зоны правильность их расположения продольными тяжами постепенно исчезает, клетки округляются, между ними возникают межклетники. Кроме клеток запасующей паренхимы в тяже могут быть и кристаллоносные клетки с одиночными призматическими кристаллами оксалата кальция, окруженными матриксом из дубильных веществ, смол и других соединений, обуславливающих бурую окраску содержимого этих клеток. Кристаллоносные клетки обычно мертвые.

Лубяные лучи представляют собой горизонтальные полосы, состоящие из нескольких рядов клеток.

На срезах непроводящего луба лучи часто прерывисты, так как в этой зоне они проходят не строго радиально. Лучи в лубе сосны гетерогенные. Внутренние их клетки, вытянутые в радиальном направлении, называют лежащими. В них можно видеть цитоплазму и ядро,

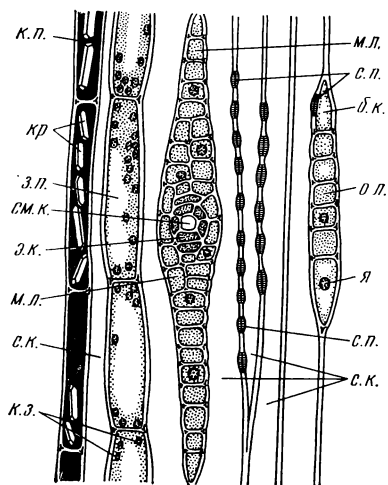


Рис. 54. Продольный тангентальный срез вторичной флоэмы сосны:

с. к. — ситовидные клетки, с. п. — ситовидные поля, к. п. — клетки кристаллоносной паренхимы, з. п. — клетки запасящей паренхимы, о. л. — однорядный луч, м. л. — многорядный луч, б. к. — «белковая» клетка, см. к. — смоляной канал, я — ядро, к. з. — крахмальные зерна, кр — кристаллы оксалата кальция, э. к. — эпителиальные клетки

в непроводящем лубе эти клетки содержат запасной крахмал. Краевые клетки, вытянутые в вертикальном направлении, называют стоячими. Те из них, которые соприкасаются с тяжевой паренхимой, выполняют функцию запаса, а клетки, контактирующие с ситовидными элементами через мелкие ситовидные поля, имеют цитоплазму, ядро, но никогда не содержат запасного крахмала. По функции они сходны с сопровождающими клетками флоэмы цветковых растений. Эти клетки называют «белковыми» или клетками Страсбургера. «Белковые» клетки после прекращения деятельности ситовидных элементов отмирают, поэтому в непроводящем лубе они

очень мелкие, деформированные и выглядят пустыми в отличие от крупных округлых запасящих клеток лучевой паренхимы (рис. 53, Б). Если срез прошел через смоловместилище, то внутри луча можно видеть полость, окруженную многочисленными тонкостенными эпителиальными клетками.

Тангентальный срез проводящего луба расположением элементов напоминает тангентальный срез древесины (рис. 54). На радиальных стенках ситовидных элементов ситовидные поля видны в разрезе. Хорошо выражена тяжевая паренхима, состоящая из крахмалонос-

ных и кристаллоносных клеток. Лубяные лучи двух типов: однорядные, сложенные округлыми или округло-четыреугольными клетками, и более высокие многорядные с перерезанным поперек смоляным каналом, который представляет собой продолжение горизонтального смоляного канала древесины. В непроводящей зоне луба смоляные каналы расширяются, увеличивается число выстилающих их эпителиальных клеток. Остальные клетки луча неравномерно разрастаются, и некоторые из них по внешнему виду почти не отличаются от клеток тяжелой паренхимы.

Строение перидермы и корки сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

Стволы 10—15-летних и более старых деревьев имеют корку — комплекс мертвых наружных участков луба, разделенных перидермами, которые на поперечных срезах имеют вид дуг. Такую корку называют чешуйчатой (см. рис. 51).

Перидермы, разделяющие чешуи корки, состоят из нескольких слоев клеток, расположенных радиальными рядами (см. рис. 55). Три-четыре самых внутренних слоя представляют собой феллодерму. В самой внутренней перидерме, расположенной на границе с жизнедеятельным лубом, клетки феллодермы живые, со слегка утолщенными стенками. Кнаружи от нее располагается феллоген, или пробковый камбий, в виде однорядного слоя таблитчатых клеток. В наружных перидермах, в которых деятельность феллогена прекращена, его клетки неотличимы от клеток феллодермы. Периферические клетки перидермы составляют пробку, или феллему. У сосны она со-

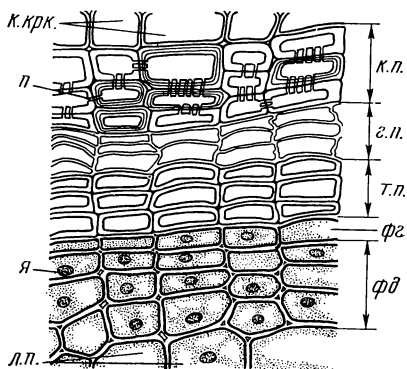


Рис. 55. Строение перидермы сосны: фд — феллодерма, фг — феллоген, т. п. — типичная пробка, г. п. — губчатая пробка, к. п. — каменная пробка, к. крк. — клетки корки, п — поры, л. п. — лубяная паренхима, я — ядро

составляет феллему. У сосны она со-

стоит из трех типов клеток. Внутренние клетки имеют слегка утолщенные стенки содержащие суберин. Это типичные клетки пробки. К ним примыкают прозрачные клетки с очень тонкими стенками. Радиальные стенки их обычно извилисты. Это так называемая губчатая пробка. Наружные слои перидермы представлены клетками с очень толстыми одревесневшими слоистыми стенками, в которых обычно хорошо видны многочисленные узкие поровые каналы. Эти клетки по строению сходны с каменными клетками. Их называют феллоидами. Так как связь между клетками-феллоидами и губчатой пробкой очень непрочная, между ними легко возникают разрывы, способствующие опадению чешуй корки.

Задание. 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения вторичного луба и корки, отметив проводящую и непроводящую зоны, однорядные лучи и лучи со смолеместителями.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать участки поперечного, радиального и тангентального срезов, показав на рисунках расположение и общий вид ситовидных клеток с ситовидными полями на радиальных стенках, клетки крахмалоносной и кристаллоносной тяжелой паренхимы; на радиальном срезе непроводящей зоны луба обратить внимание на строение луча, отметить в нем отмершие «белковые» клетки и клетки запаасающей паренхимы.

3. При большом увеличении микроскопа зарисовать три типа клеток пробки.

* * *

Вместо сосны со строением стебля хвойных растений можно ознакомиться на примере лиственницы (*Larix*) или ели (*Picea*).

В молодых 3—4-летних стеблях лиственницы вертикальных смоляных каналов в первичной коре может не быть, так как содержащая их наружная часть первичной коры рано сбрасывается вследствие более глубокого, чем у сосны, заложения феллогена и образования перидермы. Древесина лиственницы и ели отличается от древесины сосны толстостенными эпителиальными клетками, выстилающими полости смоляных каналов. Поры на радиальных стенках трахеид лиственницы иногда распо-

лагаются в два ряда. На смежных стенках между вертикальными трахеидами и паренхимными клетками образуются не оконцевые, а мелкие окаймленные поры. У лиственницы иногда встречается тяжевая древесинная паренхима.

В непроводящей зоне вторичной флоэмы этих деревьев наряду с ситовидными клетками, запасующей и кристаллоносной паренхимой имеются механические элементы. У ели это группы каменных клеток, у лиственницы — волокнистые склереиды — длинные прозенхимные толстостенные клетки, которые на поперечном срезе имеют округлые очертания.

Интересно строение древесины и луба тиса (*Taxus*), кипариса (*Cupressus*) и можжевельника (*Juniperus*). В их древесине нет смоляных каналов, но хорошо развита тяжевая паренхима. Трахеиды тиса кроме пор имеют спиральные утолщения, образующиеся, видимо, за счет третичной оболочки. Древесинные лучи у этих пород сложены однородными клетками. Такие лучи называют гомогенными.

У кипариса и можжевельника луб состоит из чередующихся тангентальных однорядных слоев проводящих, паренхимных и механических элементов, которые в свою очередь располагаются радиальными рядами (рис. 56). Больших различий в строении проводящей и непроводящей зон луба нет. На поперечном срезе в радиальном ряду между двумя механическими элементами, представляющими собой очень длинные волокна с одревесневшими стенками, расположены примыкающие к ним ситовидные клетки, разделенные одной, очень редко двумя паренхимными клетками. Кристаллоносной паренхимы в лубе этих древесных пород нет. В ситовидных клетках после прекращения их деятельности откладывается мелкий кристаллический песок.

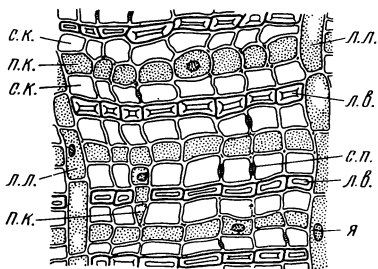


Рис. 56. Поперечный срез луба можжевельника сибирского (*Juniperus sibirica* Burgsd.):

л. л. — лубяные лучи, с. к. — ситовидные клетки, с. п. — ситовидное поле, п. к. — паренхимные клетки, л. в. — лубяные волокна, я — ядро

СТЕБЕЛЬ ЛИСТВЕННЫХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

Проводящая система лиственных древесных растений по сравнению с хвойными характеризуется более сложным составом гистологических элементов. Со строением проводящих тканей можно ознакомиться на поперечных и продольных срезах стволовой древесины и коры. Пригодны для этой цели и молодые, 3—4-летние боковые ветки.

Строение многолетней ветки липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.)

Поперечные и продольные срезы фиксированных в спирте веток толщиной 0,8—1,5 см обрабатывают раствором иода в водном растворе иодистого калия или проводят реакцию на одревеснение с флороглюцином и соляной кислотой.

Прежде всего необходимо ознакомиться с анатомической топографией поперечного среза (рис. 57).

В стебле отчетливо выражены перидерма, первичная кора и центральный цилиндр, большая часть которого состоит из тканей камбиального происхождения. В молодых стеблях на поверхности перидермы иногда сохраняются остатки эпидермиса в виде небольших чешуек.

Первичная кора состоит из пластинчатой колленхимы и запасующей паренхимы. В молодых стеблях клетки паренхимы могут также участвовать в процессе фотосинтеза, так как нередко содержат хлоропласты. В некоторых клетках встречаются друзы оксалата кальция.

В центральном цилиндре на границе с первичной корой находятся группы одревесневших толстостенных клеток, разделенные паренхимой. Эти одревесневшие элементы представляют собой первичные лубяные волокна: они возникают из наружной части прокамбиальных тяжей в период первичной дифференциации анатомической структуры. Первичные лубяные волокна — это все, что остается в многолетних стеблях от первичного луба, тонкостенные клетки которого рано разрушаются.

Внутри от волокон располагается вторичный луб, или вторичная флоэма, составляющая зону вторич-

ной коры. В ней можно различить трапециевидные участки, узкие основания которых составляют первичные лубяные волокна, и участки в виде треугольников с основаниями, обращенными наружу. Это лубяные части лучей, соединяющих сердцевину с первичной корой. Так

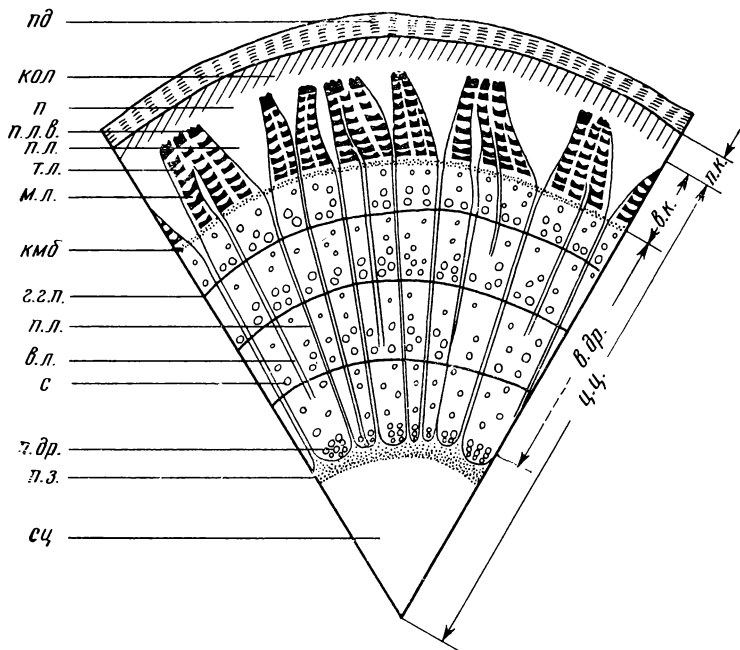


Рис. 57. Схема строения ветки липы:

п. к. — первичная кора, *в. к.* — вторичная кора, *в. др.* — вторичная древесина, *ц. ч.* — центральный цилиндр, *л. д.* — перидерма, *кол* — колленхима, *п.* — паренхима, *п. л. в.* — первичные лубяные волокна, *п. л.* — первичные лучи, *т. л.* — твердый луб, *м. л.* — мягкий луб, *к. м. б.* — камбий, *г. г. п.* — граница годичных приростов, *в. л.* — вторичный луч, *с* — сосуд, *п. др.* — первичная древесина, *п. з.* — перимедуллярная зона, *с. с.* — сердцевина

как эти лучи начинают формироваться еще в период первичной дифференциации анатомической структуры стебля, их можно называть первичными. Рост стебля в толщину вызывает необходимость разрастания периферической части коры в тангентальном направлении. В первичной коре это достигается делением всех живых клеток, во вторичной — делением клеток первичных лу-

чей, которые при этом сильно расширяются к периферии, приобретая на поперечном срезе треугольные очертания.

Вторичные лучи, образование которых обусловлено только камбиальной деятельностью, имеют меньшую протяженность в тангентальном направлении. Обычно они узкие, 1—3-рядные, в трапециевидных участках луба не расширяются или расширяются очень мало.

Трапециевидные участки состоят из чередующихся тангентальных полос одревесневших толстостенных клеток, составляющих твердый луб, и тонкостенных элементов, совокупность которых называют мягким лубом. Элементы твердого луба по строению сходны с первичными лубяными волокнами.

Камбиальная зона, граничащая с вторичной корой, представлена несколькими рядами таблитчатых клеток. Ковнутри от нее находится вторичная древесина с несколькими кольцами прироста. Даже при малом увеличении микроскопа в древесине хорошо видны крупные округлые или угловатые в очертании сосуды, более или менее равномерно расположенные по кольцу прироста. Во внутренней части древесины можно заметить короткие радиальные цепочки мелких, сильно одревесневших проводящих элементов, размеры которых уменьшаются к сердцевине. Эти цепочки клеток и разделяющие их паренхимные элементы относятся к первичной древесине.

Сердцевина сложена паренхимными клетками, среди которых встречаются крупные слизевые клетки. Периферическая часть сердцевины, называемая перимедуллярной зоной, состоит из более мелких и толстостенных клеток.

Задание. Зарисовать схему строения поперечного среза, отметив перидерму, первичную кору, состоящую из колленхимы и паренхимы; центральный цилиндр, на периферии которого расположены группы первичных лубяных волокон, разделенные паренхимными клетками; вторичную кору, отметив в ней трапециевидные участки с чередующимися слоями твердого и мягкого луба; камбиальную зону; вторичную древесину с кольцами прироста; первичную древесину; первичные и вторичные лучи; сердцевину с перимедуллярной зоной.

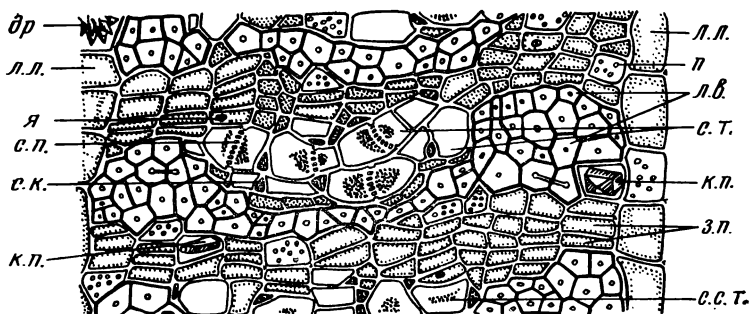
**Строение вторичного луба липы мелколистной
(*Tilia cordata* Mill.)**

Вторичный луб (вторичная флоэма) состоит из элементов, разных по морфологическому строению и функциональным особенностям.

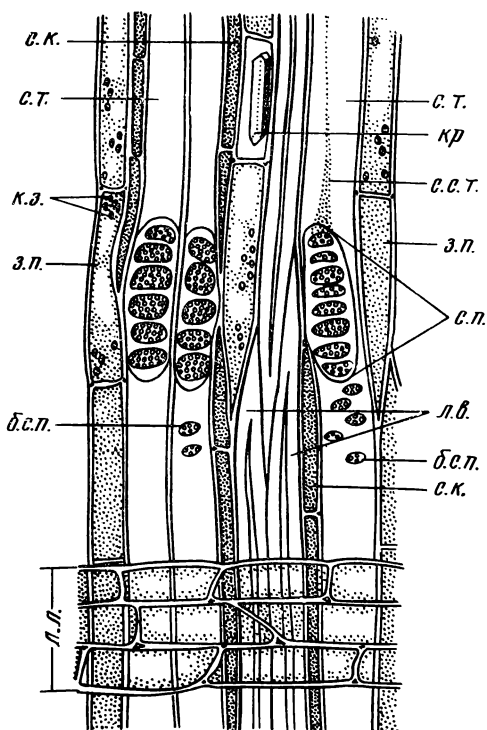
Твердый луб, выполняющий механическую функцию, представлен длинными толстостенными одревесневшими волокнами. На поперечном срезе коры группы лубяных волокон, расположенные в трапециевидных участках, обычно имеют очертания широких вогнутых дуг, концы которых обращены к периферии (см. рис. 57, 58, *А*). Окружая элементы мягкого луба, лубяные волокна предохраняют их от деформации под давлением ежегодно нарастающих изнутри новых слоев луба. На радиальном срезе (рис. 58, *Б*) лубяные волокна составляют параллельные продольные полосы; на тангентальном срезе тяжи лубяных волокон часто изогнуты и переплетены.

Мягкий луб выполняет функции проведения, запаса питательных веществ и выделения. Он состоит из ситовидных трубок с сопровождающими клетками и паренхимных элементов.

Ситовидные трубки — наиболее широкопросветные элементы мягкого луба, в поперечном сечении они округло-многоугольные. Стенки с ситовидными прободениями, находящиеся на концах члеников ситовидных трубок, расположены косо к продольной оси. Поэтому на поперечном срезе (рис. 58, *А*) ситовидные пластинки, разделяющие два соседних по вертикали членика ситовидной трубки, оказываются перерезанными. С обеих сторон от дуговидно изогнутых ситовидных пластинок можно обнаружить свернувшееся содержимое ситовидной трубки, которое после обработки среза раствором иода в водном растворе иодистого калия приобретает бурый цвет. На строго радиальных срезах ситовидные пластинки видны в плане. Они имеют продолговато-овальные очертания. Каждая пластинка состоит из нескольких близко расположенных ситовидных полей. Такие ситовидные пластинки называются сложными.



А



Б

Рис. 58. Поперечный (А) и продольный радиальный (Б) срезы вторичного луба липы:

л. л. — лубяной луч, л. в. — лубяные волокна, с. т. — ситовидные трубки, з. п. — запасящая паренхима, с. с. т. — содержимое ситовидных трубок, с. п. — ситовидная пластинка, к. л. — кристаллоносная паренхима, др. — друс, я — ядро, п — поры, б. с. п. — боковые ситовидные поля, с. к. — сопровождающие клетки, з. п. — запасящая паренхима, кр — кристалл оксалата кальция, к. з. — крахмальные зерна

Сопровождающие клетки—самые мелкие элементы мягкого луба — всегда заполнены цитоплазматическим содержимым. На продольном срезе они расположены тяжами вдоль члеников ситовидной трубки. Каждый тяж составлен несколькими вытянутыми в продольном направлении клетками.

В отличие от большинства древесных растений ситовидные трубки липы функционируют несколько лет, поэтому в молодых ветках практически невозможно выделить во флоэме проводящую и непроводящую зоны.

Отложение продуктов запаса и выделение минеральных веществ происходит в клетках лубяной паренхимы. В трапециевидных участках луба они составляют продольные тяжи. Каждый тяж образуется из веретеновидной клетки, отложенной камбием в сторону луба после ее деления поперечными перегородками. На продольных срезах конечные клетки тяжа слегка заострены. Клетки тяжелой паренхимы окружают ситовидные трубки. На поперечном срезе коры паренхимные клетки имеют прямоугольные или неправильные очертания, нередко они вытянуты в тангентальном направлении. В клетках тяжелой паренхимы откладывается крахмал, зимой и осенью в них можно обнаружить масло. Если обработать срез спиртовым раствором судана IV, капли масла окрашиваются в розовый цвет. Наряду с крахмалоносной в лубе липы встречается и кристаллоносная паренхима, клетки которой содержат крупные одиночные кристаллы оксалата кальция. Октаэдрическая форма кристаллов обычно хорошо видна на продольных срезах, обработанных раствором иода в водном растворе иодистого калия. Обработка срезов соляной кислотой при проведении реакции на одревеснение вызывает растворение кристаллов, так как нерастворимая в воде щавелевокислая известь переходит в водорастворимую хлористую известь.

Лучевая паренхима состоит из клеток, вытянутых в радиальном направлении; на поперечных и продольных срезах они имеют более или менее прямоугольные очертания. В клетках откладывается запасной крахмал. Нередко в них встречаются друзы оксалата кальция.

Задание. 1. При большом увеличении микроскопа зарисовать участок поперечного среза вторичной коры, показав лубяные волокна, ситовидные трубки с перерезан-

ными ситовидными пластинками, сопровождающие клетки, запасующие и кристаллоносные клетки тяжелой паренхимы и паренхимы лучей.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать строение вторичного луба на продольном радиальном срезе, обратив внимание на ситовидные трубки с ситовидными пластинками, которые видны в плане, узкие сопровождающие клетки, лубяные волокна, тяжи клеток запасующей и кристаллоносной паренхимы с октаэдрическими кристаллами оксалата кальция и клетки лучевой паренхимы.

