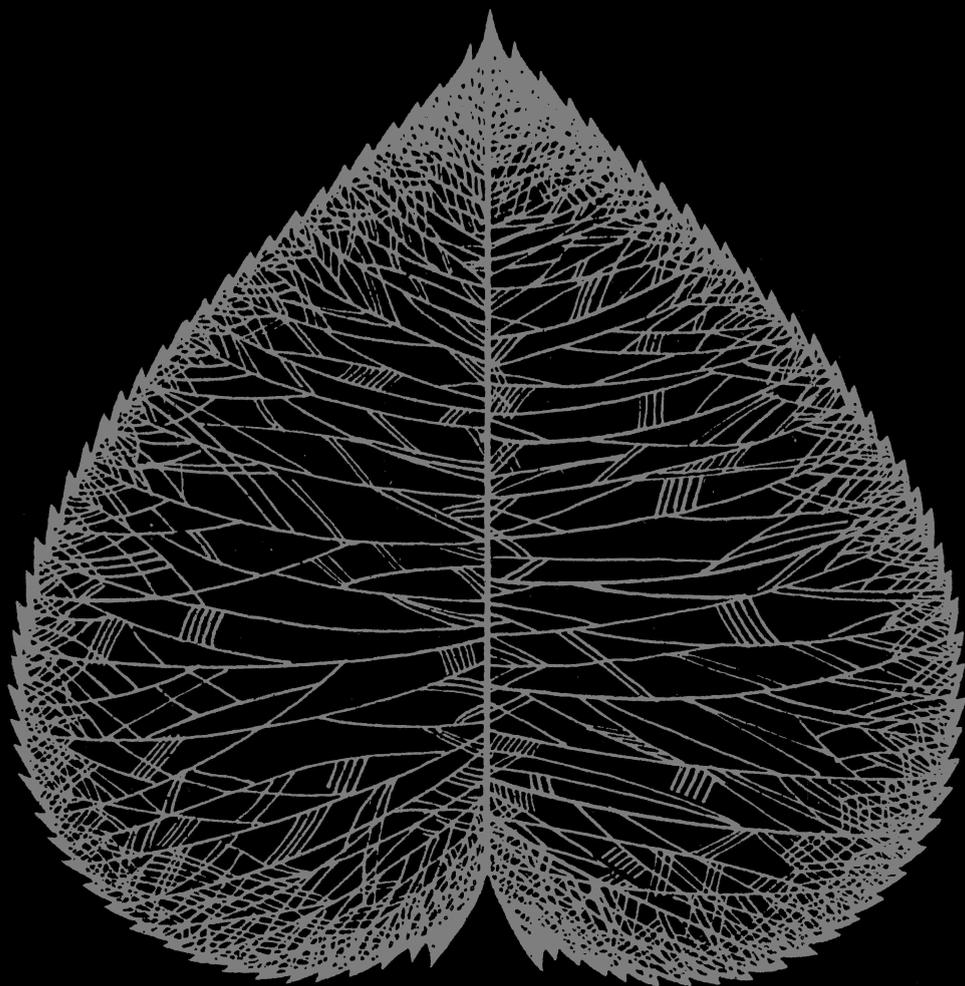


В И ВЕХОВ Л И ЛОТОВА В Р ФИЛИН

Практикум

ПО АНАТОМИИ
И МОРФОЛОГИИ
ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ



В. Н. ВЕХОВ, Л. И. ЛОТОВА, В. Р. ФИЛИН

**ПРАКТИКУМ
ПО АНАТОМИИ
И МОРФОЛОГИИ
ВЫСШИХ
РАСТЕНИЙ**

(Веgetативные органы)

Под редакцией А. Н. СЛАДКОВА

**ИЗДАТЕЛЬСТВО
МОСКОВСКОГО УНИВЕРСИТЕТА
1980**

Печатается по постановлению
Редакционно-издательского совета
Московского университета

Рецензенты:

докт. биол. наук *Н. П. Соколова*,
канд. биол. наук *И. А. Губанов*

ВЛАДИМИР НИКОЛАЕВИЧ ВЕХОВ
ЛЮДМИЛА ИВАНОВНА ЛОТОВА
ВЛАДИМИР РОМАНОВИЧ ФИЛИН

ПРАКТИКУМ ПО АНАТОМИИ И МОРФОЛОГИИ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Заведующий редакцией Н. М. Глазкова
Редакторы Е. Г. Зверева, Н. Г. Комлева
Художник В. В. Воронин
Художественный редактор М. Ф. Евстафьева
Технический редактор Э. С. Кондрашова
Корректоры В. П. Кададинская, Т. С. Милякова

Тематический план 1980 г. № 121 ИБ № 735

Сдано в набор 06.12.79. Подписано к печати 18.04.80. Формат 60×90^{1/16}. Бумага
гип. № 1. Гарнитура литературная. Высокая печать. Усл. печ. л. 12,0 Уч.-изд.
л. 11,99 Тираж 6725 экз. Зак. 238 Цена 80 коп. Изд. № 401

Издательство Московского университета. Москва, К-9, ул. Герцена, 5/7.
Типография Изд-ва МГУ. Москва, Ленинские горы

Вехов В. Н., Лотова Л. И., Филин В. Р.