Строение древесины липы мелколистной (*Tilia cordata* Mill.)

Древесина состоит из сосудов (трахей) и трахеид, выполняющих функцию проведения, древесинных волокон, или волокон либриформа, обуславливающих механическую прочность древесины, тяжелой и лучевой древесинной паренхимы.

На поперечных срезах древесины (рис. 59) границы между кольцами прироста хорошо выражены, так как периферическая часть поздней древесины составлена клетками, сжатыми в радиальном направлении и более толстостенными по сравнению с элементами ранней древесины, отложенными камбием в следующем вегетационном периоде.

Липа относится к числу древесных пород с рассеянососудистой древесиной, так как сосуды — наиболее широкопросветные элементы древесины — расположены диффузно по кольцу прироста (см. рис. 57). Число сосудов и размеры их поперечного сечения постепенно уменьшаются от ранней древесины к поздней. На поперечных срезах сосуды имеют овальные, округлые или округло-многоугольные очертания. Кроме многочисленных многорядных мелких окаймленных пор с овальными окаймлениями и узкими щелевидными отверстиями сосуды имеют также спиральные утолщения, возникающие из третичной оболочки. Такие сосуды называют спирально-пористыми. Их структурные особенности хорошо видны на продольных срезах древесины. Членики сосудов сообщаются между собой посредством простых (одиночных) перфораций, имеющих

овальные или округлые очертания и расположенных обычно наклонно к продольной оси сосуда.

Трахеиды встречаются главным образом в поздней древесине. По сравнению с сосудами они более узкопросветны. На поперечных срезах трахеиды многоугольные, на продольных — представляют собой длинные прозенхимные клетки со спиральными, часто пере-

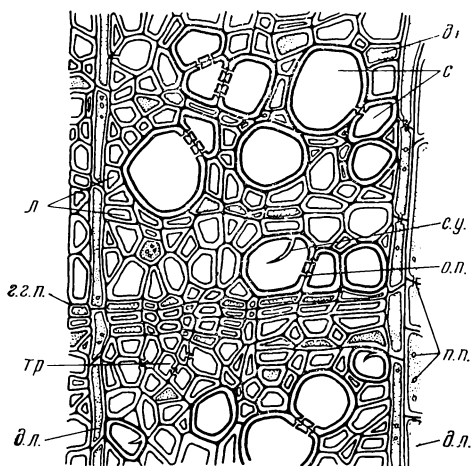


Рис. 59. Поперечный срез древесины липы: с — сосуды, с. у. — обрывок спирального утолщения стенки сосуда, о. п. — окаймленная пора д. п. — древесинная паренхима, п. п. — простые поры, д. л. — древесинный луч, л — либриформ, г. г. п. — граница годовичного прироста, тр — трахеида

крещивающимися утолщениями внутренних слоев клеточных стенок. Поры на стенках трахеид заметны плохо.

Либриформ, или древесинные волокна, — длинные прозенхимные клетки с гладкими стенками, многоугольными, а в поздней древесине часто таблитчатыми очертаниями поперечного сечения. Как правило, это наиболее толстостенные элементы древесины. Однако по сравнению с другими породами липа имеет довольно тонкостенные волокна, поэтому ее древесина мягка и характеризуется малой объемной массой. Стенки древесинных волокон снабжены мелкими щелевидными порами без окаймления. Они отчетливо заметны на продольных срезах. В смежных стенках соседних

клеток длинные оси щелевидных каналов каждой пары пор по-разному ориентированы по отношению к продольным осям клеток. При фокусировке с помощью микрометричного винта микроскопа можно видеть, что щелевидные отверстия поровых каналов перекрещиваются

и поры в стенках либриформа выглядят крестовидными.

Клетки тяжелой древесиной паренхимы на поперечных срезах расположены диффузно или собраны в тангентальные цепочки из двух-трех клеток. На продольных срезах (рис. 60) видно, что каждый тяж состоит из нескольких вытянутых в длину клеток с пористыми стенками. Как и в лубяной паренхиме, конечные клетки тяжей древесины клиновидно заострены. В тяжелой паренхиме откладываются запасной крахмал или масло.

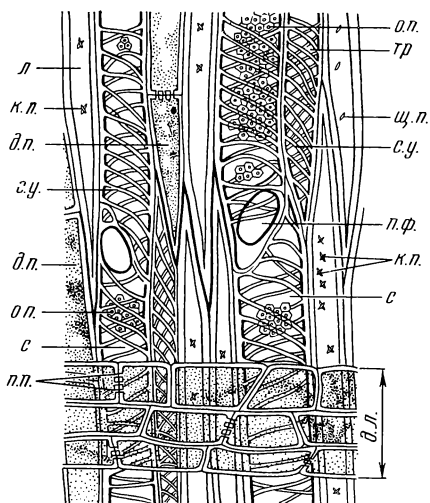


Рис. 60. Продольный радиальный срез древесины липы:

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

Клетки лучевой паренхимы слегка вытянуты в радиальном направлении. Структурные особенности древесинных лучей лучше всего выражены на радиальных срезах (рис. 60). У липы лучи гомогенные, так как состоят из морфологически одинаковых клеток. Лучевая паренхима выполняет функцию запаса и участвует в перемещении веществ в горизонтальном направлении.

Задание. 1. При большом увеличении микроскопа зарисовать участок поперечного среза древесины на границе двух колец приростов, показав сосуды с пористыми

стенками, трахеиды, либриформ, клетки тяжелой древесинной паренхимы и клетки лучей.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать участок радиального среза древесины, показав спирально-пористые сосуды с простыми перфорациями, спиральные трахеиды, либриформ с щелевидными и крестовидными порами, клетки тяжелой и лучевой паренхимы.

* * *

Кроме липы со строением проводящих тканей можно ознакомиться на примере ольхи клейкой (*Alnus glutinosa* (L.) Gaertn.) или серой (*A. incana* (L.) Moench.) и ясеня обыкновенного (*Fraxinus excelsior* L.), древесина и луб которых имеют некоторые особенности.

У ольхи проводящая зона вторичного луба отличается от непроводящей отсутствием механических элементов. Волокна, расположенные на границе с первичной корой, возникают из прокамбия, поэтому относятся к первичному лубу. В однолетних побегах группы волокон разделены тонкостенными паренхимными клетками. В 3—4-летних ветках паренхимные клетки склерифицируются, превращаясь в каменные. При этом их стенки утолщаются, одревесневают, а протопласты клеток отмирают. Во вторичном лубе волокон, как правило, нет и твердый луб представлен группами каменных клеток.

Членики ситовидных трубок у ольхи более длинные, чем у липы. Сложные ситовидные пластинки, состоящие из 10—15 ситовидных полей, сильно наклонены. Ситовидные прободения довольно крупные и хорошо видны на радиальных срезах непроводящей зоны луба.

Тяжелая паренхима представлена крахмало- и кристаллоносными клетками, содержащими друзы оксалата кальция. Лучи узкие, в периферических частях непроводящего луба они почти не расширяются.

Древесина ольхи рассеянососудистая. Членики сосудов имеют лестничные перфорации (рис. 61), представляющие собой совокупность нескольких узких прободений, разделенных остатками клеточной стенки. По сравнению с сосудами трахеиды более узкопросветны. Древесинная паренхима расположена диффузно или собрана в короткие тангентальные цепочки.

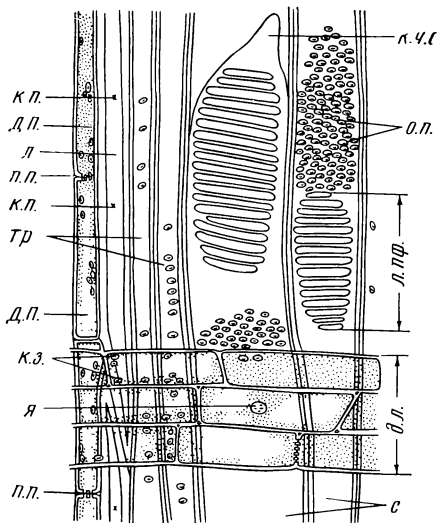


Рис. 61. Продольный радиальный срез древесины ольхи:

с — сосуды, к. ч. с. — конец членка сосуда, л. пф. — лестничная перфорация, о. п. — окаймленные поры, тр — трахеиды, л — либриформ, к. п. — крестовидные поры, д. п. — клетки древесинной паренхимы, п. п. — простые поры, к. з. — крахмальные зерна, д. л. — древесинный луч, я — ядро

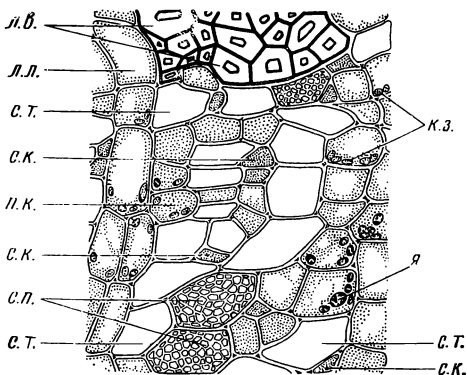


Рис. 62. Поперечный срез непроводящей зоны луба ясеня:

с. т. — ситовидные трубки, с. л. — ситовидные пластинки в плане, с. к. — сопровождающие клетки, п. к. — паренхимные клетки, л. в. — лубяные волокна, к. з. — крахмальные зерна, я — ядро, л. л. — лубяной луч

Во вторичной коре ясеня твердый луб состоит из редких лубяных волокон и групп каменистых клеток. Наиболее широкопросветные элементы мягкого луба — ситовидные трубки с горизонтальными ситовидными пластинками, которые хорошо видны в плане на поперечном срезе коры. Ситовидные прободения чрезвычайно крупные (рис. 62).

Древесина ясеня кольцесосудистая (рис. 63). В ранней древесине хорошо выражено кольцо очень крупных сосудов, которые на поперечных срезах древесины ствола или старых ветвей видны даже невооруженным глазом. Сосуды поздней древесины очень мелкие, трахеиды встречаются редко, древесинные волокна (либриформ) толстостенные. Периферическую часть поздней древесины составляют клетки древесинной паренхимы, которые также располагаются диффузно по всему годичному кольцу и образуют обкладку вокруг сосудов (такую паренхиму называют вазикетрической).

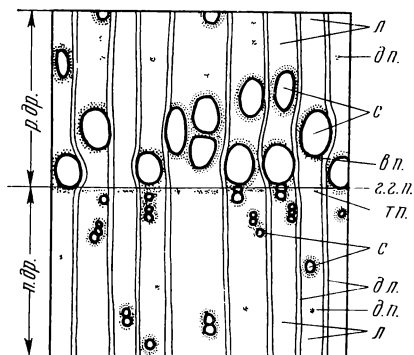


Рис. 63. Схема строения кольцесосудистой древесины ясеня на границе двух годичных колец:

р. др. — ранняя древесина, п. др. — поздняя древесина, г. г. п. — граница годичного прироста, с — сосуды, д. л. — древесинные лучи, л — либриформ, д. п. — диффузная паренхима, т. п. — терминальная паренхима, в. п. — вазикетрическая паренхима

Строение чечевички и перидермы бузины красной (*Sambucus racemosa* L.)

В однолетних стеблях газообмен осуществляется с помощью устьиц, находящихся в эпидермисе. В органах, покрытых пробкой, газообмен происходит через чечевички, имеющие вид небольших рубцов, контуры которых у разных древесных растений варьируют. Очертания чечевички на поперечном и продольном срезах сходны с изображением боковой проекции двояковыпуклой линзы.

Образование чечевички обусловлено деятельностью пробкового камбия (феллогена).

Развитию чечевички предшествуют деления паренхимных клеток первичной коры, находящихся под устьищем. На поверхности стебля появляется небольшой бугорок, под ним вследствие деления клеток тангентальными перегородками закладывается феллоген чечевички. На поперечном срезе стебля он располагается вогнутой дугой. Позднее феллоген дифференцируется по всему стеблю из субэпидермального слоя. Феллоген чече-

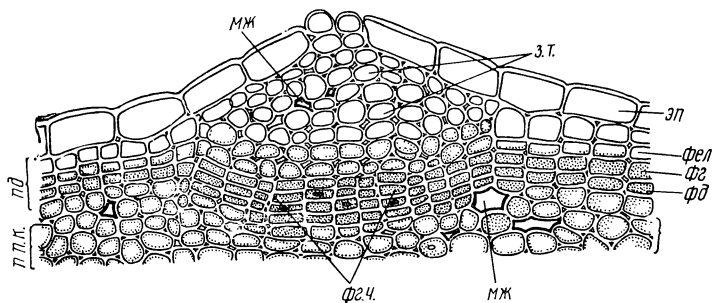


Рис. 64. Строение чечевички бузины:

эп — эпидермис, з. т. — заполняющая ткань, п. д. — перидерма, фг — феллоген, фг. ч. — феллоген чечевички, фд — феллодерма, фел — феллема, мж — межклетники, п. п. к. — паренхима первичной коры

вички откладывает наружу заполняющую ткань; клетки ее округляются, между ними возникают крупные межклетники, позднее в стенках клеток появляется суберин. Под давлением увеличивающейся в объеме заполняющей ткани эпидермис разрывается, при этом часть заполняющей ткани выходит наружу (рис. 64).

Внутри феллоген чечевички откладывает несколько рядов клеток феллодермы. Между клетками феллогена и феллодермы имеются небольшие межклетники. Осенью чечевичка закрывается замыкающим слоем, образованным феллогеном. Замыкающий слой представляет собой пластинку из одного или нескольких рядов плотных или разделенных очень узкими межклетниками клеток с опробковевшими стенками. Весной замыкающий слой разрывается под давлением новой массы клеток заполняющей ткани, образованной феллогеном.

Феллоген, дифференцирующийся из субэпидермального слоя, вследствие деления его клеток тангентальными

перегородками образует типичную перидерму. Клетки феллогена тонкостенны и имеют таблитчатую форму. Элементы феллодермы, отложенные феллогеном внутрь, сходны с клетками пробкового камбия, но способность к делению у них ограничена. В стеблях бузины обычно образуется один-два слоя клеток феллодермы, к которым примыкает крупноклеточная первичная кора. Наружу феллоген откладывает феллему, или пробку, состоящую из довольно крупных плотно сомкнутых клеток со слегка утолщенными стенками. Молодые клетки, расположенные близ феллогена, обычно имеют прямоугольные очертания. Наружные клетки пробки более или менее деформированы, их радиальные стенки часто извилисты. Деформация этих клеток объясняется давлением на них со стороны более молодых слоев пробки, образованных феллогеном. На срезах, обработанных в течение нескольких минут спиртовым раствором судана III или IV, суберинизированные (опробковевшие) стенки клеток розовеют. Эти срезы следует рассматривать в глицерине. В перидерме, состоящей из феллогена, феллодермы и феллемы (пробки), клетки расположены радиальными рядами.

Задание. 1. Зарисовать несколько радиальных рядов клеток перидермы, отметив особенности феллогена, феллодермы и феллемы.

2. Зарисовать строение чечевички, обратив внимание на расположение феллогена, очертания клеток заполняющей ткани, наличие межклетников.

* * *

Для изучения перидермы можно использовать побеги любых древесных растений. У большинства из них феллоген закладывается в субэпидермальном слое первичной коры, как у бузины. У ивы, яблони он развивается из эпидермиса, а у караганы — из внутренних слоев клеток первичной коры.

В структурном отношении интересна пробка березы, называемая берестой. Она состоит из чередующихся полос тонкостенных и толстостенных клеток. Тонкостенные клетки заполнены бетулином — жироподобным веществом, придающим бересте белую окраску. Для лучшего рассмотрения клеток кусочки бересты следует выдерживать некоторое время в спирте для удаления бетулина. Срезы рассматривают в воде или глицерине.

Строение корки у лиственных деревьев

В зависимости от характера заложения феллогена во вторичной коре различают кольцевую и чешуйчатую корки.

Кольцевую корку имеют растения, у которых перидермы, последовательно сменяющие одна другую, на по-

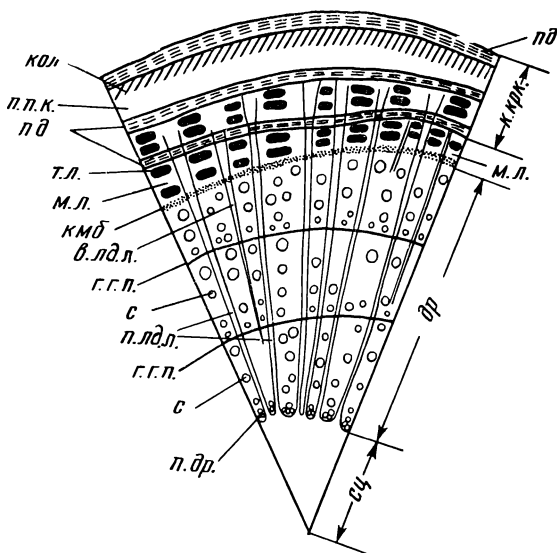


Рис. 65. Схема строения трехлетней ветки девичьего винограда:

сц — сердцевина, др — древесина, к. крк. — кольцевая корка, кол — колленхима, п. п. к. — паренхима первичной коры, пд — перидермы, т. л. — твердый луб, м. л. — мягкий луб, кмб — камбий, г. г. п. — границы годичных приростов древесины, с — сосуды, п. др. — первичная древесина, л. д. л. — первичный и в. л. д. л. — вторичный лубо-древесинные лучи

перечных срезах коры расположены концентрическими кольцами. Отмершие и деформированные участки луба вместе с покрывающей их наружной перидермой со временем разрываются на длинные ленты и сбрасываются. Кольцевая корка образуется у винограда, жимолости, ломоноса, земляничного дерева, девичьего винограда (*Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch., рис. 65).

Чешуйчатая корка характерна для растений, у которых слои перидермы на поперечных срезах располага-

ются в виде соединенных между собой дуг, ограничивающих участки луба. Впоследствии в корке возникают трещины, и у старых деревьев в результате механических воздействий корка сбрасывается отдельными чешуями. Чешуйчатую корку имеют дуб (*Quercus*, рис. 66), платан (*Platanus*).

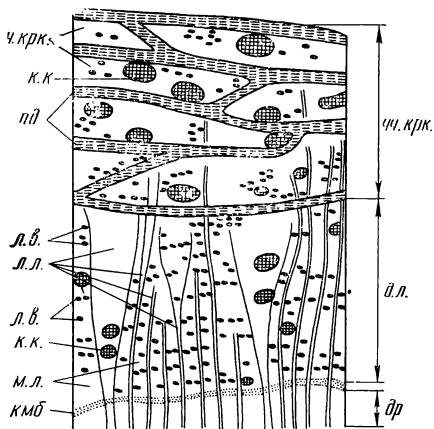


Рис. 66. Строение коры и корки дуба:
др — вторичная древесина, *д. л.* — деятельный луб, *к.м.б.* — камбий, *м. л.* — мягкий луб, *к. к.* — каменистые клетки, *л. в.* — лубяные волокна, *л. л.* — лубяные лучи, *пд* — перидермы, *ч.к.кр.к.* — чешуйчатая корка, *ч. кр.к.* — чешуи корки

Задание. Рассмотрев строение поперечных срезов старой коры у любых из перечисленных растений, следует схематично зарисовать расположение перидерм в кольцевой и чешуйчатой корках.

КОРЕНЬ

Корень служит для закрепления растения в почве, поглощения из нее воды с растворенными минеральными веществами и передачи их в надземные органы.

В ксилеме корня начинается восходящий ток веществ, во флоэме заканчивается нисходящий ток, по которому в корень из побега поступают органические вещества.

Функцию поглощения выполняет эпиблема, или ризодерма, — ткань с корневыми волосками, распо-

ложенная на поверхности корня. Опорную роль играют одревесневшие элементы ксилемы, волокна флоэмы, а также механическая ткань, встречающаяся у некоторых растений в центре корня. Центральным расположением механической ткани обусловлено сопротивление корня растяжению. В стебле, подвергающемся изгибу, механическая ткань смещена к периферии.

Корни могут выполнять также функции запаса питательных веществ и выделения продуктов клеточного метаболизма. Нередко запасные вещества откладываются в больших количествах, особенно в сочных «корнеплодах» и корневых шишках. В настоящее время установлена важная роль корня в образовании аминокислот, ферментов, в синтезе ряда специфических веществ, в том числе алкалоидов.

В связи с экологическими особенностями у некоторых растений корни развиваются не в почве, а в воздушной или водной средах (воздушные, ассимилирующие корни эпифитов, пневматофоры водных или болотных растений и т. д.). От типичных корней они отличаются некоторыми анатомическими особенностями приспособительного характера.

Рост корня в длину, как и рост побега, осуществляется деятельностью верхушечной (апикальной) меристемы, расположенной на конце корня. Меристема, составляющая апекс корня, снаружи прикрыта защитным приспособлением — **к о р н е в ы м ч е х л и к о м**.

Особенности строения кончика корня и последовательную дифференцировку меристематических клеток в клетки постоянных тканей удобнее всего изучать на молодых корнях проростков хлебных злаков (пшеница, рожь, овес, просо и др.).

Молодой корень пшеницы мягкой (*Triticum aestivum* L.)

Для изучения строения окончания корня пригодны тонкие живые корни всходов, которые можно рассматривать на тотальных препаратах, т. е. целиком.

Зерновки проращивают в чашках Петри. На дно чашки кладут два-три слоя фильтровальной бумаги, обильно смоченной водой, и раскладывают на ней зерновки. Затем чашку покрывают крышкой, также выстланной изнутри фильтровальной увлажненной бумагой, и ставят

в теплое место. Через два — четыре дня зерновки образуют корни длиной до 1,5—2 см. Отрезанный скальпелем корень кладут в большую каплю воды на предметное стекло и осторожно, чтобы не раздавить, накрывают покровным стеклом. Корни можно положить также в каплю хлоралгидрата, жавелевой воды или водного раствора едкого кали, которые просветляют объект.

Уже невооруженным глазом видно, что самый кончик корня гладкий, заостренный. В отличие от стебля на нем нет зачатков листьев. Корневые волоски в виде маленьких бугорков или сосочков заметны на расстоянии 1—2 мм от кончика. К основанию корня длина волосков постепенно возрастает.

При малом увеличении микроскопа можно видеть, что на кончике корня находится корневой чехлик длиной около 0,2 мм. Он имеет вид колпачка, в основание которого погружена тупозакругленной вершиной апикальная меристема. Корневой чехлик представляет собой приспособление к подземному существованию и к росту в плотной среде. Он возникает на ранних стадиях развития корня и сохраняется в течение всей его жизни, защищая меристему от механических повреждений почвенными частицами и облегчая продвижение кончика корня в почве. Кроме того, он обладает геотропической реакцией. Чехлик состоит из живых паренхимных клеток, которые содержат цитоплазму, ядро, амилопласты с крахмальными зернами, имеют тонкие, легко ослизняющиеся оболочки. Клетки чехлика неодинаковы по величине и форме. Самые внутренние клетки — мелкие, изодиаметрические, периферические — более крупные, продолговатые. Оболочки и содержимое самых наружных клеток постепенно ослизняются, клетки разъединяются. При трении о частицы почвы эти клетки легко отделяются от поверхности чехлика, образуя «мягкую подстилку» на пути растущего корня.

Отделяющиеся наружные клетки чехлика хорошо видны на препарате (рис. 67). Они имеют тонкий постенный слой цитоплазмы, ядро и крупные вакуоли.

Апикальная меристема, составляющая зону деления корня, сложена мелкими изодиаметрическими тонкостенными клетками, заполненными обильной цитоплазмой без заметных вакуолей. Клетки располагаются продольными рядами (колонками). Такую меристему обычно называют колончатой.

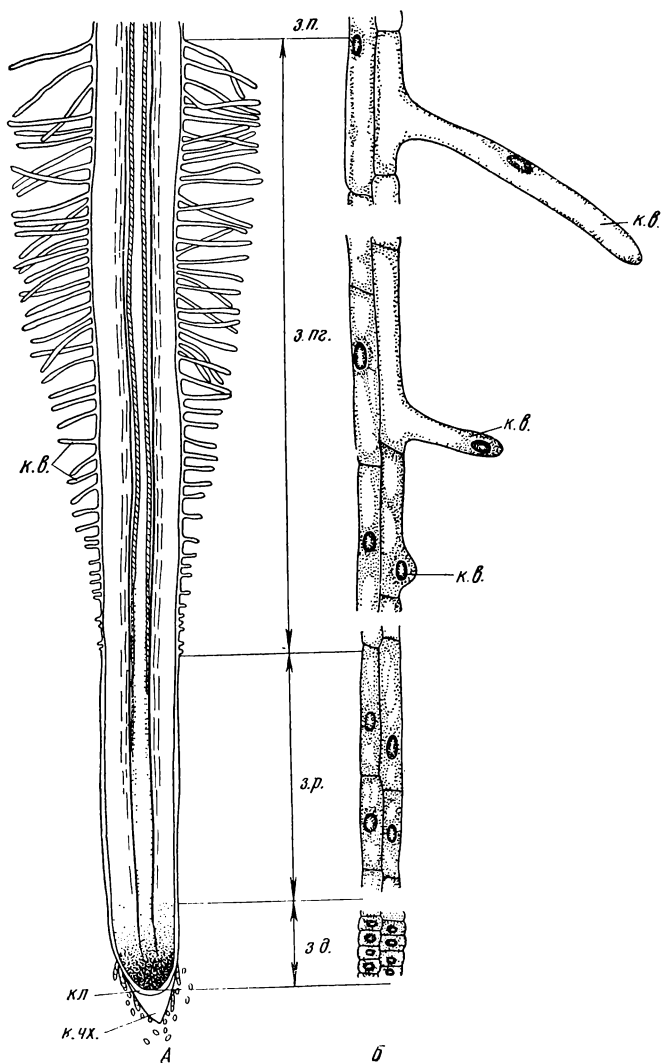


Рис. 67. Корень проростка пшеницы (тотальный препарат). А — схема строения корня; Б — периферические клетки отдельных зон при большом увеличении:

к. чх. — корневой чехлик, к. л. — калиптроген, з. д. — зона деления, з. р. — зона растяжения, з. пг. — зона поглощения, з. п. — зона проведения, к. в. — корневые волоски

В апикальной меристеме вблизи корневого чехлика можно выделить группу инициальных клеток, расположенных в три яруса. Клетки нижнего (наружного) яруса дают начало калиптрогену¹, который на препаратах имеет вид узкой светлой зоны. Калиптроген, характерный для злаков и осок, образует новые клетки чехлика, замещающие утраченные. Производные клеток среднего яруса дифференцируются в ткани первичной коры. Клетки, возникающие из внутренних инициалей, составляют центральный цилиндр.

На некотором расстоянии от корневого чехлика можно различить широкую зону будущих эпibleмы и первичной коры и более узкую зону центрального цилиндра.

Во внутренней части наружной зоны между вертикальными рядами клеток нередко образуются межклетники, заполненные воздухом. На препарате они имеют вид темных продольных полос, начинающихся почти у кончика корня. Зона центрального цилиндра более плотная, без межклетников.

На расстоянии 1,5—2 мм от вершины корня деления клеток постепенно прекращаются. Клетки сильно удлиняются, в них появляются крупные вакуоли. Вследствие вытягивания клеток в продольном направлении осуществляется рост корня в длину и продвижение его в почве. В этой зоне, называемой зоной растяжения или зоной роста, корень более прозрачен, чем в зоне деления. Это позволяет при большом увеличении микроскопа заметить в центре корня удлиненные клетки прокамбия и первые сформированные проводящие элементы флоэмы и ксилемы. На поверхности корня можно видеть начавшие вакуолизироваться вытянутые в длину клетки однослойной эпibleмы с тонкими оболочками без кутикулы, легко проницаемыми для воды и водных растворов.

Выше зоны растяжения примерно в 2—3 мм от кончика корня некоторые клетки эпibleмы образуют небольшие боковые выступы, в которые перемещаются ядра клеток, стимулирующие их верхушечный рост. В каждой клетке на конце, обращенном к кончику корня, воз-

¹ У двудольных растений образуется дерматокалитроген, участвующий в формировании чехлика и эпibleмы.

никает по одному выросту. Удлиняясь, они превращаются в цилиндрические корневые волоски с закругленной верхушкой. Волосок не отделяется перегородкой от образовавшей его клетки, а представляет собой часть ее. Он содержит тонкий постенный слой цитоплазмы, более плотной на верхушке волоска, ядро и крупную центральную вакуоль. Тонкая нежная оболочка легко растягивается при росте волоска в длину. На конце она часто ослизняется, склеивая волосок с комочком почвы. При большом увеличении микроскопа, раздавив корень, можно найти все последовательные стадии формирования корневых волосков. Они развиваются акропетально. Чем более удален волосок от кончика корня, тем он старше и длиннее.

Зона, несущая корневые волоски, называется зоной поглощения и дифференциации постоянных тканей.

Корневые волоски обычно недолговечны, на более старых частях корня они отмирают. По мере роста корня вблизи его кончика возникают новые волоски. Таким образом, зона поглощения все время удаляется от основания корня.

Хотя зона с корневыми волосками по протяженности мала (1—1,5 см), она представляет собой физиологически очень важную часть корня. Клетки эпibleмы поглощают водные растворы всей поверхностью наружных стенок. Развитие корневых волосков во много раз увеличивает поверхность поглощения.

Поглощенные эпibleмой вода и минеральные соли передвигаются через первичную кору в центральный цилиндр, который на уровне зоны поглощения имеет полностью сформированные проводящие ткани.

Зона поглощения постепенно переходит в зону проведения. На препаратах, просветленных хлоралгидратом, жавелевой водой или едким кали, в центральной части корня можно видеть тяжи проводящих элементов ксилемы со спиральными утолщениями вторичной оболочки или с мелкими окаймленными порами.

Задание. 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения корня, отметив: а) корневой чехлик со сдвигающимися клетками и калиптроген; б) вертикальные топографические зоны: деления, растяжения, поглощения, проведения.

2. При большом увеличении микроскопа, раздавив корень, зарисовать несколько клеток эпиблемы с корневыми волосками на разных стадиях развития.



В качестве дополнительного материала могут быть использованы молодые корни кукурузы (*Zea mays* L.), эпиблема которых состоит из двух типов клеток: мелких, образующих корневые волоски (трихобласты) и более крупных, не несущих волосков (атрихобласты).

ПЕРВИЧНОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ

При первичном строении в корне, так же как в стебле, можно выделить зоны первичной коры и центрального цилиндра, однако в отличие от стебля первичная кора корня развита более мощно, чем центральный цилиндр.

Функцию покровной ткани в корне выполняет экзодерма, образуемая из одного или нескольких рядов периферических клеток первичной коры. По мере отмирания корневых волосков стенки наружных клеток коры с внутренней стороны покрываются тонким слоем суберина, который сначала появляется на радиальных стенках. Суберинизация обуславливает непроницаемость клеток ни для воды, ни для газов. В этом отношении экзодерма сходна с пробкой, но в отличие от нее первична по своему происхождению. Кроме того, клетки экзодермы расположены не правильными рядами, как клетки пробки, а чередуются одна с другой. Продольные стенки ее клеток часто имеют спиральные утолщения.

В экзодерме иногда сохраняются клетки с тонкими неопробковевшими стенками. В корнях со слабым вторичным утолщением кроме экзодермы защитные функции выполняют также претерпевающие изменения клетки ризодермы.

Под экзодермой находятся живые паренхимные клетки первичной коры, расположенные более или менее рыхло и образующие межклетники. Иногда в коре развиваются воздухоносные полости, обеспечивающие газообмен. В ней могут быть также механические элементы (склереиды, волокна, группы клеток, напоминающие колленхиму) и различные вместилища выделений.

Внутренний однорядный слой плотно прилегающих одна к другой клеток первичной коры представлен эндодермой. На ранних этапах развития она состоит из живых, несколько вытянутых в длину призматических тонкостенных клеток. В дальнейшем ее клетки приобретают некоторые структурные особенности.

Изменение химического состава средней части радиальных и горизонтальных (поперечных) стенок, сопровождающееся небольшим утолщением, обуславливает появление поясков Каспари. В них можно обнаружить суберин и лигнин. Эндодерма с поясками Каспари имеется уже в зоне корневых волосков. Она регулирует поступление воды и водных растворов от корневых волосков к центральному цилиндру, выполняя роль физиологического барьера. Пояски Каспари ограничивают свободное перемещение растворов вдоль клеточных стенок. Они проходят непосредственно через цитоплазму клеток, обладающую избирательной проницаемостью.

У многих двудольных и голосеменных растений, корни которых имеют вторичное утолщение, образованием поясков Каспари обычно заканчивается дифференциация эндодермы (первая стадия). У однодольных, в корнях которых нет вторичного утолщения, в клетках эндодермы могут происходить дальнейшие изменения. На внутреннюю поверхность первичной оболочки откладывается суберин, изолирующий пояски Каспари от цитоплазмы (вторая стадия). В третьей стадии развития эндодермы на субериновый слой откладывается толстая целлюлозная, обычно слоистая вторичная оболочка, которая со временем одревесневает (рис. 68). Наружные стенки клеток почти не утолщаются.

Клетки сообщаются порами с паренхимными элементами первичной коры и долго сохраняют живое содержимое. Однако эндодерма с подковообразным утолщением клеточных стенок не участвует в проведении водных растворов и выполняет лишь механическую функцию. Среди толстостенных клеток в эндодерме встречаются клетки с тонкими неодревесневшими стенками, имеющими только пояски Каспари. Это пропускные клетки; по-видимому, через них осуществляется физиологическая связь между первичной корой и центральным цилиндром.

В центральном цилиндре всегда хорошо выражен перикл, который в молодых корнях состоит из жи-

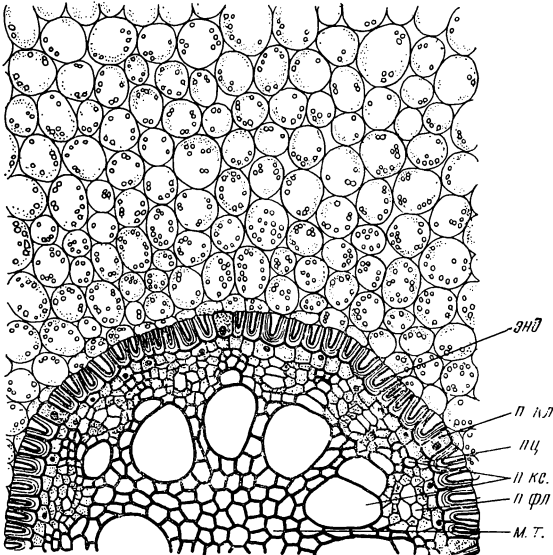
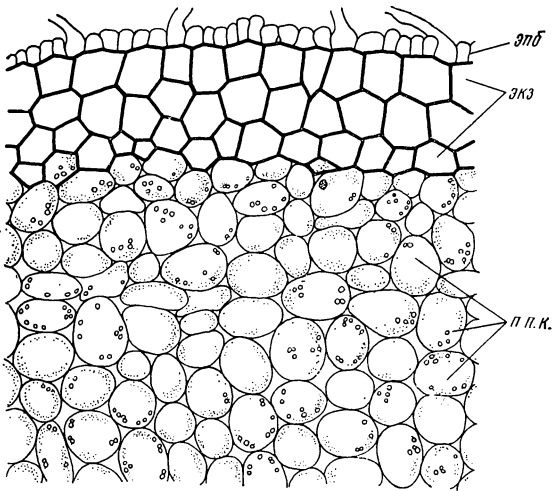


Рис. 68. Поперечный срез корня касатика в зоне проведения:

эпб — эпibleма, *экз* — трехслойная экзодерма, *п. п. к.* — запасная паренхима первичной коры, *энд* — эндодерма, *п. п. к.* — пропускная клетка, *пц* — перикцикл, *п. кс.* — первичная ксилема, *п. фл.* — первичная флоэма, *м. т.* — механическая ткань

вых тонкостенных паренхимных клеток, расположенных в один или несколько рядов.

Клетки перицикла дольше других тканей корня сохраняют меристематический характер и способность к новообразованиям. Обычно он играет роль «корнеродного слоя», так как в нем закладываются боковые корни, которые, таким образом, имеют эндогенное происхождение. В перицикле корня некоторых растений возникают также зачатки придаточных почек. У двудольных он участвует во вторичном утолщении корня, образуя межпучковый камбий и часто феллоген. В старых корнях однодольных клетки перицикла нередко склерифицируются.

Проводящая система корня представлена радиальным пучком, в котором группы элементов первичной флоэмы чередуются с тяжами первичной ксилемы. Число тяжей ксилемы у разных растений варьирует от двух до многих. В связи с этим различают диархные, триархные, тетраархные, полиархные корни. Последний тип преобладает у однодольных.

Первые проводящие элементы ксилемы в корне возникают на периферии прокамбиального тяжа (экзархно), дифференциация последующих трахеальных элементов происходит в центростремительном направлении, т. е. обратно тому, что наблюдается в стебле. На границе с перициклом находятся наиболее узкопросветные и самые ранние по времени возникновения спиральные и кольчатые элементы протоксилемы. Позднее внутрь от них образуются сосуды метаксилемы, при этом каждый последующий сосуд формируется ближе к центру. Таким образом, диаметр трахеальных элементов постепенно возрастает от периферии к центру стели, где располагаются самые молодые, наиболее поздно развившиеся широкопросветные, обычно пористые сосуды.

Первичная флоэма развивается, как и в стебле, экзархно. Самые ранние элементы протопфлоэмы находятся возле перицикла, более крупные элементы метафлоэмы — ближе к центру. Флоэма отделена от лучей первичной ксилемы узким слоем живых тонкостенных клеток. При тангентальном делении этих клеток у двудольных растений возникает пучковый камбий.

Пространственное разделение тяжей первичной флоэмы и ксилемы, расположенных на разных радиусах, и их экзархное заложение представляют собой характер-

ные особенности развития и строения центрального цилиндра корня и имеют большое биологическое значение. Вода с растворенными в ней минеральными веществами, которую поглощают корневые волоски, а также растворы некоторых органических веществ, синтезированных корнем, перемещаются по клеткам коры, а затем, пройдя через эндодерму и тонкостенные клетки перидермы, кратчайшим путем попадают в проводящие элементы ксилемы и флоэмы.

Центральная часть корня обычно занята одним или несколькими крупными сосудами метаксилемы. Присутствие сердцевинки вообще нетипично для корня; если она и развивается, то по размерам значительно уступает сердцевинке стебля. Она может быть представлена небольшим участком механической ткани или тонкостенными клетками, возникающими из прокамбия.

У однодольных растений первичное строение корня остается без значительных изменений в течение всей жизни растения. Для ознакомления с ним наиболее удобны корни касатика, лука, купены, кукурузы, спаржи и других растений.

Корень касатика германского (*Iris germanica* L.)

Поперечные и продольные срезы корня в зоне проведения необходимо обработать раствором иода в водном растворе иодистого калия, а затем флороглюцином с соляной кислотой. На некоторых срезах желательно провести цветную реакцию на суберин с помощью спиртового раствора судана III или IV. Срезы рассматривают в глицерине или воде при малом и большом увеличении микроскопа.

На поперечном срезе при малом увеличении видна широкая первичная кора, занимающая большую часть сечения корня, и относительно узкий центральный цилиндр (рис. 68).

Если срез прошел недалеко от зоны поглощения, то на периферии корня можно обнаружить отмирающие клетки эпидермы с корневыми волосками.

Первичная кора начинается двух-трехслойной экзодермой. Крупные, обычно шестиугольные клетки ее плотно соединены и часто несколько вытянуты в радиальном направлении. Клетки соседних слоев чере-

дуются друг с другом. На срезах, обработанных суданом, опробковевшие стенки клеток экзодермы розовеют.

Первичная кора рыхлая, с многочисленными межклетниками, которые на поперечных срезах обычно имеют

треугольные очертания. Крупные округлые паренхимные клетки со слабо утолщенными стенками расположены более или менее правильными концентрическими слоями. В клетках много крахмальных зерен, иногда встречаются стилоиды щавелевокислого кальция.

Внутренний слой плотно сомкнутых клеток первичной коры, граничащий с центральным цилиндром, представлен эндодермой. Радиальные и внутренние тангентальные стенки ее клеток сильно утолщены, часто слоисты и дают положительную реакцию на одревеснение и опробковение. На поперечных срезах они имеют подковообразные очертания. На продольных срезах иногда можно видеть тонкие спиральные утолщения радиальных стенок (рис. 69). Наружные слегка выпуклые стенки тонкие, с простыми порами.

При большом увеличении микроскопа в эндодерме можно заметить также тонкостенные пропускные клетки с густой цитоплазмой и крупным ядром. Обычно они располагаются по одной против лучей первичной ксилемы (см. рис. 68, 69).

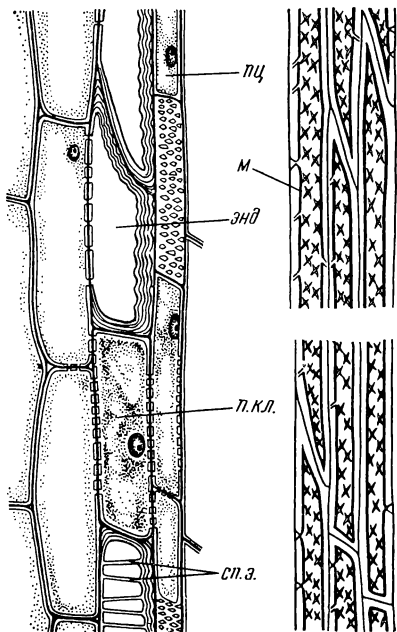


Рис. 69. Продольный разрез тканей корня касатика:

пц — перицикл, *энд* — эндодерма с подковообразно утолщенными стенками, *п.к.л.* — пропускная клетка с живым протопластом, *сп.э.* — спиральные утолщения стенок клеток эндодермы, *м* — механические элементы с крестовидными порами центральной части корня

Внутреннюю часть корня занимает центральный цилиндр. Перицикл представлен однорядным слоем мелких, богатых цитоплазмой клеток, радиальные стенки которых чередуются со стенками клеток эндодермы.

На некоторых срезах удастся рассмотреть зачатки боковых корней, которые закладываются в перицикле против лучей первичной ксилемы.

Перицикл окружает радиальный проводящий пучок. Элементы экзархной первичной ксилемы располагаются радиальными тяжами. На поперечном срезе совокупность тяжей ксилемы, которых может быть более восьми, имеет вид многолучевой звезды. Таковую ксилему называют полиархной. Каждый тяж ксилемы в поперечном сечении представляет собой треугольник, вершиной упирающийся в перицикл. Здесь находятся самые узкопросветные и самые ранние по времени образования спиральные и кольчатые трахеиды протоксилемы. Внутреннюю, расширенную часть ксилемного тяжа составляют наиболее молодые широкие пористые сосуды метаксилемы в числе одного — трех.

Первичная флоэма располагается небольшими участками между лучами ксилемы. Во флоэме отчетливо видны несколько перерезанных поперек многоугольных ситовидных трубок с бесцветными блестящими стенками, мелкие, заполненные густой цитоплазмой, сопровождающие клетки и лубяная паренхима. С внутренней стороны флоэму огибает тонкий слой паренхимных клеток.

Центральную часть стели занимает механическая ткань из клеток с равномерно утолщенными одревесневшими стенками. На продольных срезах (рис. 69) видно, что клетки имеют прозенхимную форму, их стенки несут многочисленные простые щелевидные поры или пары крестовидных пор. Такие же клетки вклиниваются между сосудами и трахеидами, образуя единый центральный тяж механической ткани.

Задание. 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения корня, отметив: а) широкую первичную кору, состоящую из трехслойной экзодермы, запасающей паренхимы и эндодермы; б) центральный цилиндр, включающий однослойный паренхимный перицикл, первичную ксилему, расположенную радиальными тяжами, первичную флоэму и механическую ткань.

2. При большом увеличении зарисовать: а) несколько клеток экзодермы; б) участок эндодермы, состоящей из клеток с подковообразно утолщенными стенками и из пропускных клеток; в) паренхимный перицикл.

* * *

Сходное с корнем касатика строение имеет корень купены лекарственной (*Polygonatum officinale* All.), в эндодерме которого против каждого луча ксилемы располагаются по две — четыре пропускные клетки. Центральная часть корня занята паренхимой или крупными элементами метаксилемы.

Можно использовать также корни репчатого лука (*Allium cepa* L.), клетки эндодермы которых имеют пояски Каспари, а «сердцевины», состоящей из механической ткани, нет. Ксилема представлена обычно пятью-шестью радиально расположенными группами сосудов, смыкающимися в центре, где находится один-два сосуда метаксилемы.

ВТОРИЧНОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ

У большинства двудольных растений первичное строение в корнях сохраняется недолго, так как в них рано начинается вторичное утолщение, связанное с заложением и деятельностью камбия. По сравнению со стеблем вторичное утолщение корня имеет некоторые особенности, обусловленные спецификой его первичной структуры.

Тонкостенные живые клетки, находящиеся в центральном цилиндре с внутренней стороны флоэмных тяжей, между лучами первичной ксилемы, вытягиваются в радиальном направлении и делятся тангентальными перегородками, образуя клетки камбия. На поперечном срезе он располагается вогнутыми дугами, концами упирающимися в перицикл (рис. 70). В результате его деятельности возникают вторичные проводящие ткани, поэтому этот камбий условно можно назвать пучковым. При делении клеток пучкового камбия и последующей дифференцировке их производных вовнутрь от него, между лучами первичной ксилемы, возникают элементы вторичной ксилемы. Постепенно дуги пучкового камбия становятся выпуклыми. Кнаружи камбий откла-

дывает клетки, превращающиеся в элементы второй флоэмы. Число его дуг всегда равно числу лучей первичной ксилемы. Меристематическими вскоре становятся и паренхимные клетки перикарда, соприкасающиеся с группами элементов протоксилемы. В результате их деления образуются клетки межпучкового (по положению) камбия. Участки пучкового и меж-

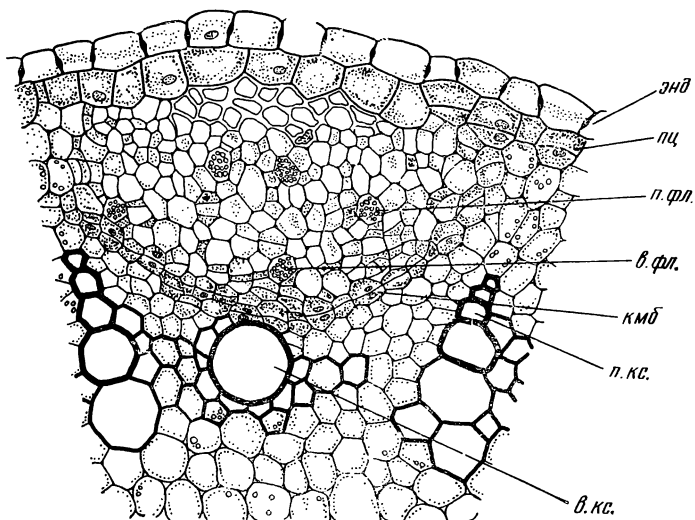


Рис. 70. Заложение и начало деятельности камбия в корне проростка тыквы:

энд — эндодерма, пц — перикарда, п. фл. — первичная флоэма, в. фл. — вторичная флоэма, кмб — камбий, п. кс. — первичная ксилема, в. кс. — вторичная ксилема

пучкового камбия смыкаются в непрерывный камбиальный слой.

Таким образом, в центральном цилиндре корня формируются открытые коллатеральные проводящие пучки в числе, равном числу лучей первичной ксилемы (рис. 71). Первичная флоэма оттесняется вторичными тканями к периферии пучков, сдавливается и становится плохо заметной.

Клетки межпучкового камбия, заложившиеся в перикарде, образуют широкие лучи паренхимы, располагающиеся между пучками вторичных проводящих тканей и имеющие вид светлых полос. Так как эти лучи

возникают в самом начале вторичного утолщения, их можно называть первичными. На этой стадии развития корня они обеспечивают связь центральной части корня с первичной корой, поэтому по аналогии со стеблем их нередко называют сердцевинными лучами, хотя в корне нет типичной сердцевины. Кроме первичных могут быть и типичные вторичные лучи, образованные лучевыми инициалами пучкового камбия и входящие в состав вторичных ксилемы и флоэмы. Эти лучи

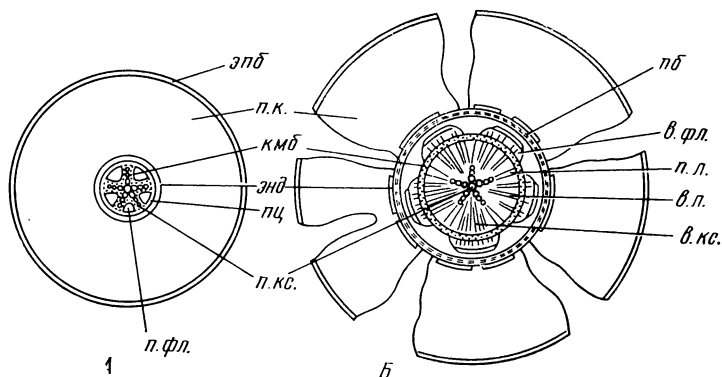


Рис. 71. Схема вторичного утолщения корня. А — первичное строение и заложение камбия; Б — образование вторичных тканей, появление разрывов в первичной коре:

элб — эпиблема, п. к. — первичная кора, энд — эндодерма, пц — перидикл, п. фл. — первичная флоэма, кмб — камбий, п. кс. — первичная ксилема, в. фл. — вторичная флоэма, в. кс. — вторичная ксилема, п. л. — первичный луч, в. л. — вторичный луч, пб — пробка

возникают позднее первичных. По строению первичные и вторичные лучи одинаковы, но первичные обычно более широкие.

Вследствие быстрого нарастания изнутри вторичных тканей, обуславливающего сильное утолщение корня, первичная кора нередко разрывается (рис. 71). К этому времени клетки перидикла, энергично делясь по всей окружности центрального цилиндра, образуют широкую зону паренхимных клеток, во внешней части которой закладывается феллоген, откладывающий наружу пробку, а внутрь — многослойную феллодерму. Пробка изолирует первичную кору от проводящих тканей, кора отмирает и сбрасывается. Тонкостенные клетки феллодермы и остатки перидикла в дальнейшем раз-

растаются и составляют крупноклеточную паренхимную зону, окружающую с периферии проводящие ткани.

Корень тыквы (*Cucurbita pepo* L.)

Первичное строение и начало вторичного утолщения

Для изучения первичного строения и последующих вторичных изменений необходимо иметь корни проростков.

Семена тыквы проращивают в течение одной-двух недель в чашках Петри. В связи с тем, что свежие тонкие корни проростков режутся плохо, их следует предварительно фиксировать спиртом с добавлением глицерина.

Поперечные и продольные срезы обрабатывают флороглюцином с соляной кислотой и рассматривают в глицерине.

На серии поперечных срезов корня проростка в зоне проведения на расстоянии 1,5—2 см от кончика можно ознакомиться с первичным строением, а также проследить заложение и начало деятельности камбия. Под экзодермой видна широкая паренхимная первичная кора, заканчивающаяся слоем тонкостенных клеток эндодермы с поясками Каспари, которые перерезаны поперек и на радиальных стенках имеют вид небольших вздутий (пятна Каспари). После проведения реакции с флороглюцином и соляной кислотой они приобретают красный цвет. Под эндодермой расположен однорядный перидикл. Первичная ксилема обычно четырех-, реже трех- и пятилучевая. Середина корня занята участком тонкостенной ткани, клетки которой на продольных срезах имеют удлиненную форму, типичную для прокамбия.

На более поздних стадиях развития, т. е. ближе к основанию корня, в центре его формируется крупный сосуд метаксилемы. Группы элементов первичной флоэмы отделены от первичной ксилемы узким слоем живых тонкостенных клеток, сохраняющих способность к делению. При большом увеличении видно, что они несколько вытянуты в радиальном направлении и плотно примыкают одна к другой. Клетки заполнены густой цитоплазмой, имеют крупные ядра. В некоторых местах эти клетки делятся тангентальными перегородками (см. рис. 70), вычленяя узкие клетки пучкового камбия. На срезах, сделанных с более старого участка корня, можно видеть, что плоские, вытянутые в тангентальном направлении

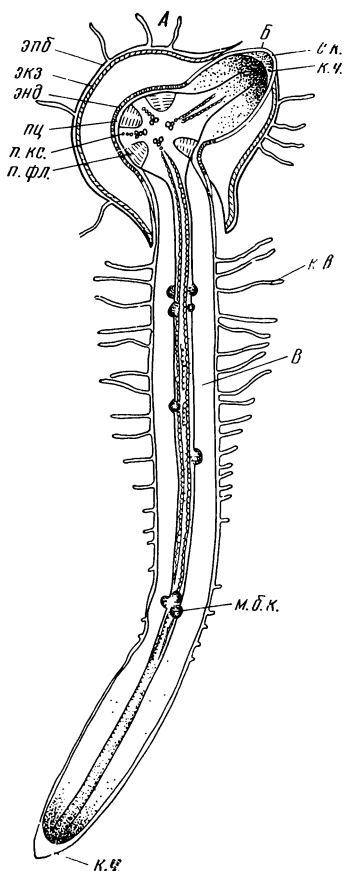


Рис. 72. Заложение боковых корней у тыквы. А — материнский корень с двумя боковыми корнями второго порядка (Б, В); Б — сформировавшийся боковой корень, пробившийся сквозь первичную кору; В — функционирующий боковой корень второго порядка с меристематическими зачатками боковых корней (м. б. к.) третьего порядка:

эпб — эпibleма, экз — экзодерма, энд — эндодерма, пц — перицикл, п. кс. — первичная ксилема, п. фл. — первичная флоэма, с. к. — секреторный кармашек, к. ч. — корневой чехлик, к. в. — корневые волоски

таблитчатые клетки камбия расположены вогнутыми дугами. О начале деятельности камбия можно судить по появлению между двумя соседними лучами первичной ксилемы одного-двух сосудов вторичной ксилемы, которые более широкопросветны, чем сосуды мета-ксилемы.

На этих же срезах можно видеть, что клетки перицикла, находящиеся над тяжами первичной ксилемы, также разделились тангентальными перегородками. Это начало развития межпучкового камбия, который в дальнейшем образует паренхимные клетки лучей.

На поперечных срезах корней проростка в зоне поглощения или в начале зоны проведения можно проследить также заложение и последовательность развития боковых корней (рис. 72). Боковой корень возникает эндогенно из группы клеток перицикла против лучей первичной ксилемы. Апикальная меристема материнского корня в образовании боковых корней не участвует. Путем деления клеток перицикла продольными и поперечными перегородками формируется бугорок меристематической ткани («корнеродная дуга»), слегка вдающийся в первичную кору. Затем деление распространяется на клетки эндо-

дермы, окружающие бугорок снаружи. Они делятся преимущественно радиальными перегородками, образуя на поверхности меристематического зачатка корня секреторный кармашек, который выделяет ферменты, растворяющие клетки первичной коры, и таким образом облегчает рост бокового корня в ее толще. В апексе корневого зачатка дифференцируются те же слои инициалей, как в апексе материнского корня. Зона интенсивно делящихся клеток прикрыта корневым чехликом. В центральной части заложившегося бокового корня, близ его основания, формируется прокамбий, дающий начало проводящим тканям. Трахеальные элементы ксилемы бокового корня непосредственно присоединяются к сосудам тяжа первичной ксилемы материнского корня, против которого образовался зачаток бокового корня, а элементы флоэмы примыкают к двум соседним участкам первичной флоэмы. Так устанавливается связь проводящего аппарата бокового корня с центральным цилиндром материнского корня. Сформированный боковой корень, нарастая в длину своей верхушкой, пробивается наружу.

Заложение боковых корней против тяжей первичной ксилемы определяет их расположение на материнском корне продольными рядами.

Задание. 1. Зарисовать схему первичного строения корня. Показать заложение камбиальной дуги между участком первичной флоэмы и двумя соседними лучами первичной ксилемы. 2. При большом увеличении микроскопа изобразить часть центрального цилиндра с клетками пучкового камбия и первыми сосудами вторичной ксилемы.

Вторичное строение

С особенностями вторичного строения взрослого корня удобнее ознакомиться на поперечных срезах корней толщиной 2,5—5 мм (рис. 73).

При изучении препарата в центре среза следует прежде всего отыскать первичную ксилему. Она представлена четырьмя, изредка тремя или пятью короткими радиальными цепочками узкопросветных мелких сосудов, сходящихся к одному более широкому сосуду мета-ксилемы.

Между лучами первичной ксилемы находятся четыре или три — пять крупных открытых коллатеральных про-

водящих пучков камбиального происхождения. Большую часть сечения каждого пучка занимает вторичная ксилема, состоящая из широкопросветных сосудов, волокон и мелких клеток паренхимы.

На срезах из материала, собранного в конце вегетационного периода, внутри крупных сосудов можно обнаружить пузыревидные образования, частично или полно-

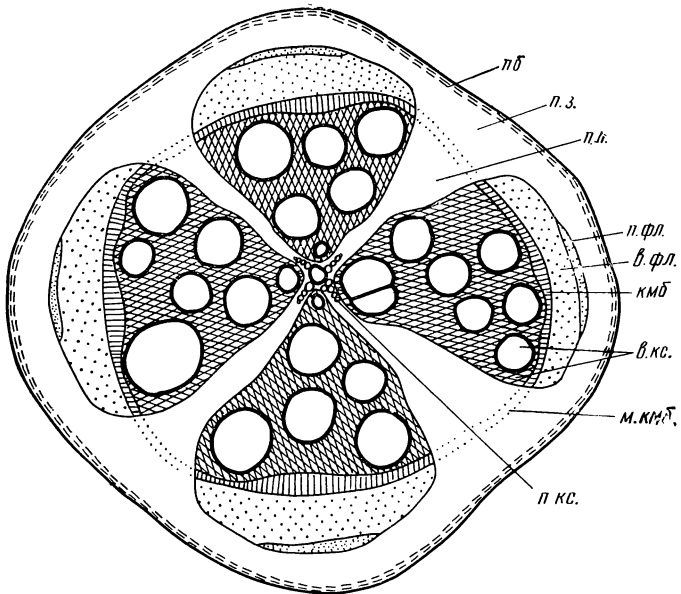


Рис. 73. Поперечный срез вторично утолщенного корня тыквы:

пб — пробка, п. з. — паренхимная зона, п. л. — первичный луч, п. фл. — первичная флоэма, в. фл. — вторичная флоэма, к.м.б. — камбий, в. кс. — вторичная ксилема, п. к.с. — первичная ксилема, м. к.м.б. — межпучковый камбий

стью заполняющие их просвет. Это тиллы, возникающие в результате вставания паренхимных клеток в расположенный рядом с ними сосуд. Оболочки их иногда тонкие, иногда утолщенные, одревесневшие, с многочисленными порами. Заполненный тиллами сосуд утрачивает проводящую функцию.

Снаружи элементы вторичной ксилемы огибает камбиальная зона, имеющая слегка волнистые очертания. Она представляет собой широкий слой прозрачных мел-

ких узких таблитчатых клеток, расположенных правильными радиальными рядами. К периферии от камбия в пучке находится вторичная флоэма, состоящая из широкопросветных ситовидных трубок с простыми горизонтальными ситовидными пластинками, сопровождающих клеток и паренхимы. Первичная флоэма оттеснена к периферии пучка, деформирована и вследствие ранней облитерации (сдавливания) ситовидных трубок плохо различима.

От элементов протоксилемы, несколько изгибаясь между проводящими пучками, расходятся светлые, расширяющиеся к периферии первичные лучи. Они состоят из крупных удлиненных в радиальном направлении тонкостенных клеток, образованных межпучковым камбием. Межпучковый камбий у корней со вторичным строением не всегда заметен.

С поверхности корень покрыт перидермой. На тонком участке среза старого корня в перидерме можно различить несколько наружных слоев сплюснутых пустых клеток пробки с бурыми стенками. Под пробкой находится слой узких клеток феллогена, заполненных мелкозернистой цитоплазмой, и феллодерма. Крупные клетки внутренних слоев феллодермы вместе с производными перицикла, возникшими еще до начала деятельности пробкового камбия, составляют паренхимную зону, окружающую снаружи проводящие пучки и лучи.

Корень вторичного строения всегда можно отличить от стебля по следующим признакам: 1) первичная ксилема экзархная, ее элементы располагаются в центре корня радиальными тяжами, типичной сердцевины нет; 2) промежутки между тяжами первичной ксилемы заняты вторичной ксилемой; 3) первичные лучи внутренними концами упираются в проводящие элементы первичной ксилемы; 4) первичной коры в корнях двудольных растений, имеющих вторичное утолщение, обычно нет.

У тыквы нередко встречаются корни не с тремя — пятью проводящими пучками, а с большим числом. Центральную часть таких корней составляют тонкостенные клетки. По строению эти корни кажутся сходными со стеблем, однако у основания первичных лучей между пучками вторичных проводящих тканей при внимательном рассмотрении всегда можно обнаружить участки экзархной первичной ксилемы, которая характерна только для корня (в стебле первичная ксилема эндархная).

Задание. При малом увеличении зарисовать схему строения корня, отметив: а) первичную и вторичную ксилему; б) пучковый камбий; в) вторичную и облитерированную первичную флоэму; г) лучи; д) периферическую паренхимную зону, окружающую проводящие пучки; е) пробку.

* * *

Вторичное строение можно изучать также на корнях русских бобов (*Faba vulgaris* Moench.) или фасоли (*Phaseolus vulgaris* L.). Корни этих растений отличаются от корней тыквы присутствием в первичной флоэме, непосредственно под перициклом, механических элементов — волокон — и небольшого участка тонкостенных клеток в центре.

Корень лютика ползучего (*Ranunculus repens* L.)

Активная деятельность камбия, вследствие которой в корне образуется большое количество вторичных тканей, наблюдается не у всех травянистых двудольных растений. Очень слабое вторичное утолщение корней характерно для многих травянистых представителей семейства лютиковых, в том числе лютика ползучего.

На поперечных срезах корня, обработанных раствором иода в водном растворе иодистого калия, а затем флороглюцином и соляной кислотой, можно видеть широкую первичную кору и узкий центральный цилиндр (рис. 74).

В центре корня четыре-пятью радиальными тяжами расположены элементы первичной ксилемы, чередующиеся с группами клеток флоэмы (рис. 74, А). С внутренней стороны каждый участок флоэмы огибают доходящие до перицикла дуги камбия, образовавшие небольшое число элементов вторичных проводящих тканей.

Вторичная флоэма содержит ситовидные трубки с простыми ситовидными пластинками и сопровождающие клетки, вторичная ксилема — пористые сосуды и паренхиму.

Перицикл представлен одним рядом крупных тонкостенных паренхимных клеток. Делясь тангентальными перегородками, клетки перицикла, расположенные против элементов протоксилемы, образуют клетки межпуч-

кового камбия, дающего начало коротким и широким паренхимным лучам (рис. 74, Б).

Центральный цилиндр окружен однослойной эндодермой из слегка вытянутых в тангентальном направлении клеток с утолщенными одревесневшими вторичными оболочками. Против лучей первичной ксилемы в эндодерме находятся пропускные клетки с пятнами Каспари. Так

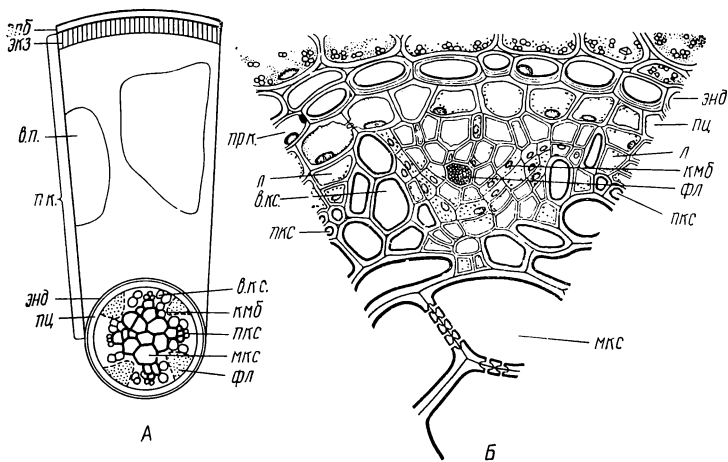


Рис. 74. Строение корня лютика ползучего. А — схема строения; Б — сектор центрального цилиндра корня лютика при большом увеличении (поперечный срез):

эпб — эпиблема, экз — экзодерма, в. п. — воздухоносная полость, п. к. — первичная кора, энд — эндодерма, п.к. — перикцикл, в. к.с. — вторичная ксилема, к.м.б. — камбий, п.к.с. — протоксилема, м.к.с. — метаксилема, ф.л. — флоэма, пр. к. — пропускная клетка, л — луч паренхимы

как вторичное утолщение незначительно, первичная кора сохраняется без заметных изменений. Наружные и внутренние слои ее состоят из довольно плотно сомкнутых клеток с утолщенными целлюлозными оболочками. В этих клетках можно видеть крупные ядра и зерна запасного крахмала. В некоторых клетках встречаются кристаллы оксалата кальция. В средней части коры расположены крупные воздухоносные полости рексигенного происхождения, т. е. возникшие вследствие разрывов клеток. Наличие полостей объясняется повышенной влажностью естественного местообитания лютика.

Перидермы нет. Функцию защитной периферической ткани выполняют однослойная экзодерма из сравнительно тонкостенных клеток и остатки отмершей эпиблемы.

Задание. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения корня, отметив первичные флоэму и ксилему, участки вторичной ксилемы, короткие паренхимные лучи, перицикл, эндодерму, широкую первичную кору с воздухоносными полостями, экзодерму.

КОРЕНЬ МНОГОЛЕТНИХ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

В многолетних корнях древесных растений камбий функционирует в течение ряда лет, образуя, так же как в стебле, кольца прироста древесины и луба. По сравнению со стеблем в корне луб развит сильнее, лубо-древесинные лучи, как правило, шире, границы колец прироста в древесине выражены менее четко, сосуды и трахеиды в поперечном сечении крупнее, механических элементов относительно мало, поэтому древесина корня более легкая. Как и в лубе, в ней много запасящей паренхимы. В старом корне нередко возникает корка.

Корень сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

Поперечные срезы, сделанные с фиксированных спиртом корней толщиной 2—3 мм, обрабатывают или только раствором иода в водном растворе иодистого калия, или вслед за этим проводят реакцию на одревеснение с помощью флороглюцина и соляной кислоты, после чего их заключают в глицерин.

В центре корня (рис. 75) располагается цепочка трахеид обычно диархной первичной ксилемы (первичной древесины); на концах ее находятся трахеиды протоксилемы. В состав первичной ксилемы входят также окружающие трахеиды мелкие крахмалоносные паренхимные клетки, граничащие с вторичной ксилемой (вторичной древесиной). Против трахеид протоксилемы находятся два первичных смоляных канала перициклического происхождения. Паренхимные обкладки этих каналов соединяются с паренхимой первичной ксилемы.