Практикум по анатомии и морфологии высших растений. М., Изд-во Моск. ун-та, 1980. 196 с. с ил.

В книге кратко изложены теоретические вопросы, касающиеся общих принципов строения вегетативных органов высших растений, подробно описано морфологическое и анатомическое строение этих органов, а также даны методические указания по изучению рассматриваемых объектов.

Книга рассчитана на студентов и преподавателей биологических факультетов университетов и педагогических институтов.

В ^{21006—043}_{077(02)—80}—121—80 2004000000

ОТ АВТОРОВ

Среди ботанических дисциплин важное место занимает морфология растений (от греч. «морфе» — форма, «логос» — учение) — наука о закономерностях строения и развития растений.

Она объединяет собственно морфологию — учение о развитии и строении внешней формы тела растений и отдельных их органов и анатомию (от греч. «анатоме» — вскрывать, разрезать) — учение о внутренней организации растений, их строении на клеточном и тканевом уровнях. Но это разделение условно, так как внешняя форма растения определяется особенностями расположения и степенью развития разных комплексов клеток, выполняющих те или иные функции.

Предлагаемый практикум посвящен описанию вегетативных органов высших растений. Особенности их размножения, строение цветков, соцветий, плодов и семян покрытосеменных составят содержание второй книги, которая готовится к печати.

Изучение морфологического и анатомического строения растений требует от исследователя большой наблюдательности, точности, аккуратности, овладения приемами работы с разными оптическими приборами, самостоятельного препарирования растений и приготовления препаратов, пригодных для микрофотографирования.

Перед описанием конкретных объектов кратко изложены некоторые теоретические вопросы, касающиеся классификации тканей, развития органов, общих принципов их строения, что должно помочь начинающему исследователю.

дователю глубоко освоить материал. В ряде случаев даны методические указания, которые могут быть полезны преподавателям (например, сбор материала и т. п.). Пособие иллюстрировано рисунками, многие из которых оригинальны. За помощь в оформлении некоторых рисунков авторы очень благодарны сотруднице кафедры высших растений А. А. Симоновой.

Составители «Практикума» — сотрудники кафедры высших растений. Авторы будут признательны всем преподавателям и студентам за замечания и предложения, которые возникнут при пользовании данным пособием. Замечания просим высылать по адресу: 117234, Москва, биологический факультет Московского государственного университета, кафедра морфологии и систематики высших растений.

ПРИБОРЫ И МЕТОДЫ МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ

ОПТИЧЕСКИЕ ПРИБОРЫ

Приступая к практическим занятиям по анатомии и морфологии растений, необходимо прежде всего познакомиться с устройством оптических приборов, которые используются для изучения внутреннего и внешнего строения растения. Только грамотное применение оптических приборов позволяет исследователю работать с ними без напряжения и наилучшим образом реализовать их возможности.

ШТАТИВНАЯ ЛУПА

Для препарирования и изучения растений в лаборатории рекомендуется использовать штативную лупу, дающую небольшие увеличения. В ней можно различить оптическую и механическую части (рис. 1). К оптической части, обеспечивающей построение увеличенного прямого и мнимого изображения объекта, относятся: а) склеенная из нескольких линз апланатическая лупа (1) (обычно в комплект входит набор из трех луп, собственное увеличение которых равно $6\times$, $10\times$ и $20\times$); б) диск (2) с пятью световыми отверстиями (диафрагмами) диаметром от 1,5 до 20 мм; в) зеркало (3), служащее для направления потока лучей, идущих от источника света через диафрагму в окуляр; зеркало имеет две отражающие поверхности: плоскую матовую и вогнутую зеркальную. К механической части относятся: а) штатив (4) с подковообразным основанием и кронштейном; б) механизм фокусировки, состоящий из колонки (5), рейки, зубчатого колеса с двумя барашками (6); в) держатель зеркала (7); г) держатель лупы (8); д) предметный столик (9) с крыльями, служащими для упора кистей рук («подлокотниками») (10) и зажимами (11). Штативная лупа позволяет изучать объекты в проходящем и отраженном свете. В проходящем свете изучают внутреннее строение прозрачных объектов или их частей, например срезы органов, жилкование лепестков, находящихся в просветляющей жидкости, и т. п.; в отраженном — поверхность частей растения.