Вторичная древесина имеет отчетливо выраженные, часто эксцентрические кольца прироста. Трахеиды широкопросветные, сравнительно тонкостенные, в очертании округло-многоугольные, составляют правиль-

ные радиальные ряды. Крупные окаймленные поры находятся преимущественно на радиальных, реже на тангентальных стенках трахеид. Часто они располагаются не в один ряд, как в трахеидах стебля (см. рис. 49), а в два, иногда в три ряда. Кольцо прироста ограничено одним-двумя слоями более толстостенных поздних трахеид, сжатых в радиальном направлении. Эти трахеиды вы-

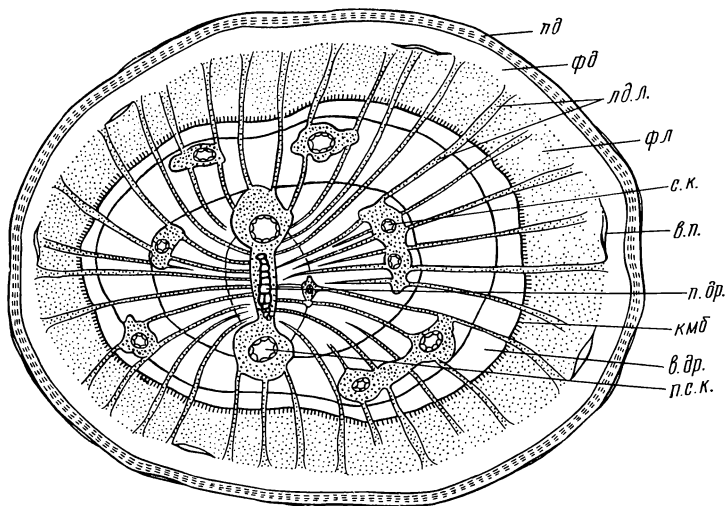


Рис. 75. Схема поперечного среза корня сосны:

пд — перидерма, *фд* — феллодерма, *л. д. л.* — лубо-древесинный луч, *фл* — флоэма (вторичный луб), *с. к.* — смоляной канал, *в. п.* — воздухоносная полость, *п. др.* — первичная древесина, *к. м. б.* — камбий, *в. др.* — вторичная древесина, *п. с. к.* — первичный смоляной канал

полняют главным образом механическую функцию. Пору на их стенках немного.

Близ внешних границ годовичных колец в древесине видны крупные перерезанные поперек вертикальные смоляные каналы. Они могут быть одиночными, сдвоенными или, реже, собранными в короткие тангентальные группы. Изнутри смоляные каналы выстланы тонкостенными эпителиальными клетками и окружены мощными паренхимными обкладками. Трахеиды, утратившие водопроводящую функцию, заполнены небольшими каплями смолы. Древесина отделена от вторичной флоэмы, или вторичного луба, камбиальной зоной из нескольких слоев таблитчатых клеток.

Проводящая зона луба, примыкающая к камбию, сложена ситовидными клетками, расположенными правильными радиальными рядами, клетками лучевой и тяжелой крупноклеточной паренхимы, составляющей однорядные тангентальные полосы.

Ситовидные клетки в очертании почти прямоугольные, ситовидные участки располагаются на их радиальных стенках в один-два, реже три-четыре ряда. В некоторых ситовидных клетках иногда видны ядра. Между ситовидными элементами встречаются мелкие клетки с содержимым, более узкопросветные, чем клетки обычной тяжелой лубяной паренхимы. Полости клеток лубяной паренхимы заполнены крахмальными зернами, а также мелкими каплями жира и смолы, которые розовеют после обработки среза спиртовым раствором судана IV. Некоторые клетки, более удаленные от камбия, содержат одиночные призматические кристаллы оксалата кальция. В лубяной паренхиме много дубильных веществ. Их можно выявить реакцией с водным раствором хлорного железа, от которого дубильные вещества чернеют.

Непроводящая зона, составляющая наружную часть луба, несет следы возрастных изменений: многие элементы сдавлены, ситовидные клетки облитерированы. В этой части луба видны крупные воздухоносные полости рексигенного происхождения (возникающие в результате разрыва клеток). Нередко в ней можно обнаружить перерезанные смоломестилища (см. с. 140).

Вторичная древесина, камбиальная зона и вторичный луб пересечены многочисленными, обычно одно-двухрядными лубо-древесинными лучами, веерообразно расходящимися от первичной ксилемы. Лучи, содержащие горизонтальные смоляные каналы, более широкие. В лучах хорошо развита паренхима, запасаящая крахмал. В лубяном луче клетки, граничащие с ситовидными элементами (так называемые «белковые» клетки, см. с. 142), имеют на радиальных стенках мелкие ситовидные участки.

Периферическая часть непроводящей зоны луба разрастается в тангентальном направлении вследствие дилатации лубяной, а частично и лучевой паренхимы.

Снаружи от луба расположены три-четыре слоя крупных крахмалоносных клеток феллодермы. На периферии корня находится темно-бурая пробка. Она состоит из

трех типов клеток (см. рис. 55): 1) клеток с тонкими опробковевшими стенками и мелкозернистым содержимым, 2) пустых прозрачных клеток с очень тонкими, слегка извилистыми радиальными стенками («губчатая» пробка) и 3) клеток-феллоидов с сильно утолщенными слоистыми одревесневшими стенками, имеющими многочисленные поровые каналы («каменистая» пробка).

Задание. Зарисовать схему строения поперечного среза корня, отметив пробку, периферическую паренхимную зону, вторичный луб (флоэму), лубо-древесинные лучи, камбий, вторичную древесину с кольцами прироста и смоляными каналами, первичную диархную ксилему (древесину), два первичных смоляных канала.

Корень ольхи серой (*Alnus incana* (L.) Moench)

С корней толщиной 2—3 мм делают поперечные, по возможности полные срезы, обрабатывают их раствором иода в водном растворе иодистого калия и проводят реакцию на одревеснение с помощью флороглюцина и соляной кислоты. Для обнаружения дубильных веществ некоторые срезы можно обработать раствором хлорного железа. Срезы рассматривают в глицерине.

На периферии среза (рис. 76) при малом увеличении микроскопа легко различима многослойная темно-бурая пробка, состоящая из тонкостенных клеток. Под ней расположены феллоген и многорядная зона из крупных живых клеток феллодермы, несколько напоминающая утраченную паренхимную первичную кору. Клетки вытянуты в тангентальном направлении, некоторые из них разделены радиальными перегородками. В клетках много дубильных веществ, крахмальных зерен, часто встречаются одиночные кристаллы и друзы оксалата кальция.

За паренхимной феллодермой широким кольцом располагается вторичный луб, пересеченный несколькими, чаще всего пятью, 3—8-рядными первичными и многочисленными 1—2-рядными вторичными лучами.

В периферической части луба четко выделяется узкий слой из одревесневших каменистых клеток и единичных, тоже одревесневших волокон, принадлежащих протофлоэме. Клеточные полости волокон очень малы.

Вторичный луб состоит в основном из тяжевой и лучевой паренхимы; ситовидных трубок в нем сравнительно немного. Они располагаются радиальными рядами и отличаются от других элементов луба более крупными размерами. На поперечных срезах иногда можно видеть окончания двух соседних по вертикали члеников

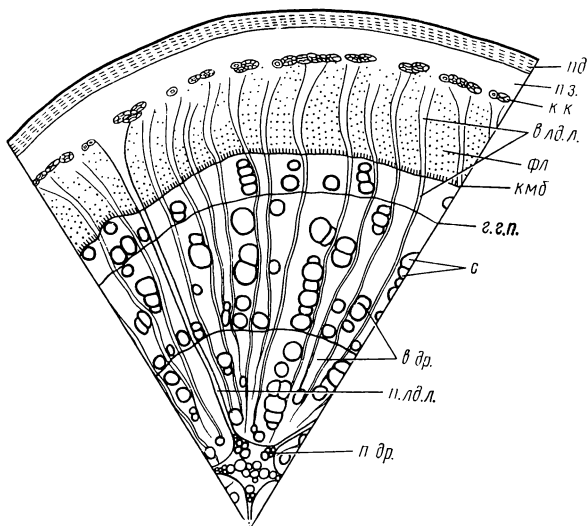


Рис. 76. Схема строения многолетнего корня ольхи:
п. д. — перидерма, *п. з.* — паренхимная зона (феллодерма),
к. к. — каменистая клетка, *в. лд. л.* — вторичный лубо-древесинный луч, *ф. л.* — флоэма (вторичный луб), *к. м. б.* — камбий,
г. г. п. — граница годичного прироста, *с* — сосуды, *п. лд. л.* — первичный лубо-древесинный луч, *п. др.* — первичная древесина, *в. др.* — вторичная древесина

ситовидных трубок с несколькими перерезанными поперек ситовидными участками. Ситовидные пластинки у ольхи сложные, расположены косо к продольной оси ситовидной трубки (см. с. 155). Рядом с ситовидными трубками находятся мелкие сопровождающие клетки с густой цитоплазмой. Клетки лубяной паренхимы содержат крахмал, капли жира, дубильные вещества; иногда некоторые из них имеют кристаллы оксалата кальция. Во вторичном лубе волокон нет, но иногда встречаются каменистые клетки.

Луб отделен от древесины камбиальной зоной.

Вторичная древесина рассеянососудистая, со слабо выраженными границами колец прироста. Сосуды в поперечном сечении округло-многоугольные, одиночные или чаще по два — семь в радиальных цепочках, стенки их несут многочисленные окаймленные поры. На срезах иногда хорошо видны участки перерезанных поперек лестничных перфораций (см. с. 155). Некоторые сосуды закупорены желтовато-бурым мелкозернистым веществом. Немногочисленные пористые трахеиды трудно отличимы от мелких сосудов. Либриформ развит довольно слабо. Его волокна отличаются от других элементов древесины небольшими размерами поперечного сечения, а также гладкими, более утолщенными стенками. Древесинная паренхима обильная, диффузная, скудно вазисентрическая или в коротких тангентальных цепочках (метатрахеальная). В клетках ее откладывается крахмал или капли масла. Древесинные лучи узкие, состоят из вытянутых в радиальном направлении паренхимных клеток со слабо одревесневшими стенками.

Первичная древесина (ксилема) обычно пентархная (пятилучевая). Трахеальные элементы первичной древесины собраны в небольшие группы, в очертании треугольные, от вершин которых начинаются первичные лучи. Центральная часть корня занята клетками с утолщенными одревесневшими стенками. Они выполняют механическую функцию и участвуют в отложении запаса питательных веществ.

Задание. Зарисовать схему строения корня, отметив перидерму, луб, первичные и вторичные (лубо-древесинные) лучи, камбиальную зону, вторичную древесину с годичными кольцами, первичную пятилучевую древесину.

СТРОЕНИЕ «КОРНЕПЛОДОВ»

Наряду с функциями поглощения и проведения корни выполняют функцию запаса питательных веществ, которые иногда накапливаются в очень больших количествах. Таковы корни некоторых двулетних двудольных растений (морковь, петрушка, репа, редька, свекла и др.), образующие корнеплоды.

В состав корнеплода кроме корня входит подсемядольное колено (гипокотиль), а также морфологически нижняя часть побега. У разных «корнеплодов» эти органы развиты и утолщены в разной степени. Так, у мор-

кови, петрушки, некоторых сортов редьки и сахарной свеклы большая часть «корнеплода» образована главным корнем; у репы, столовых сортов свеклы и других — основанием стебля и гипокотилем, а собственно корень представляет собой лишь самую нижнюю часть «корнеплода», несущую боковые корни.

Запасные вещества, отложенные в «корнеплоде» в первый год жизни растения, на следующий год расходуются на развитие цветоносных побегов, плодов и семян.

Питательные вещества накапливаются в живых паренхимных клетках с тонкими неодревесневшими стенками. Клетки богаты клеточным соком, поэтому корнеплоды всегда сочные.

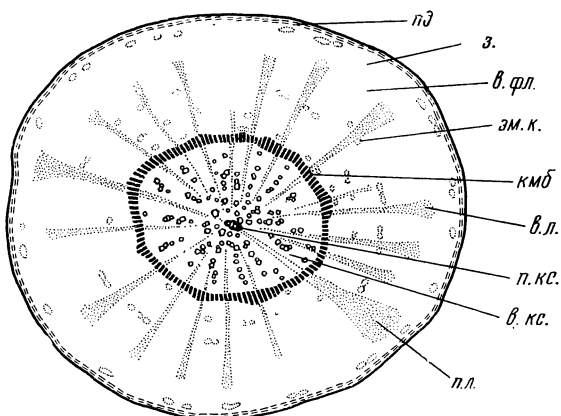
Вещества могут откладываться: 1) преимущественно в древесинной (ксилемной) паренхиме (редька, репа и другие крестоцветные); 2) в древесинной и особенно в лубяной (флоэмной) паренхиме (морковь, петрушка и другие зонтичные) 3) в паренхиме, образованной деятельностью нескольких добавочных камбиев (свекла).

Для изучения особенностей вторичного утолщения можно использовать корни толщиной от 2 до 5 мм. Поперечные срезы последовательно обрабатывают раствором иода в водном растворе иодистого калия, флороглюцином, соляной кислотой и рассматривают при малом и большом увеличении микроскопа.

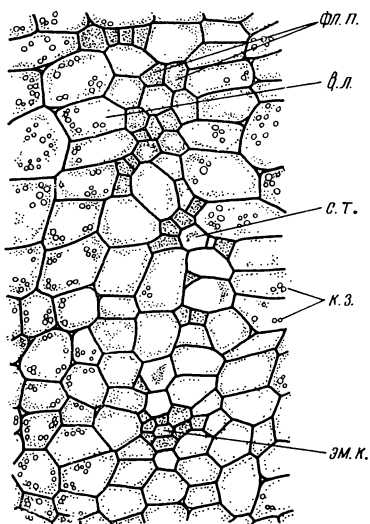
Корень моркови (*Daucus sativus* (Hoffm.) Roehl.)

На поперечном срезе, еще не обработанном реактивами, хорошо различимы две зоны: внутренняя, довольно узкая, светло-желтая (вторичная ксилема) и наружная — более широкая, оранжевая (вторичная флоэма). Во флоэме сосредоточена основная масса крахмала, растворимых сахаров и других питательных веществ. Оранжевый цвет обусловлен присутствием в ее клетках хромопластов с кристаллами каротина. Флоэма и ксилема разделены светлой камбиальной зоной, которая часто разрывается, и проводящие ткани отделяются одна от другой.

На срезе, обработанном флороглюцином и соляной кислотой, уже при малом увеличении микроскопа можно обнаружить два очень коротких, узких, обычно сходящихся в центре корня тяжа трахеальных элементов первичной ксилемы, окрасившихся в красный цвет.



А



Б

Рис. 77. Корень моркови. А — схема строения корня; Б — участок вторичной флоэмы при большом увеличении:

пд — перидерма, *п. з.* — паренхимная зона, *в. фл.* — вторичная флоэма, *эм. к.* — эфирномасляные каналы, *кмб* — камбий, *в. л.* — вторичный луч, *п. кс.* — первичная ксилема, *в. кс.* — вторичная ксилема, *п. л.* — первичный луч, *фл. п.* — флоэмная паренхима, *с. т.* — ситовидная трубка, *к. з.* — крахмальные зерна

От наружных концов каждого из тяжей этой диархной ксилемы к периферии среза отходят крупноклеточные первичные лучи. Между ними, по обе стороны от первичной ксилемы, находится вторичная ксилема, пересеченная многочисленными вторичными лучами (рис. 77). Основная масса ксилемы состоит из тонкостенных паренхимных клеток. Сосудов в корне моркови немного. Они резко выделяются на общем фоне бесцветной паренхимы, так как имеют утолщенные одревесневшие стенки. Сосуды расположены поодиночке или собраны по три — семь в группы. Во внутренних, наиболее старых участках вторичной ксилемы они составляют прерывистые радиальные полосы. Паренхимные клетки периодически делятся в разных направлениях, поэтому в толстых корнях все элементы сильно смещены.

Камбиальная зона обычно широкая, клетки ее мелкие, сжатые в радиальном направлении.

Флоэма состоит главным образом из паренхимных элементов. Среди них находятся небольшие группы ситовидных трубок с сопровождающими клетками и сизогенные эфирномасляные каналы. На срезе хорошо заметны лучи из очень крупных клеток. Периодические деления паренхимных клеток обуславливают значительное разрастание флоэмы в толщину. Наружная часть флоэмы граничит с зоной из нескольких (6—7) рядов крупных паренхимных клеток, возникших, вероятно, вследствие делений клеток феллодермы. В этой зоне видны эфирномасляные каналы. Корень покрыт тонким слоем пробки.

* * *

Корень моркови можно заменить корнем петрушки (*Petroselinum sativum* Hoffm.), имеющим сходное строение. Отличие состоит в том, что окружающая флоэму зона паренхимы с крупными эфирномасляными каналами у петрушки более широкая, хромопластов в клетках нет.

Корень редьки (*Raphanus sativus* L.)

В отличие от моркови утолщение корня редьки происходит главным образом за счет сильного разрастания вторичной ксилемы. Вторичная флоэма по сравнению с мощной ксилемой развита весьма слабо.

В центре поперечного среза корня (рис. 78) находятся мелкие сосуды диархной первичной ксилемы, составляющие короткую веретеновидную цепочку. От каждого ее конца, пересекая в радиальном направлении центральный цилиндр, отходит по одному широкому первичному паренхимному лучу.

Запасающая ткань корня представлена вторичной ксилемой, основная масса которой сложена тонкостенными клетками тяжевой и лучевой паренхимы; клетки ее содержат крахмал и богаты клеточным соком. Не-

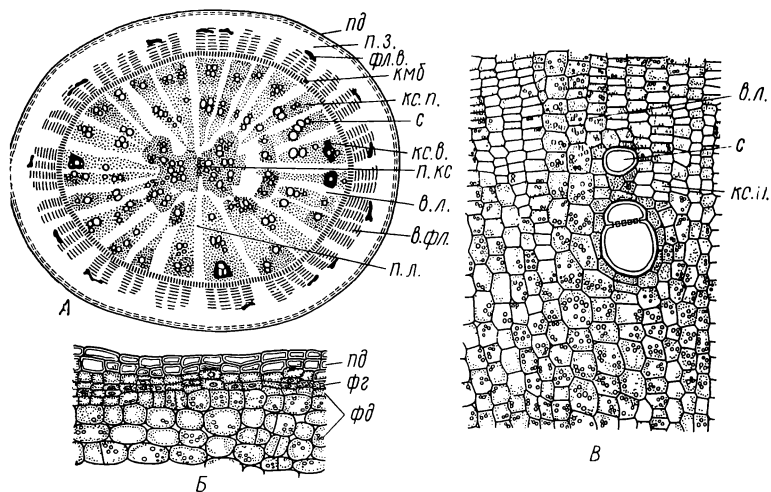


Рис. 78. Корень редьки. А — схема строения корня; Б — периферическая часть; В — вторичная ксилема на поперечном срезе корня при большом увеличении:

п. з. — паренхимная зона, *фл. в.* — флоэмные волокна, *кмб* — камбий, *кс. п.* — ксилемная паренхима, *с* — сосуд, *кс. в.* — ксилемные волокна, *п. кс.* — первичная ксилема, *в. л.* — вторичный луч, *п. л.* — первичный луч, *пд* — перидерма, *фг* — феллоген, *фд* — феллодерма, *в. фл.* — вторичная флоэма

многочисленные широкопросветные сосуды собраны по два — шесть в короткие радиальные цепочки, расширяющиеся к периферии. Вблизи камбия сосуды обычно окружены небольшим числом механических элементов со слабоутолщенными, иногда одревесневшими стенками.

Камбиальная зона состоит из мелких таблитчатых клеток с густым цитоплазматическим содержимым. Снаружи она окружена узким кольцом вторичной флоэмы, в которой, как и в ксилеме, заметны широ-

кие вторичные лучи. Вытянутые в радиальном направлении группы ситовидных трубок с сопровождающими клетками окружены паренхимой. К концу вегетации во вторичной флоэме выявляются тяжи коротких волокон. Их слабоутолщенные одревесневшие стенки имеют немногочисленные простые поры. Вокруг флоэмы расположен тонкий слой паренхимных клеток — производных перидермы и феллодермы. Корень покрыт бурой пробкой.

Задание. 1. Зарисовать схему строения корня, отметив диархную первичную ксилему; мощно развитую вторичную ксилему с группами сосудов, обильной паренхимой и широкими лучами; камбиальную зону; вторичную флоэму, окруженную слоем паренхимных клеток; пробку.

2. При большом увеличении зарисовать участок вторичной ксилемы.

Корень свеклы (*Beta vulgaris* L.)

На поперечном срезе корня обращают на себя внимание чередующиеся концентрические кольца более или менее интенсивно окрашенных тканей (рис. 79, А).

Начальные стадии утолщения корня свеклы сходны с утолщением корней моркови и редьки, но в дальнейшем его разрастание в толщину происходит своеобразно.

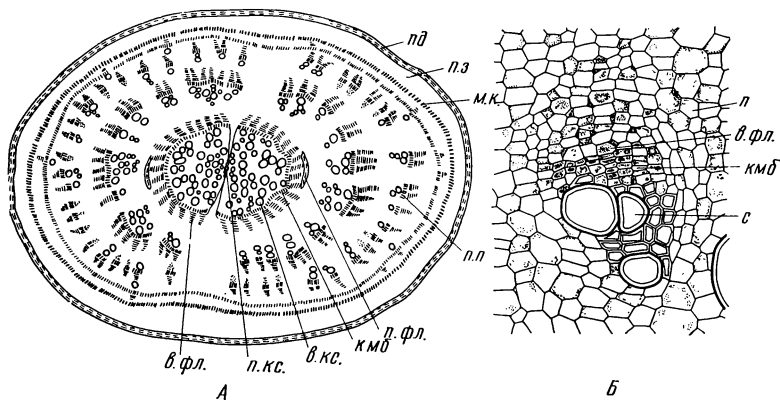


Рис. 79. Корень свеклы. А — схема поперечного среза; Б — часть кольца пучков при большом увеличении:

пд — перидерма, *п. з.* — паренхимная зона, *м. к.* — меристематическое кольцо, *п. п.* — проводящий пучок, *п. фл.* — первичная флоэма, *кмб* — камбий, *в. кс.* — вторичная ксилема, *п. кс.* — первичная ксилема, *в. фл.* — вторичная флоэма, *п* — паренхима, *с* — сосуд

Корень проростка в фазе семядольных листьев имеет первичное строение. Радиальный проводящий пучок с диархной первичной ксилемой окружен однослойным перициклом. С появлением у растения первого настоящего листа начинает функционировать камбий, заложившийся между первичными ксилемой и флоэмой. В результате его деятельности на 12—15-й день жизни сеянца в центре корня по обеим сторонам от первичной ксилемы образуется по одному пучку, состоящему из вторичных ксилемы и флоэмы. Сильно облитерированная к этому времени первичная флоэма оттесняется к периферии. Вторичная ксилема состоит из сосудов с одревесневшими стенками и небольшого числа паренхимных клеток. Между пучками вторичных тканей проходят широкие лучи. Деятельность этого первичного камбия вскоре заканчивается и дальнейшее утолщение корня продолжается за счет добавочных камбиев, возникающих последовательно один за другим при непосредственном участии перицикла и его производных.