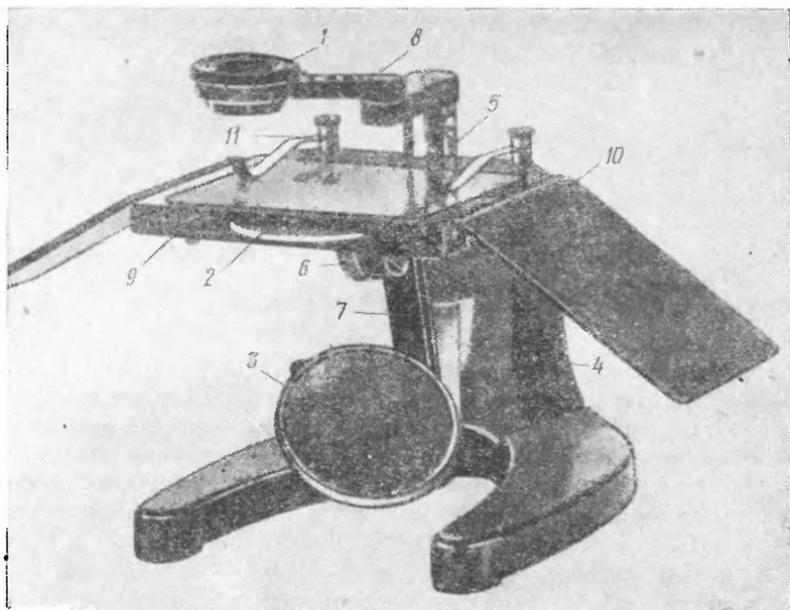


Рис. 1. Штативная лупа (объяснения в тексте)

При использовании проходящего света зеркальную или матовую поверхность зеркала обращают к источнику света и поворачивают ее так, чтобы при наблюдении в окуляр все поле зрения было равномерно освещено. Препаровальное стекло с объектом кладут на предметный столик, при этом рассматриваемая часть препарата должна находиться над центром диафрагмы. При работе с лупой очень важно правильно выбрать размер диафрагмы, который устанавливают поворотом диска. Диаметр отверстия должен лишь немного превышать поперечник изучаемого объекта. Диафрагма ограничивает поле зрения, сокращая пучок лучей, идущих от источника света. Этим достигается некоторое увеличение резкости изображения, и, кроме того, это позволяет концентрировать внимание наблюдателя на необходимом участке объекта.

Шарнирное крепление кронштейнов держателя лупы и крепление держателя к колонке позволяют расположить закрепленную в оправе держателя лупу таким образом, чтобы ее центр совпал с центром отверстия диафрагмы. Вращением барашков поднимают или опускают колонку с прикрепленным к ней держателем лупы и производят установку на резкость изображения (легкость хода барашков регулируется поворотом одного из них относительно другого). Объект

изучают, передвигая стекло, на котором он лежит, по предметному столику; при необходимости стекло можно закрепить на столике зажимами.

Используя отраженный свет, предмет освещают сбоку или сверху. При этом диск с диафрагмами заменяют пластинкой, покрытой эмалью молочного цвета, или, при отсутствии пластины, поворачивают зеркало так, чтобы отраженные им лучи не попадали в глаз наблюдателя.

МИКРОСКОП БИОЛОГИЧЕСКИЙ РАБОЧИЙ (МБР-1)

Для изучения прозрачных объектов в проходящем свете при бóльших, чем дает лупа, увеличениях пользуются световыми микроскопами, из которых в вузах наиболее распространены микроскоп марки МБР-1.

Микроскоп биологический рабочий (МБР-1) — сложный оптический прибор (рис. 2), который позволяет исследовать объекты при увеличениях от $56\times$ до $1350\times$. Как и в лупе, в микроскопе имеются оптическая и механическая части. Оптическая часть состоит из системы наблюдения и осветительной системы. Принципиальная схема хода лучей в оптической части микроскопа показана на рис. 3.

Система наблюдения участвует в построении изображения изучаемого объекта; она включает объектив (1), окуляр (2) и призму полного внутреннего отражения, прикрытую сферическим кожухом (3).