Паренхимные клетки перицикла, делясь преимущественно тангентальными перегородками, образуют многослойную меристематическую ткань, которая на поперечном срезе расположена кольцом. В периферической части этого кольца закладывается феллоген, клетки средней части дифференцируются в паренхимные элементы, а из внутреннего ряда клеток формируется первый добавочный камбий, образующий новую зону меристематических клеток. Наружный ряд клеток этой зоны в дальнейшем будет функционировать в качестве второго добавочного камбия. Внутренние клетки меристематической зоны, делясь, откладывают наружу тонкостенные клетки паренхимы и небольшие группы клеток вторичной флоэмы, внутрь — крупные клетки паренхимы и непосредственно под участками флоэмы — элементы ксилемы.

Таким образом, в результате деятельности первого добавочного камбия возникает широкое кольцо паренхимной ткани с погруженными в нее мелкими коллатеральными пучками. Флоэма состоит из нескольких сиговидных трубок с сопровождающими клетками и клеток паренхимы, ксилема — из небольшого числа пористых сосудов, окруженных механическими элементами, и ксилемной паренхимы (рис. 79, Б).

Вскоре начинают делиться клетки второго добавочного камбия, образуя следующую меристематическую зону. Наружные клетки ее дифференцируются в третий добавочный камбий, а внутренние формируют второе кольцо проводящих пучков и межпучковую паренхиму. Третий добавочный камбий в свою очередь участвует в образовании четвертого добавочного камбия и третьего кольца проводящих пучков и т. д.

Деятельностью добавочных камбиев объясняется наличие на поперечном срезе корня нескольких (8 и более) концентрических колец, состоящих из мелких проводящих пучков и обильной паренхимы, в тонкостенных клетках которой накапливаются сахара и другие питательные вещества. У столовых сортов свеклы в паренхимных клетках много антоциана. Чем более удалены добавочные камбии от центра корня, тем слабее их деятельность. Поэтому ширина концентрических колец, число и размеры проводящих пучков уменьшаются к периферии среза. Самые молодые наружные кольца могут быть представлены лишь узкими слоями слабо дифференцированных или даже меристематических клеток.

Интенсивность вторичного утолщения корня свеклы тесно связана с развитием листового аппарата. Установлено, что число концентрических слоев зависит от числа листьев в прикорневой розетке.

Деятельность добавочных камбиев заканчивается рано, и дальнейшее утолщение корня происходит за счет деления и разрастания паренхимных клеток.

Снаружи корня находится тонкий слой мелкоклеточной паренхимной ткани, окруженной темно-бурой пробкой.

Задание. 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения корня, отметив на ней дихархную первичную ксилему, первичные лучи, вторичные флоэму и ксилему, образованные деятельностью обычного камбия, и концентрические кольца паренхимной ткани с погруженными в нее мелкими проводящими пучками, отложенные добавочными камбиями, недифференцированные меристематические клетки периферических колец и пробку.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать участок паренхимной ткани с проводящим пучком, образованным добавочным камбием.

ЛИСТ

Типичный лист представляет собой пластинчатый орган растения, имеющий дорзовентральное строение: в нем различают верхнюю (брюшную) и нижнюю (спинную) стороны. Обычно лист состоит из пластинки и черешка.

Лист закладывается на верхушке побега под конусом нарастания в виде бокового выроста, из верхней части которого впоследствии развивается пластинка, а из нижней — основание листа. Затем путем интеркалярного (вставочного) роста между основанием и пластинкой развивается черешок.

В листе совершается процесс фотосинтеза, т. е. превращение неорганических веществ (углекислого газа и воды) в органические при обязательном участии световой энергии. В природе источником энергии служат солнечные лучи. Продукты фотосинтеза — углеводы — перемещаются из листа в другие органы растения. Лист осуществляет также испарение воды — транспирацию и газообмен с окружающей средой.

В соответствии с выполняемыми функциями в листе представлены следующие ткани: ассимиляционная, в клетках которой происходит процесс фотосинтеза, покровная, регулирующая испарение воды и газообмен, проводящие и механические. Нередко встречаются идиобласты (одиочные клетки или группы клеток), механические или участвующие в отложении минеральных соединений или специфических органических веществ: эфирных масел, дубильных веществ, смол, каучука и т. д.

Строение листовой пластинки фикуса каучуконосного (*Ficus elastica* Roxb.)

Для ознакомления со строением листа весьма удобны листья фикуса — вечнозеленого растения, широко распространенного в комнатной культуре. С его толстых кожистых листьев нетрудно получить хорошие срезы. Из листовой пластинки сначала вырезают параллельно боковым жилкам полоску 0,5—1 см шириной, затем ее складывают 3—4 раза поперек и делают срезы перпендикулярно боковым жилкам. Срезы кладут на предметное стекло в каплю воды. При малом увеличении

микроскопа косые и толстые срезы удаляют, остальные накрывают покровным стеклом.

С обеих сторон лист покрыт эпидермисом. Между верхним и нижним эпидермисом находится ассимиляционная ткань — мезофилл, клетки которого содержат многочисленные хлоропласты, обуславливающие зеленую окраску листа. В мезофилле расположены проводящие пучки с сопровождающей их механической тканью (рис. 80).

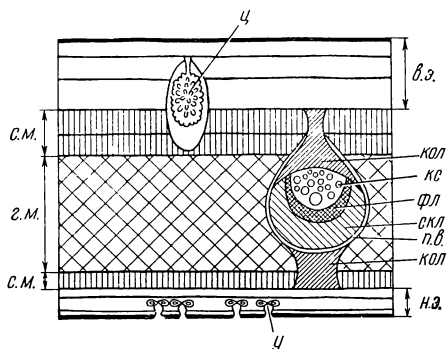


Рис. 80. Поперечный срез листа фикуса (схема):

в. э. — верхний эпидермис, **с. м.** — столбчатый мезофилл, **г. м.** — губчатый мезофилл, **н. э.** — нижний эпидермис, **ц** — цистолит, **кол** — колленхима, **кс** — ксилема, **фл** — флоэма, **скл** — склеренхима, **п. в.** — паренхимное влагалище, **у** — устьице

При большом увеличении микроскопа на верхней и нижней сторонах листа видны три слоя прозрачных клеток (рис. 81). Самый внешний слой состоит из мелких клеток с утолщенными наружными стенками, на поверхности которых хорошо заметна кутикула. Такое строение типично для кожицы, или эпидермиса. На нижней стороне листа в эпидермисе видны устьица, на верхней стороне их нет. Клетки второго и третьего слоев крупнее наружных клеток. Они имеют тонкие пористые стенки. Эти слои клеток, которые обычно принимают за гиподерму¹, возникают на ранней стадии развития листовой пластинки из клеток покровного

¹ Настоящая гиподерма возникает при делении клеток субэпидермального слоя.

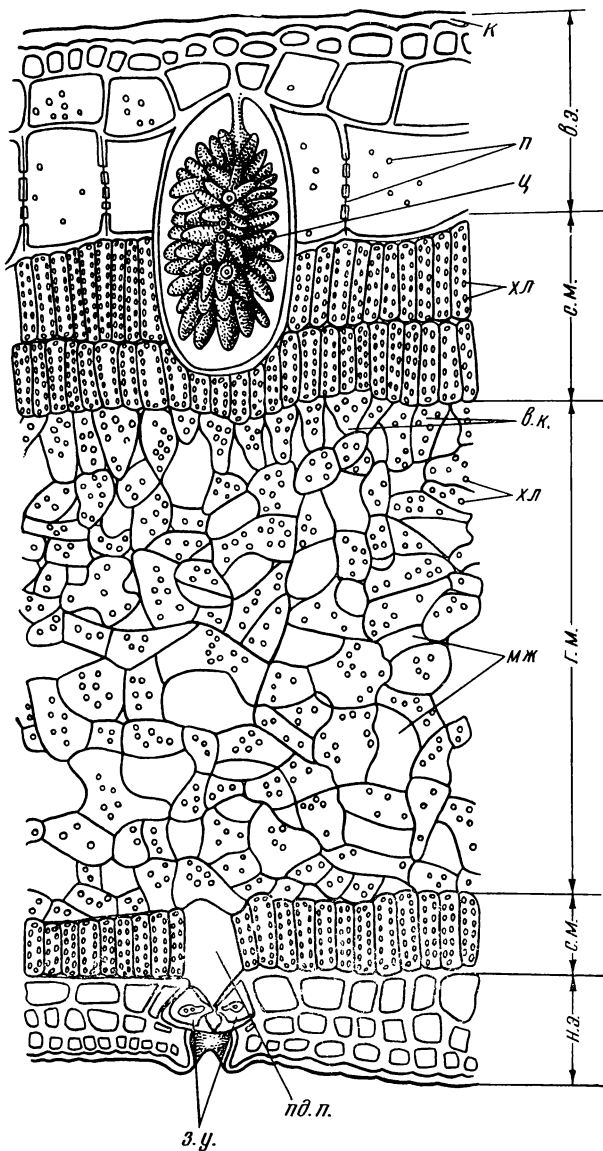


Рис. 81. Поперечный срез листа фикуса:

в. э. — верхний эпидермис, к — кутикула, п — поры, з. у. — замыкающие клетки устьица, с. м. — столбчатый мезофилл, х. л. — хлоропласты, в. к. — вазкулярный пучок, г. м. — губчатый мезофилл, м. ж. — межклетники, п. д. п. — подустыичная полость, н. э. — нижний эпидермис, в. к. — воронковидные клетки

слоя вследствие их делений тангентальными перегородками. Таким образом, в листе фикуса образуется трехслойный эпидермис. Внутренние слои эпидермальных клеток функционируют как водозапасающие. Они играют также роль фильтра, задерживающего тепловые лучи и предохраняющего тем самым ткани листа от перегревания. На верхней стороне, среди клеток внутреннего слоя, слегка вытянутых перпендикулярно поверхности листа, нередко встречаются очень крупные клетки (листоцисты) с гроздевидными образованиями — цистолитами (от греч. «китис» — пузырь, мешок и «литос» — камень). Цистолит представляет собой вросшую в полость клетки целлюлозную оболочку, инкрустированную углекислой известью. После проведения реакции на одревеснение цистолит приобретает вид смятого мешочка, так как углекислый кальций, взаимодействуя с соляной кислотой, переходит в водорастворимый хлористый кальций. На нижней стороне листа цистолитов нет, эпидермальные клетки более мелкие.

Под прозрачными клетками покровной ткани находится мезофилл, состоящий из узких цилиндрических, вытянутых перпендикулярно поверхности листа тонкостенных клеток с многочисленными хлоропластами. Такую ткань называют столбчатым мезофиллом, палисадной тканью, палисадной или столбчатой паренхимой. Между клетками столбчатого мезофилла имеются небольшие межклетники. В этом можно убедиться, сделав срез параллельно поверхности листа.

На верхней стороне листа клетки мезофилла обычно расположены в два ряда. К ним примыкают так называемые воронковидные клетки. Расширенным концом каждая из этих клеток соприкасается с несколькими клетками палисадной ткани. Воронковидные клетки отводят углеводы, выработанные столбчатым мезофиллом, в нижерасположенный губчатый мезофилл, а оттуда в проводящие ткани пучка. Губчатый мезофилл состоит из паренхимных клеток неправильной, часто лопастной формы. Между ними образуется система крупных межклетников. В клетках губчатой ткани хлоропластов меньше, чем в столбчатой, поэтому нижняя сторона листа светлее верхней. Под губчатым мезофиллом находится столбчатый мезофилл из одного ряда клеток более коротких, чем клетки на верхней стороне листа.

В листовой пластинке хорошо развита сеть закрытых коллатеральных проводящих пучков (см. рис. 80). Лишь в средней жилке многолетних листьев иногда встречается камбий.

Ксилема, состоящая в основном из элементов со спиральными утолщениями, в листе всегда обращена к морфологически верхней стороне. Входя в стебель, пучок дуговидно изгибается, поэтому в стебле ксилема занимает внутреннее, а флоэма — наружное положение. Ориентация проводящих тканей в пучке — надежный критерий для определения морфологически верхней и нижней сторон листа. Пучки разных порядков ветвления имеют разные размеры и строение. Наиболее крупные пучки, представляющие собой ответвления от средней жилки, состоят из хорошо развитых флоэмы и ксилемы. Флоэму огибает тяж склеренхимы в виде желоба, который на вертикальном срезе имеет подковообразные очертания. Склеренхима состоит из волокон с толстыми одревесневшими стенками. Пучки окружены влагалищем, или обкладкой, из бесцветных тонкостенных паренхимных клеток. Сверху и снизу к крупным проводящим пучкам примыкают группы клеток с одревесневшими, часто неравномерно утолщенными стенками. Эти клетки, сходные по внешнему виду с элементами колленхимы, вплотную подходят к эпидермису. По мере разветвления пучки становятся мельче. Сначала они теряют склеренхиму, затем паренхимное влагалище, флоэму и заканчиваются отдельными трахеидами. Мелкие пучки могут быть разрезаны вдоль или косо.

Задание. 1. Со среза, заключенного в воду, зарисовать при большом увеличении микроскопа верхний трехслойный эпидермис. Во внутреннем слое показать клетку с цистолитом.

2. После проведения реакции на одревеснение с флороглюцином и соляной кислотой при малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения листа, обратив внимание на трехслойный эпидермис, расположение столбчатого и губчатого мезофила, воронковидных клеток; в нижнем эпидермисе отметить устьица; показать закрытый коллатеральный проводящий пучок со склеренхимой, огибающей пучок со стороны флоэмы, паренхимным влагалищем и колленхимоподобной тканью, расположенной между пучком и эпидермисом.

3. При большом увеличении микроскопа зарисовать столбчатый мезофилл, воронковидные клетки и губчатый мезофилл.

* * *

Вместо фикуса можно использовать лист камелии японской (*Camellia japonica* L.). В листе камелии эпидермис однослойный, столбчатый мезофилл развит толь-

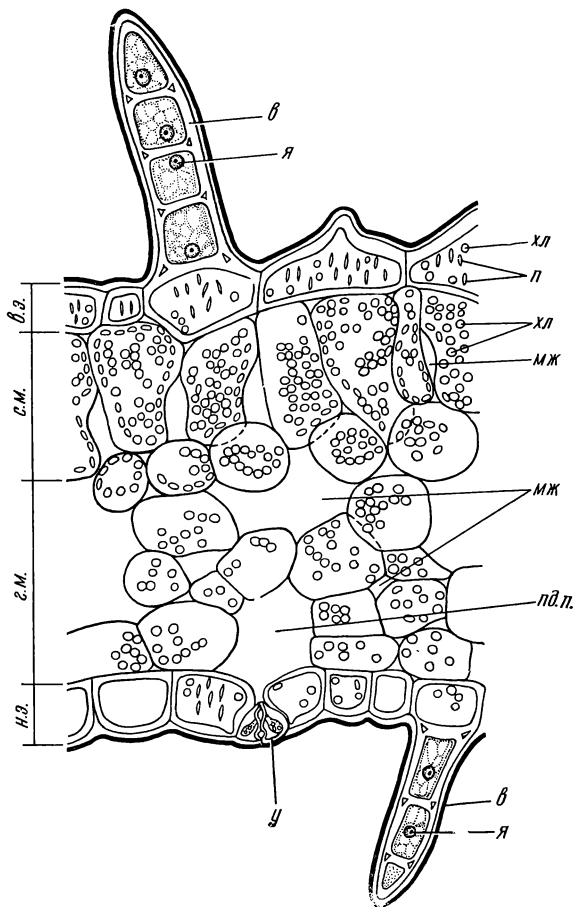


Рис. 82. Поперечный срез листа копытня:

в. э. — верхний эпидермис, л — поры, с. м. — столбчатый мезофилл, г. м. — губчатый мезофилл, н. э. — нижний эпидермис, у — устьице, пд. п. — подустьичная полость, в — волосок, я — ядро, хл — хлоропласты, мж — межклетник

ко на верхней стороне, некоторые клетки губчатого мезофилла содержат друзы оксалата кальция. В мезофилле встречаются крупные одревесневшие склереиды разной формы.

* * *

Дифференциация мезофилла на столбчатый и губчатый наблюдается в листьях растений, развивающихся в хороших условиях освещения. У растений тенистых местообитаний столбчатого мезофилла в листьях нет или он слабо развит. Для теневой структуры листа характерен мезофилл губчатого типа. Эпидермис состоит из крупных клеток, которые часто имеют хлоропласты. Кутикула обычно очень тонкая. Механические ткани развиты слабо.

Листья такого строения имеют копытень европейский (*Asarum europaeum* L., рис. 82), кислица обыкновенная (*Oxalis acetosella* L.), адокса мускусная (*Adoxa moschatellina* L.), широко распространенные в лесах средней полосы СССР.

Строение листа касатика германского (*Iris germanica* L.)

Мечевидный лист касатика (ириса) сложен вдоль средней жилки так, что морфологически верхняя сторона его обращена внутрь, а нижняя — наружу. Наверху края листовой пластинки срастаются, на остальном протяжении они свободны.

Поперечный срез обрабатывают раствором иода в водном растворе иодистого калия и при малом увеличении микроскопа прежде всего изучают анатомическую топографию листа.

В средней части среза листовая пластинка клиновидно вытянута и снабжена субэпидермальным тяжом механических элементов с одревесневшими стенками (рис. 83). Под эпидермисом расположен однородный мезофилл, состоящий из округлых тонкостенных паренхимных клеток, между которыми находятся многочисленные межклетники (рис. 84). Близ наружного (нижнего) эпидермиса клетки мезофилла мельче и богаче хлоропластами, чем клетки, расположенные на внутренней стороне листа. В толщу мезофилла погружены закрытые коллатеральные проводящие

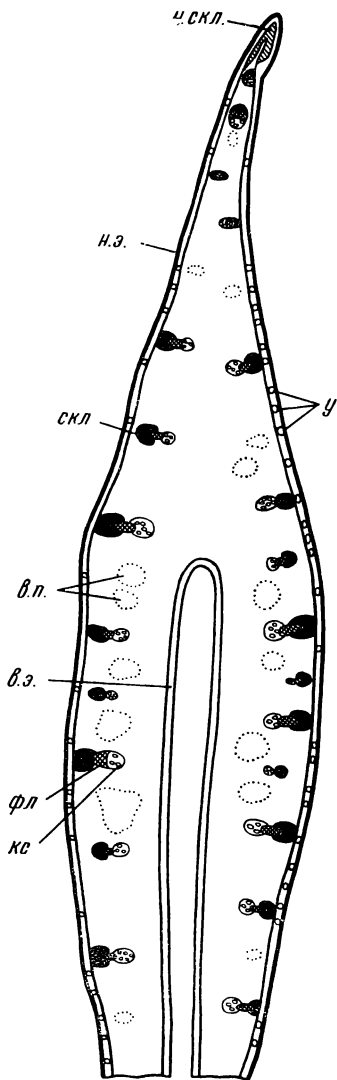


Рис. 83. Поперечный срез листа ириса:

н. э. — нижний эпидермис, в. э. — верхний эпидермис, н. скл. — неодревесневшая склеренхима, скл — склеренхима, фл — флоэма, кс — ксилема, в. п. — воздухоносные полости, у — устьица

пучки. Флоэма соприкасается с тяжом склеренхимы. В нижней части листа между пучками находятся крупные воздушные полости.

Ознакомившись с расположением тканей, следует при большом увеличении микроскопа подробно рассмотреть строение эпидермиса и устьичного аппарата.

На поперечном срезе листа клетки наружного (нижнего) эпидермиса имеют почти прямоугольные очертания (рис. 84). Внешние стенки клеток, покрытые кутикулой, значительно толще боковых и внутренних, в которых видны поры. Среди обычных клеток находятся устьица, слегка погруженные в глубь листа. На внутренней (верхней) стороне листа эпидермальные клетки более крупные, тонкостенные, без заметной кутикулы; устьиц нет.

Устьице состоит из двух овальных замыкающих клеток с хлоропластами. Между клетками находится межклетник — устьичная щель. Ее расширенную наружную часть называют передним двориком, а такую же расширенную внутреннюю — задним двориком. Он открывается в подустьичную полость. Внутренние стенки замыкающих клеток покрыты кутикулой. На поперечном срезе обычно

хорошо заметны две пары кутикулярных выростов — клювиков. Одна из них ограничивает снаружи передний дворик, другая расположена у входа в подустьичную полость. На материале, фиксированном спиртом, устьичная щель почти не видна, так как замыкающие клетки сомкнуты (устьице закрыто).

Стенки замыкающих клеток сильно утолщены. Лишь небольшая часть внутренней стенки, обращенная к

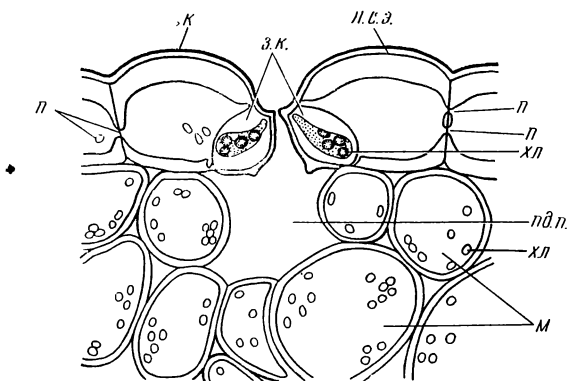


Рис. 84. Часть поперечного среза листа ириса:

з. к. — замыкающие клетки устьица, К — кутикула, н. с. э. — наружная стенка клетки эпидермиса, пд. п. — подустьичная полость, м — мезофилл, п — поры, хл — хлоропласты

переднему дворнику, а часть задней, примыкающей к другим клеткам эпидермиса, тонкие.

Строение эпидермиса и устьица можно рассмотреть также в плане. Для этого кожицу надрезают бритвой, осторожно сдирают ее с наружной стороны листа, кладут на предметное стекло в каплю воды или глицерина и накрывают покровным стеклом.

Клетки эпидермиса вытянуты по длине листа. Их боковые стенки несут многочисленные простые поры (рис. 85). Устьица расположены продольными рядами. Замыкающие клетки имеют очертания семени фасоли. Вогнутые, внутренние стенки, обращенные к устьичной щели, сильно утолщены, наружные, выпуклые стенки — тонкие. В замыкающих клетках обычно хорошо видны хлоропласты.

Устьица регулируют испарение воды (транспирацию) и газообмен с внешней средой.

При избытке воды в растении замыкающие клетки находятся в состоянии полного насыщения водой и име-

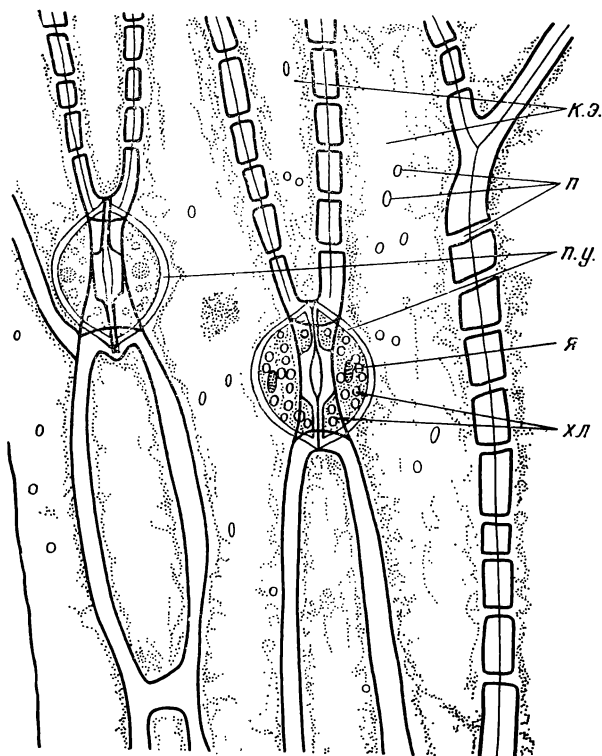


Рис. 85. Часть нижнего эпидермиса листа ириса
в плане:

к. э. — клетки эпидермиса, п. у. — погруженные устьица,
п — поры, я — ядро, хл — хлоропласты

ют максимальный объем. Тонкие наружные стенки клеток сильно растянуты, клетки в середине несколько изогнуты, устьичная щель широкая (устьице открыто). При недостатке воды объем замыкающих клеток уменьшается, наружные стенки сокращаются, клетки выпрямляются, сближаются, устьичная щель становится уже (устьице закрывается).

Задание. 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения листа, отметив нижний (наружный) эпидермис с устьицами, мезофилл, проводящие пучки, состоящие из ксилемы, флоэмы и склеренхимы, верхний (внутренний) эпидермис, воздушные полости.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать строение клеток нижнего эпидермиса и устьице в плане и в разрезе.

Строение листа кукурузы обыкновенной (*Zea mays* L.)

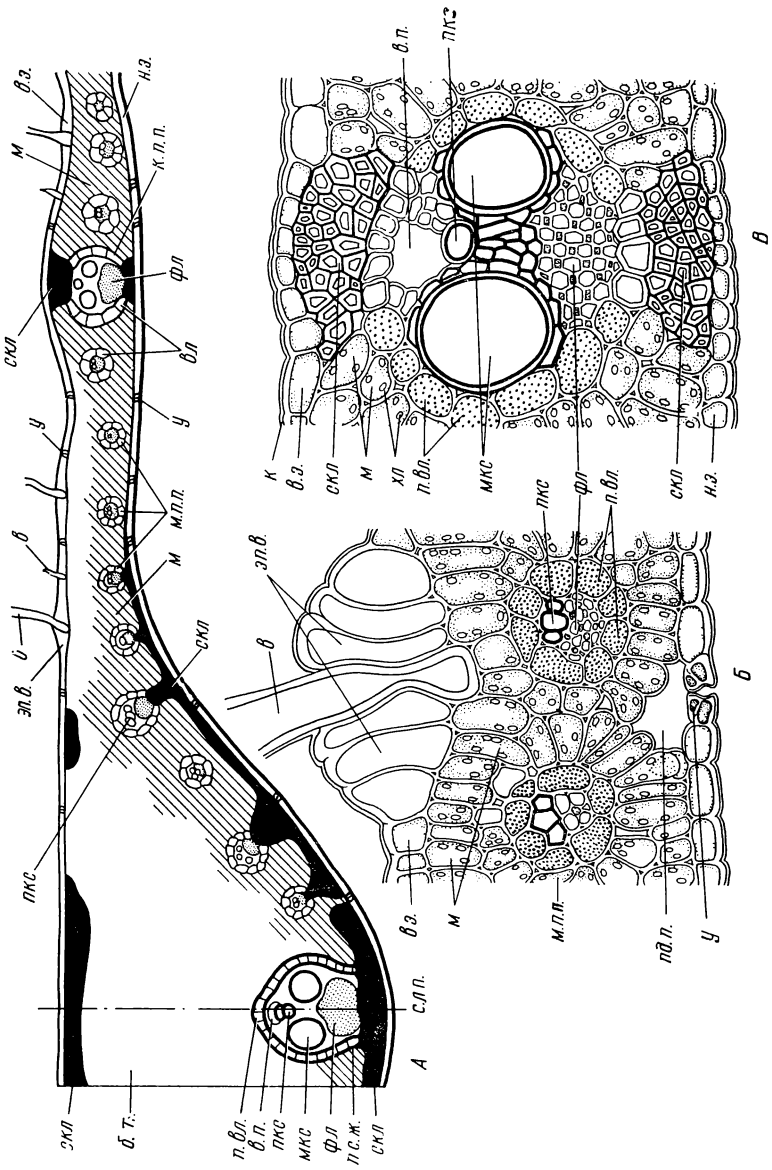
Анатомическое строение листа кукурузы изучают на поперечных срезах, которые делают с кусочков листовой пластинки, свернутых вдоль жилок в трубку. Срезы обрабатывают раствором флороглюцина и соляной кислотой или раствором иода в водном растворе иодистого калия.

Листовая пластинка тонкая, верхняя сторона ее слегка волнистая. Средняя часть пластинки утолщена и сильно выдается с нижней стороны.

Лист покрыт эпидермисом с кутикулой. Некоторые клетки эпидермиса на верхней стороне образуют короткие, шиловидные и длинные простые волоски. Основания длинных волосков составляют три — пять очень крупных прозрачных клеток, возвышающихся над поверхностью листа. Устьица расположены на верхней и нижней сторонах пластинки (рис. 86).

Под эпидермисом, в средней части поперечного среза, расположены тяжи одревесневших клеток склеренхимы. Наиболее мощные тяжи находятся в области средней жилки. С нижней стороны они образуют выступы, доходящие до проводящих пучков. В остальной части листовой пластинки субэпидермальные тяжи склеренхимы примыкают с двух сторон к наиболее крупным пучкам.

Проводящие пучки закрытые, коллатеральные. Крупные пучки имеют типичное для злаков строение, с одним, реже с двумя сосудами протоксилемы и двумя широкопросветными сосудами метаксилемы (рис. 86, В). Водоносная полость вокруг протоксилемы небольшая или ее нет. Флоэма состоит из ситовидных трубок, чередующихся с мелкими, богатыми цитоплазмой сопровождающими клетками. Каждый пу-



чок окружен влагалищем из округлых тонкостенных клеток. Паренхимные клетки влагалища, расположенные вокруг наиболее крупных пучков, в старых листьях нередко частично или полностью одревесневают.

В мелких проводящих пучках (рис. 86, Б) ксилема состоит из двух-трех одревесневших элементов, многоугольных в поперечном сечении. Иногда развита только флоэма. Паренхимное влагалище хорошо выражено, его клетки содержат хлоропласты.

Мезофилл однородный, состоящий из паренхимных клеток. На верхней стороне листовой пластинки клетки соединены довольно плотно и расположены венцом вокруг проводящих пучков. Близ нижней стороны листа между клетками мезофилла имеются крупные межклетники. На верхней стороне листовой пластинки, в средней утолщенной части, где проходит наиболее крупный пучок, мезофилла нет. Вместо него развита бесцветная ткань из крупных прозрачных тонкостенных клеток, бедных содержимым. Проводящие пучки, окруженные мезофиллом, смещены к нижней стороне листа (рис. 86, А).

Ознакомившись со строением листовой пластинки на вертикальном (поперечном) срезе, следует сделать поперечный срез с нижней стороны листа и исследовать строение эпидермальных клеток в плане. Можно попытаться снять препаровальной иглой тонкий кусочек эпидермиса, предварительно надрезав его бритвой. Срез кладут в воду. Для просветления его можно обработать соляной кислотой и рассматривать в глицерине, при этом желательно выбирать прозрачные участки среза, на которых не видны клетки мезофилла.

Эпидермис состоит из двух типов покровных клеток: длинных, вытянутых вдоль листовой пластинки, с сильно извилистыми стенками, и коротких — мелких, контуры которых почти прямоугольные. Короткие клет-

Рис. 86. Поперечный срез листа кукурузы. А — схема строения листовой пластинки; Б — поперечный срез листа в области мелких пучков; В — поперечный срез листа в области крупного пучка:

с. л. л. — середина листовой пластинки, *к* — кутикула, *в. э.* — верхний эпидермис, *н. э.* — нижний эпидермис, *в* — волосок, *эл. в.* — эпидермальные клетки в основании волоска, *скл* — склеренхима, *м* — мезофилл, *хл* — хлоропласты, *м. п. п.* — мелкий проводящий пучок, *к. п. л.* — крупный проводящий пучок, *п. с. ж.* — крупный пучок средней жилки, *п. вл.* — паренхимное влагалище, *пкс* — протоксилема, *мкс* — метаксилема, *фл* — флоэма, *у* — устьице, *пд. п.* — подустьичная полость, *б. т.* — бесцветная ткань, *в. л.* — водоносная полость

ки, расположенные вдоль жилок, нередко имеют почти крестообразные очертания. Боковые стенки всех клеток несут многочисленные поры (рис. 87). Внутри клетки находятся цитоплазма и ядро.

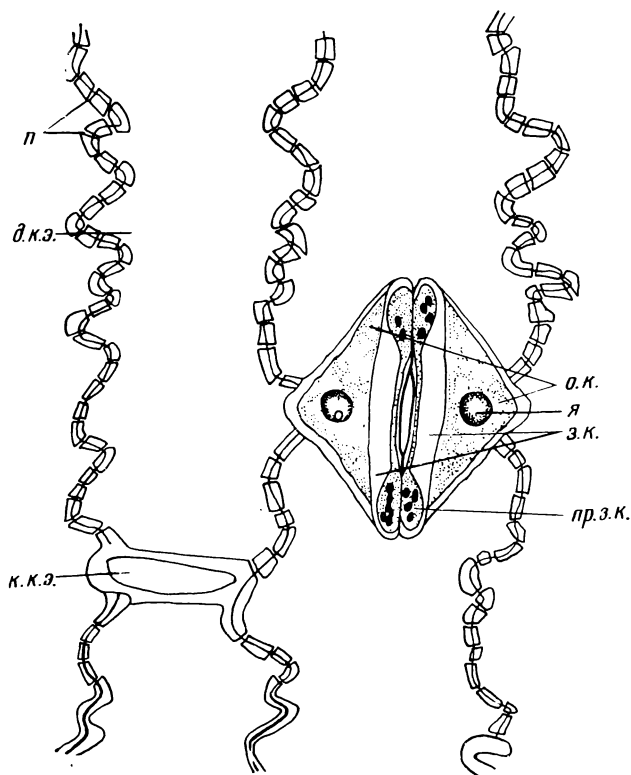


Рис. 87. Эпидермис листа кукурузы с устьищем и околоустьичными клетками:

з. к. — замыкающие клетки, пр. з. к. — протопласт замыкающих клеток с хлоропластами, о. к. — околоустьичные клетки, д. к. э. — длинные клетки эпидермиса, к. к. э. — короткая клетка эпидермиса, я — ядро, п — поры

Устьица располагаются продольными рядами.

Замыкающие клетки в плане имеют вид узких прямоугольников с закругленными концами. Стенки в средней части каждой из замыкающих клеток сильно утолщены. Полость клетки в этом месте превращена в узкий канал, соединяющий тонкостенные концы клетки. Прин-

цип работы устьичного аппарата злаков такой же, как и устьиц обычного строения. При насыщении водой форма замыкающих клеток изменяется, их концевые участки увеличиваются в объеме, вздуваются, устьичная щель расширяется. Потеря воды приводит к уменьшению объема тонкостенных участков замыкающих клеток, клетки восстанавливают прежнюю форму, устьице закрывается. К каждой замыкающей клетке сбоку прикрывается по одной крупной околоустьичной клетке, которая в плане имеет треугольные очертания.

Задание. 1. При большом увеличении микроскопа зарисовать участок листа, показав эпидермис с волосками на верхней стороне пластинки и проводящий пучок с паренхимным влагалищем.

2. При большом увеличении зарисовать эпидермис в плане, отметив длинные клетки с извилистыми стенками, короткие клетки, а также устьичный аппарат, состоящий из замыкающих и околоустьичных клеток.

Строение листа ковыля перистого (*Stipa pennata* L.)

Растения, развивающиеся в условиях недостаточного водоснабжения, называют ксерофитами. Многие из них имеют жесткие мелкие листья. Ксероморфная структура характерна для листьев ковыля, растущего в степях, полупустынях и пустынях.

Для получения поперечных срезов фиксированные спиртом листья зажимают в сердцевину бузины или режут сразу пучок из 10—12 листьев. Срезы обрабатывают флороглюцином, соляной кислотой и заключают в глицерин.

Верхняя сторона листовой пластинки ребристая (рис. 88). Крупные ребра в поперечном сечении почти квадратные; чередующиеся с ними более мелкие ребра в очертании треугольные или округлотреугольные. Нижняя сторона листа ровная.

Лист покрыт эпидермисом с кутикулой. Стенки клеток обычно одревесневают. Некоторые клетки образуют короткие волоски в виде шипиков. Наиболее крупные шипообразные выросты находятся по краям листовой пластинки.

На дне ложбинок, расположенных между ребрами, три—пять эпидермальных клеток очень крупных, прозрачных (рис. 88, В). Расширенные концы этих клеток

слегка погружены в мезофилл, суженные — обращены наружу. Боковые и внутренние стенки клеток тонкие, внешние — утолщены и покрыты кутикулой. Тяжи этих клеток, называемых пузырьвидными, проходят вдоль листовой пластинки. На боковых сторонах ребер, возле их основания, расположены многочисленные мелкие устьица, защищенные волосками от действия солнечных лучей.

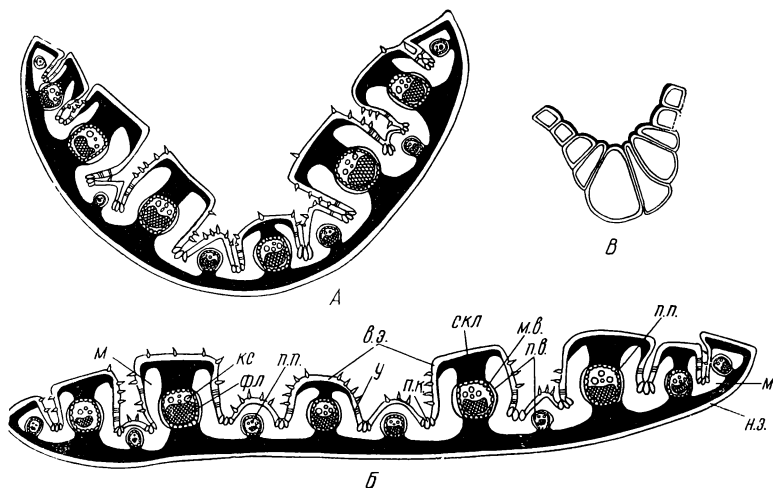


Рис. 88. Поперечный срез листа ковыля: А — при недостаточном увлажнении; Б — при достаточном увлажнении; В — пузырьвидные клетки:

в. э. — верхний эпидермис, *н. э.* — нижний эпидермис, *м* — мезофилл, *п. п.* — проводящие пучки, *кс* — ксилема, *фл* — флоэма, *п. в.* — паренхимное влагалитце, *скл* — склеренхима, *п. к.* — пузырьвидные клетки, *у* — устьице

К нижнему эпидермису примыкает слой склеренхимы, состоящий из двух-трех рядов толстостенных одревесневших волокон. Внутренняя граница этого слоя неровная из-за выступов, которые входят в ребра, достигая флоэмной части находящихся в них пучков. Субэпидермальные тяжи склеренхимы, расположенные на верхних, плоских сторонах крупных ребер, также образуют выступы, соприкасающиеся с проводящим пучком со стороны ксилемы. На поперечном срезе склеренхимные тяжи, пересекающие крупные ребра, имеют вид двутавровых балок с крупным пучком посередине.

Проводящие пучки закрытые, коллатеральные, типичного для злаков строения. Пучок окружен двумя влагалищами: внутренним, местным, состоящим из толстостенных одревесневших клеток, плотно прилегающих к проводящим тканям, и наружным, паренхимным, ограничивающим пучок с боков. В мелких ребрах проводящие пучки слабо дифференцированы, ксилема в них развита плохо, иногда ее нет. Склеренхимный тяж примыкает к пучку лишь с нижней стороны.

Вся остальная часть листа, свободная от механической ткани, занята мезофиллом, состоящим из однородных, плотно сомкнутых хлорофиллоносных паренхимных клеток. На поперечных срезах зона, занятая мезофиллом, очертаниями напоминает латинские буквы V или W.

При недостатке воды листовая пластинка может свертываться в трубку. По мнению одних исследователей, гигроскопические движения объясняются падением тургора и уменьшением объема всех тонкостенных клеток, в том числе и пузыревидных клеток эпидермиса. Другие исследователи главную роль отводят сокращению склеренхимных тяжей, происходящему при обезвоживании стенок волокон. Возможно, что пузыревидные клетки несколько облегчают свертывание листа.

Задание. 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения листа, отметив на ней эпидермис с устьицами, волосками и пузыревидными клетками, склеренхиму, проводящие пучки с двумя влагалищами, мезофилл.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать строение пузыревидных клеток.

ЛИСТЬЯ ХВОЙНЫХ РАСТЕНИЙ

Листья многих хвойных растений живут в течение нескольких лет. Они приспособлены к недостаточному водоснабжению, особенно в зимнее время, и резким колебаниям летних и зимних температур. Поэтому листья большинства хвойных имеют ксероморфную структуру: они жесткие, мелкие, с малой испаряющей поверхностью. С анатомическим строением листьев хвойных можно ознакомиться на примере сосны.

Строение листа (хвои) сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris* L.)

У сосны обыкновенной жесткие игольчатые листья (хвоя) располагаются парами на укороченных побегах.

Хвою фиксируют спиртом, который частично растворяет содержащуюся в них смолу. Чтобы легче получить поперечные срезы, пары хвоек зажимают между кусочками сердцевины бузины или втыкают в сердцевину. Тонкие срезы обрабатывают раствором флороглюцина и соляной кислотой.

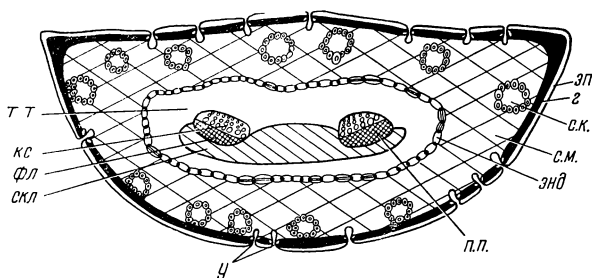


Рис. 89. Поперечный разрез хвои сосны (схема):
эп — эпидермис, *у* — устьица, *г* — гиподерма, *с. к.* — смоляной канал, *с. м.* — складчатый мезофилл, *энд* — эндодерма, *п. п.* — проводящий пучок, *т. т.* — трансфузионная ткань, *кс* — ксилема, *фл* — флоэма, *скл* — склеренхима

Поперечный срез листа имеет полукруглые очертания (рис. 89). Снаружи расположен эпидермис с толстой кутикулой. Клетки эпидермиса почти квадратные. Наружные, боковые и внутренние стенки клеток сильно утолщены, у наиболее старых листьев они нередко одревесневают. От небольшой округлой внутренней полости к углам клетки отходят узкие щелевидные поровые каналы. Под эпидермисом находится гиподерма, состоящая из одного, а в углах — из двух-трех слоев волокон с утолщенными одревесневшими стенками.

Устьица расположены по всей поверхности листа. Их замыкающие клетки находятся на уровне гиподермы, под околоустьичными клетками. Околоустьичные клетки очень крупные, с сильно утолщенными наружными стенками. Стенки замыкающих и околоустьичных клеток в утолщенных местах одревесневают. Устьичная

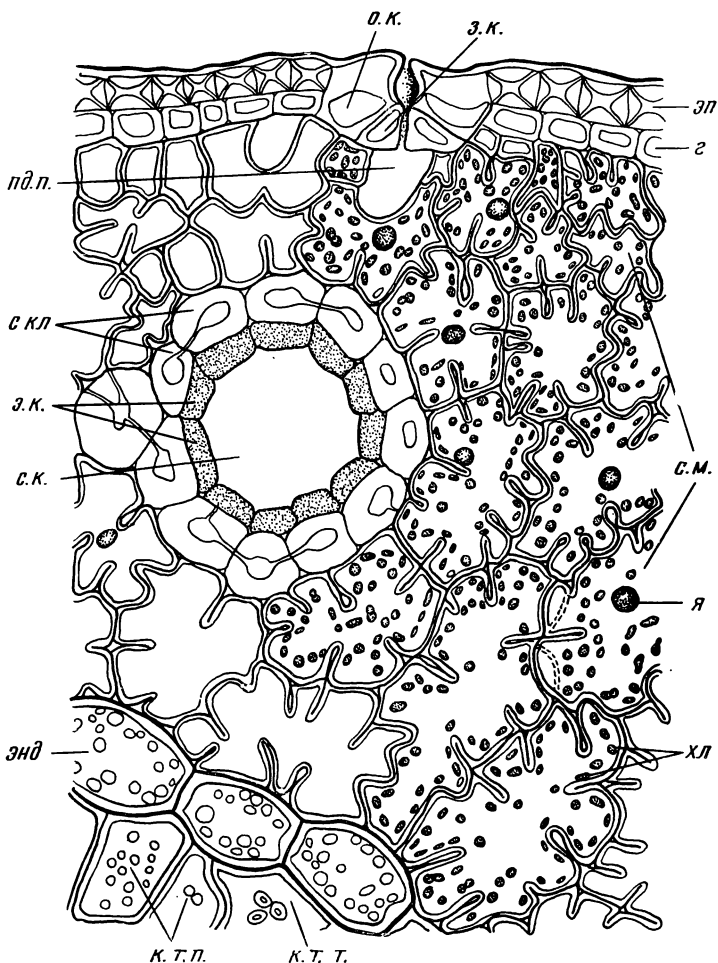


Рис. 90. Часть поперечного среза хвои сосны:

эп — эпидермис, з. к. — замыкающая клетка, о. к. — околоустьичная клетка, пд. п. — подустьичная полость, г — гиподерма, с. к. — смоляной канал, з. к. — эпителиальные клетки, скл — склеренхима, с. м. — складчатый мезофилл, энд — эндодерма с крахмальными зернами, к. т. п. — клетка трансфузионной паренхимы с зернами крахмала, к. т. т. — клетка трансфузионной трахеиды с окаймленными порами, я — ядро, хл — хлоропласты

щель ведет в подустьичную воздушную полость, окруженную клетками мезофилла.

Мезофилл однородный, складчатый (рис. 90). Складки возникают вследствие вставания внутренних слоев оболочки в полость клетки, которая при этом приобретает лопастные очертания. За счет складок увеличивается поверхность постенного слоя цитоплазмы, содержащего хлоропласты. Клетки мезофилла соединены плотно, межклетники между ними очень малы.

В мезофилле непосредственно под гиподермой или несколько глубже расположены схизогенные смоляные каналы. Они проходят вдоль листа и заканчиваются слепо вблизи его верхушки. Снаружи смоляной канал имеет обкладку из толстостенных неодревесневших волокон. Внутри он выстлан тонкостенными живыми клетками эпителия, выделяющими смолу.

Проводящая система представлена двумя коллатеральными закрытыми пучками, расположенными в центре хвои под углом один к другому. Ксилема, состоящая из трахеид с узкими полостями, обращена к плоской стороне листа, флоэма — к выпуклой. Таким образом, плоская сторона хвои представляет собой морфологически верхнюю, а выпуклая — морфологически нижнюю стороны листа.

Снизу между пучками находится тяж волокон с толстыми, слегка одревесневшими стенками. Проводящие пучки и примыкающие к ним механические элементы окружены трансфузионной тканью, состоящей из клеток двух типов. Возле ксилемы клетки несколько удлинены, содержимого в них нет, их одревесневшие стенки имеют окаймленные поры. Эти клетки называют трансфузионными трахеидами. Остальные клетки живые, паренхимные, тонкостенные. Они содержат смолистые вещества, нередко в них встречаются зерна крахмала. Трансфузионная ткань, по-видимому, участвует в перемещении веществ между проводящими пучками и мезофиллом.

Проводящие пучки вместе с окружающей их трансфузионной тканью отделены от мезофилла эндодермой, представляющей собой однорядный слой паренхимных клеток с пятнами Каспари на радиальных стенках.

Задание. 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения листа, отметив эпидермис с

устьицами, гиподерму, складчатый мезофилл, смоляные каналы, эндодерму, проводящие пучки, механические волокна и трансфузионную ткань.

2. При большом увеличении зарисовать участок хвои с эпидермисом, гиподермой, складчатым мезофиллом, смоляным каналом и эндодермой с пятнами Каспари на радиальных стенках клеток.

* * *

Кроме сосны складчатый мезофилл и смоляные каналы встречаются у ели (виды *Picea*), кедра (виды *Cedrus*), листья которых содержат по одному проводящему пучку.

Один проводящий пучок встречается и у так называемых пятихвойных сосен, например у сибирской (*Pinus sibirica* (Rupr.) Mayr.) и веймутовой (*P. strobus* L.), у которых укороченные побеги несут не по две хвоинки, как у обыкновенной сосны, а по пяти.

Лист тиса (*Taxus baccata* L.) более широкий, складчатого мезофилла в нем нет. На верхней стороне листа хлорофиллоносные клетки несколько вытянуты по вертикали и более узкие, чем на нижней стороне. Смоляной канал без механической обкладки расположен близ флоэмной части единственного проводящего пучка, с двух сторон от которого находится трансфузионная ткань.

ПРИЛОЖЕНИЕ

ИНСТРУМЕНТЫ И МАТЕРИАЛЫ, НЕОБХОДИМЫЕ ДЛЯ ИЗУЧЕНИЯ АНАТОМИИ РАСТЕНИЙ

1. **Микроскоп.** Для занятий пригодны наиболее распространенные микроскопы типов М-9, М-10, М-11, МБИ-1, МБИ-2. Кроме объективов 8X, 40X и окуляра 10X, наиболее часто применяемых на занятиях, желательно иметь также объектив 90X и окуляр 15X для рассмотрения очень мелких структур (например, хромосом при изучении митоза и мейоза), а также объективы и окуляры с меньшими увеличениями для рассмотрения общей картины строения крупных объектов. Наиболее употребительны объектив 3,7X и окуляр 4X.

2. **Осветители ОИ-7, ОИ-19, ОИ-9М или настольные лампы.** Для освещения лучше применять электролампочки с матовым или молочным баллонами мощностью 100—150 Вт.

3. **Ручные (опасные) бритвы.** Их желательно иметь две: одну — для более мягких объектов и другую — для приготовления срезов с твердых объектов (например, древесины).

4. **Ремень для правки бритв.** Обычно употребляют специальные двусторонние ремни, натянутые на колодку. На одну из сторон ремня двумя-тремя штрихами наносят пасту для правки бритв. При правке паста равномерно размазывается по ремню. Из имеющихся в продаже паст в виде карандашей предпочтительнее паста зеленого цвета, содержащая окись хрома. Сначала бритву правят на стороне с пастой, а затем на чистой стороне ремня.

5. **Камень для точки бритв.** Употребляют обычно специальные камни для точки бритв или пользуются шиферными камнями, применяемыми в столярном деле для правки лезвий фуганков. Необходимо, чтобы поверхность камня была ровной — без углублений и щербин. Заточка ведется с чистой или мыльной водой, а в некоторых случаях с вазелиновым маслом или керосином.

6. **Скальпель или перочинный нож для обработки образцов древесины перед изготовлением срезов.**

7. **Препаровальные иглы** (по 2—3 на человека) с деревянными или пластмассовыми ручками.

8. **Предметные стекла** — по 5—10 шт. на человека.

9. **Покровные стекла** размером 18×18 или 20×20 мм — по 10—15 шт. на человека.

10. **Стеклянные банки** с притертыми пробками для фиксации и хранения материала.

11. **Стеклянные бюксы или чашки Петри** для хранения материала во время занятий.

12. **Набор стеклянных капельниц** для воды и реактивов.

13. **Фильтровальная бумага**, нарезанная полосками.

14. Тряпочки для вытирания предметных и покровных стекол после мытья и протирки объективов (эти тряпочки лучше хранить в закрытой банке).

РЕАКТИВЫ

Азотная кислота применяется для мацерации растительных объектов. Измельченный материал кладут в пробирку, заливая азотной кислотой и кипятят в течение 3—5 мин над пламенем горелки, встряхивая пробирку, чтобы не выплескивалась жидкость. Мацерацию проводят в вытяжном шкафу, так как выделяющиеся при реакции пары двуокиси азота вредны для здоровья. Для ускорения мацерации в пробирку можно добавить кристаллик бертолетовой соли. При кипячении материал сначала буреет, потом белеет и легко распадается на отдельные элементы. По окончании мацерации кислоту сливают, а материал несколько раз промывают водой до исчезновения запаха двуокиси азота. Для длительного хранения материал после промывки помещают в 96°-ный спирт.

Анилиновая и метиленовая синь применяются в виде 1%-ного водного раствора для окраски неодревесневших оболочек (полезно использовать при изучении флоремы).

Бензин используют для протирки загрязненных объективов и окуляров, хранят в плотно закрытом сосуде.

Бертолетова соль — белый кристаллический порошок, употребляется для ускорения мацерации, так как обладает сильными окислительными свойствами (обращаться осторожно!).

Вода дистиллированная применяется в качестве среды для заключения живых объектов и приготовления многих реактивов.

Глицерин используется для просветления срезов и их временного хранения; его добавляют также в спирт для размягчения твердых объектов после их фиксации.

Едкий кали (KOH) — водный или спиртовой раствор, применяют для просветления объектов: на 100 мл воды или 90°-ного спирта 5 г KOH.

Жавелевая вода — используют для просветления объектов. Рецепты приготовления:

1. К концентрированному раствору хлорной извести приливают раствор оксалата кальция до получения осадка; после отстаивания фильтруют.

2. Готовят два раствора: 1) 20 вес. ч. хлорной извести растворяют в 100 вес. ч. воды и дают отстояться; 2) 15 вес. ч. поташа (K_2CO_3) растворяют в 100 вес. ч. воды.

Оба раствора сливают вместе, после отстаивания в течение нескольких часов фильтруют и хранят в темноте в хорошо закупоренной посуде.

Иод кристаллический применяют для приготовления реактива на крахмал, хранят в плотно закрытой темной склянке в вытяжном шкафу.

Калий иодистый используют для приготовления реактива на крахмал, хранят в темной, плотно закрытой банке.

Лактофенол — смесь молочной кислоты, фенола и глицерина, употребляется для просветления объектов. Смешивают 1 см³ молочной кислоты, 1 г кристаллического фенола (карболовой кислоты), 2 см³ глицерина и 1 см³ дистиллированной воды.

Молочная кислота применяется для приготовления лактофенола.

Раствор иода в водном растворе иодистого калия — реактив на крахмал, дает с ним сине-фиолетовое окрашивание. На объект, находящийся на предметном стекле, наносят каплю реактива и накрывают покровным стеклом. Реактив действует моментально. Рецепт приготовления: в небольшом количестве воды растворяют 0,5 г иодистого калия, затем вносят 1 г кристаллического иода и добавляют воды до 100 см³.

При добавлении сахарозы до получения консистенции густого сиропа реактив используют для изучения алейроновых зерен, так как он замедляет набухание кристаллитов белка.

Сахароза — слабые водные растворы (одну-две чайные ложки сахарного песка на полстакана воды), применяют для прижизненного изучения пластид.

Серная кислота применяется вместе с раствором иода в водном растворе иодистого калия для реакции на неодревесневшую клетчатку: срез выдерживают в течение 1—2 мин в растворе иода в водном растворе иодистого калия, после чего его заключают в слегка разбавленную серную кислоту (4 см³ кислоты на 3 см³ воды). При приготовлении этого раствора следует соблюдать осторожность: серную кислоту вливают в воду небольшими порциями, с интервалами, чтобы предотвратить сильное нагревание раствора. Необходимо беречь руки и одежду от соприкосновения с кислотой. Слегка разбавленную серную кислоту применяют для установления химической природы кристаллов: при взаимодействии серной кислоты с оксалатом кальция образуются игольчатые кристаллы гипса. Хранить в склянке с притертой пробкой.

Сернокислый анилин — быстродействующий реактив на одревесневшую клетчатку, дает с ней желтое окрашивание. 1 г сернокислого анилина растворяют в 100 см³ воды и прибавляют к раствору 5 капель серной кислоты. Смотрят прямо в растворе.

Соляная кислота (крепкая, дымящая) применяется для проведения реакции на одревеснение с раствором флороглюцина. Хранить в склянке с притертой пробкой и колпачком.

Судан IV — краситель, применяемый для окраски жироподобных веществ (жир, суберин, смолы, кутин и т. д.). 0,1 г судана растворяют в 10 г 96°-ного спирта и добавляют 10 г глицерина. После отстаивания раствор сливают с осадка. Срезы помещают в раствор на 10—30 мин. Окрашенные срезы переносят в глицерин и накрывают покровным стеклом. Жироподобные вещества окрашиваются в розовый цвет.

Фенол (карболовая кислота) обладает просветляющими свойствами, применяется для приготовления лактофенола.

Флороглюцин — желтоватый кристаллический порошок, применяется в виде 0,5—1%-ного спиртового раствора. В сочетании с соляной кислотой представляет собой реактив на одревесневшую клетчатку, так как с лигнином дает малиново-красное окрашивание.

Хлоралгидрат применяется для просветления объектов в виде водных растворов (5 или 8 ч. хлоралгидрата на 2 ч. воды)

Хлор-цинк-иод — реактив на чистую клетчатку, с которой он дает синее или фиолетовое окрашивание в зависимости от рецепта приготовления. Реактив наносят на срез и накрывают его покровным стеклом. Он действует очень быстро, вызывая некоторое набухание клеточных оболочек.

Первый рецепт. В 8 см³ дистиллированной воды последовательно растворяют 8 г иодистого калия, 1,5 г кристаллического иода и 25 г хлористого цинка. Реактив готов к употреблению через 10—14 дней.

Второй рецепт. Готовят два раствора: 1) 20 г хлористого цинка растворяют в 8,5 см³ воды при нагревании, затем раствор остужают; 2) 1,5 г кристаллического иода и 3 г иодистого калия растворяют в 60 см³ воды.

Второй раствор по каплям прибавляют в первый, встряхивая каждый раз до тех пор, пока не появится исчезающий осадок. Обычно достаточно 1,5 см³ второго раствора.

При приготовлении реактива требуется большая тщательность и чистота. Реактив хранят в склянке темного цвета.

Хлористый цинк применяется для приготовления хлор-цинк-иода.

ЛИТЕРАТУРА

Александров В. Г. Анатомия растений. М., 1966.

Воронин Н. С. Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений. М., 1972.

Джапаридзе Л. И. Практикум по микроскопической химии растений. М., 1953.

Киселева Н. С. Анатомия и морфология растений. Минск, 1976.

Киселева Н. С., Шелухин Н. В. Атлас по анатомии растений. Минск, 1969.

Курсанов Л. И., Комарницкий Н. А., Мейер К. И., Раздорский В. Ф., Уранов А. А. Ботаника, т. I. М., 1966.

Наумов Н. А. и Козлов В. Е. Основы ботанической микротехники. М., 1954.

Прозина М. Н. Ботаническая микротехника. М., 1960.

Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М., 1949.

Робертис Э., Новинский В., Сазс Ф. Биология клетки. М., 1967.

Федин Л. А. Микроскоп, принадлежности к ним и лупы. М., 1961.

Эсау К. Анатомия растений. М., 1969.

Яценко-Хмелевский А. А. Краткий курс анатомии растений. М., 1961.

ОГЛАВЛЕНИЕ

От авторов	3
Введение	4
Микроскоп	5
Микротехника	13
Оформление результатов наблюдений	17
Вводное занятие	18
Глубина поля зрения. Значение свойств среды, в которую заключен объект	18
Споры плауна булавовидного (<i>Lycopodium clavatum</i> L.)	19
Пыльцевые зерна мальвы (<i>Malva</i> sp.)	21
Пыльца сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	22
Клетка	24
Общий план строения клетки	25
Клетки листа элодеи канадской (<i>Elodea canadensis</i> Michx.)	25
Клетки волоска тычиночной нити традесканции виргинской (<i>Tradescantia virginiana</i> L.)	32
Клетки эпидермиса чешуи луковички лука репчатого (<i>Allium</i> sera L.)	33
Лейкопласты в клетках эпидермиса листа традесканции виргинской (<i>Tradescantia virginiana</i> L.)	34
Хромопласты в клетках зрелых плодов	36
Ядро	38
Деление ядра в клетках корешка репчатого лука (<i>Allium</i> sera L.)	39
Мейоз, или редукционное деление ядра в клетках пыльника лилии (<i>Lilium</i> sp.)	45
Вещества запаса	49
Запасной крахмал в клубне картофеля клубненосного (<i>Solanum tuberosum</i> L.)	51
Крахмальные зерна в зерновке овса посевного (<i>Avena sativa</i> L.)	52
Инулин в подземных органах сложноцветных	53
Запасные вещества в семени гороха посевного (<i>Pisum sativum</i> L.)	55
Алейроновые зерна и жир в семени клещевины (<i>Ricinus communis</i> L.)	56
Запасные вещества в зерновке пшеницы мягкой (<i>Triticum aestivum</i> L.)	57
Кристаллы	59
Кристаллы в чешуе луковички лука репчатого (<i>Allium</i> sera L.)	59
Друзы в черешке листа бегонии (<i>Begonia</i> sp.)	60
Рафиды в стебле и черешке листа винограда (<i>Vitis</i> sp.)	61
Стилоиды в листе агавы (<i>Agave</i> sp.)	61
Оболочка	62
Тонкие оболочки клеток сердцевинки бузины красной (<i>Sambucus racemosa</i> L.)	63
Оболочки клеток эпидермиса листа аспидистры (<i>Aspidistra elatior</i> Blume)	64
Строение оболочек волокон в стебле льна-долгунца (<i>Linum usitatissimum</i> L.)	65

Оболочки каменных клеток околоплодника груши (<i>Pyrus communis</i> L.)	68
Оболочки каменных клеток скорлупы ореха лещины обыкновенной (<i>Corylus avellana</i> L.)	71
Ткани	73
Разнообразие тканей в стебле тыквы обыкновенной (<i>Cucurbita pepo</i> L.)	76
Строение проводящих пучков в стебле тыквы (<i>Cucurbita pepo</i> L.)	80
Флоэма	80
Камбиальная зона	84
Ксилема	85
Строение проводящих элементов ксилемы в стебле подсолнечника однолетнего (<i>Helianthus annuus</i> L.)	86
Вегетативные органы растений	90
Стебель	90
Стебель травянистых двудольных растений	96
Стебель кирказона крупнолистного (<i>Aristolochia macrophylla</i> Lam.)	96
Стебель подсолнечника однолетнего (<i>Helianthus annuus</i> L.)	101
Стебель сныти обыкновенной (<i>Aegopodium podagraria</i> L.)	105
Стебель лютика ползучего (<i>Ranunculus repens</i> L.)	108
Стебель вьюнка полевого (<i>Convolvulus arvensis</i> L.)	110
Строение узла	113
Строение узла у вьюнка полевого (<i>Convolvulus arvensis</i> L.)	113
Стебель однодольных растений	115
Стебель купены лекарственной (<i>Polygonatum officinale</i> All.)	117
Стебель кукурузы обыкновенной (<i>Zea mays</i> L.)	119
Стебель ржи посевной (<i>Secale cereale</i> L.)	121
Строение корневищ	122
Корневище ландыша майского (<i>Convallaria majalis</i> L.)	123
Стебли однодольных растений со вторичным утолщением	125
Стебель драконового дерева (<i>Dracaena draco</i> L.)	125
Многолетний стебель древесных растений	128
Стебель хвойных растений	129
Строение молодого стебля сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	129
Строение проводящих тканей	132
Строение древесины сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	133
Строение вторичного луба сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	137
Строение перидермы и корки сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	143
Стебель лиственных древесных растений	146
Строение многолетней ветки липы мелколистной (<i>Tilia cordata</i> Mill.)	146
Строение проводящих тканей	149

Строение вторичного луба липы мелколистной (<i>Tilia cordata</i> Mill.)	149
Строение древесины липы мелколистной (<i>Tilia cordata</i> Mill.)	152
Строение чечевички и перидермы бузины красной (<i>Sambucus racemosa</i> L.)	157
Строение корки у лиственных деревьев	160
Корень	161
Молодой корень пшеницы мягкой (<i>Triticum aestivum</i> L.)	162
Первичное строение корня	167
Корень касатика германского (<i>Iris germanica</i> L.)	171
Вторичное строение корня	174
Корень тыквы (<i>Cucurbita pepo</i> L.)	177
Корень лютика ползучего (<i>Ranunculus repens</i> L.)	182
Корень многолетних древесных растений	184
Корень сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	184
Корень ольхи серой (<i>Alnus incana</i> (L.) Moench.)	187
Строение «корнеплодов»	189
Корень моркови (<i>Daucus sativus</i> (Hoffm.) Roehl.)	190
Корень редьки (<i>Raphanus sativus</i> L.)	192
Корень свеклы (<i>Beta vulgaris</i> L.)	194
Лист	197
Строение листовой пластинки фикуса каучуконосного (<i>Ficus elastica</i> Roxb.)	197
Строение листа касатика германского (<i>Iris germanica</i> L.)	203
Строение листа кукурузы обыкновенной (<i>Zea mays</i> L.)	207
Строение листа ковыля перистого (<i>Stipa pennata</i> L.)	211
Листья хвойных растений	213
Строение листа (хвои) сосны обыкновенной (<i>Pinus sylvestris</i> L.)	214
Приложение	218
Инструменты и материалы, необходимые для изучения анатомии растений	218
Реактивы	219
Литература	221

Римма Павловна Барыкина, Лидия Николаевна Кострикова
Ирина Павловна Кочемарова, Людмила Ивановна Лотова
Даниил Александрович Транковский, Ольга Николаевна Чистякова

ПРАКТИКУМ ПО АНАТОМИИ РАСТЕНИЙ

Под редакцией Д. А. Транковского

Редактор Н. А. Соколова. Младший редактор Л. К. Архипова.
Художник А. Е. Коленков. Художественный редактор Т. А. Коленкова.
Технический редактор А. К. Нестерова. Корректор Г. И. Кострикова

ИБ № 1706

Изд. № Е-337. Сдано в набор 23.11.78. Подп. в печать 08.06.79. Формат 84×108^{1/32}.
Бум. тип. № 1. Гарнитура литературная. Печать высокая. Объем 11,76 усл.
печ л. 11,82 уч.-изд. л. Тираж 30 000 экз. Зак. № 1536. Цена 55 коп.

Издательство «Высшая школа»,
Москва, К-51, Неглинная ул., д. 29/14
Московская типография № 8 Союзполиграфпрома
при Государственном комитете СССР
по делам издательства, полиграфии и книжной торговли.
Хохловский пер., 7.