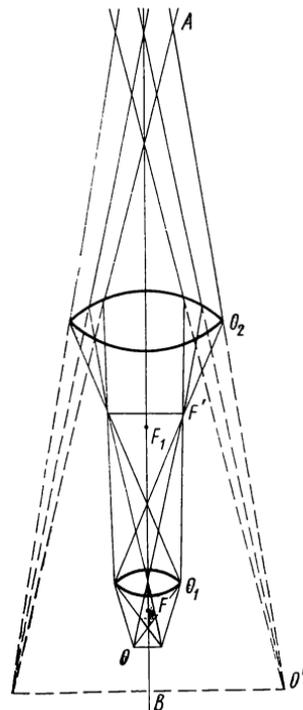
Объектив, состоящий из набора линз, закрепленных в общей оправе, — наиболее важная и существенная часть микроскопа. Объектив не только строит увеличенное, обратное, действительное и геометрически подобное объекту изображение, но и позволяет выявить в объекте многие подробности, недоступные невооруженному глазу. Иными словами, объектив определяет разрешающую способность микроскопа, т. е. его свойство давать отдельные отчетливые изображения элементов объекта, близко расположенных один к другому («разрешать» структуру объекта).

В комплект МБР-1 входят три объектива, на оправках которых с одной из сторон выгравированы их заводские номера, а с другой — два числа, характеризующие наиболее важные оптические свойства. Верхнее число указывает собственное увеличение объектива (по этим числам объективы обычно и называют), нижнее — нумерическую апертуру объектива. Нумерическая апертура — это производное показателя преломления среды, находящейся между объективом и покровным стеклом препарата, на синус половины угла, под которым виден диаметр фронтальной (нижней) линзы объектива из каждой точки рассматриваемого объекта. Увели-

чения и апертуры трех объективов МБР-1 равны соответственно $8\times$, $0,20$; $40\times$, $0,65$; $90\times$, $1,25$ (или: у объектива $8\times$ — $8\times$ и $0,20$, у объектива $40\times$ — $40\times$ и $0,65$, у объектива $90\times$ — $90\times$ и $1,25$). Первые два объектива (8 и 40) — это сухие системы; при работе с ними между покровным стеклом препарата и фронтальной линзой объектива должен находиться воздух (показатель преломления равен 1). Объектив $90\times$ — это иммерсионный (от лат. «иммерго» — погружаю) объектив; при работе с ним его фронтальная линза должна быть погружена в кедровое масло ($n=1,515$), нанесенное на покровное стекло препарата, объект в котором заключен в канадский балзам ($n=1,536$).

Чем больше численная апертура объектива, тем больше его (а следовательно, и микроскопа) разрешающая способность, т. е. тем больше деталей объекта можно видеть с помощью этого

Рис. 3. Схема хода лучей в микроскопе. Объектив (O_1) и окуляр (O_2) представлены схематически в виде одной линзы каждый: O — объект, F — главный фокус объектива, F_1 — главный фокус окуляра, F' — место образования действительного изображения, даваемого объективом, O' — место формирования мнимого изображения, даваемого окуляром, A — выходное отверстие всей системы микроскопа, B — оптическая ось микроскопа



объектива. Разрешающая способность объектива $8\times$ равна около $1,5$ мкм, объектива $40\times$ — около $0,5$, объектива $90\times$ — около $0,3$ мкм. Одновременно с возрастанием численной апертуры объектива падает глубина его фокуса, т. е. способность объектива одновременно давать резкие изображения точек, находящихся от него на разном расстоянии. С возрастанием апертуры падает также рабочее, или фронтальное, расстояние — расстояние между фронтальной линзой объектива и покровным стеклом нормальной ($0,16$ — $0,18$ мм) толщины. У объектива $8\times$ рабочее расстояние равно $9,2$ мм, у объектива $40\times$ — $0,6$, у объектива $90\times$ — $0,12$ мм; чем толще покровное стекло, тем меньше рабочее расстояние, и наоборот.

Окуляр состоит из двух линз. Он не вносит никаких новых деталей (не «разрешает» структуру) в изображение,

построенное объективом, но увеличивает его и делает мнимым. Таким образом, посредством объектива и окуляра строится увеличенное, обратное, мнимое и геометрически подобное объекту изображение. В комплект МБР-1 входят три окуляра, на оправе которых нанесены числа, указывающие собственное увеличение окуляра (по этим числам окуляры соответственно называются: 7, 10 или 15). Общее увеличение микроскопа равно произведению числа, указывающего собственное увеличение объектива, на число, указывающее собственное увеличение окуляра.

Призма отклоняет пучок лучей, идущих от объектива под углом 45° к вертикали, и направляет их в окуляр.

Осветительная система не участвует в построении изображения, но она очень важна для его получения, так как содействует наилучшему освещению препарата, изучаемого в проходящем свете. Ее составляют зеркало (4), съемный светофильтр, апертурная диафрагма (5) и конденсор (7).

Зеркало имеет две поверхности — плоскую и вогнутую. Две оси вращения зеркала располагаются в двух взаимно перпендикулярных плоскостях, что обеспечивает установку правильного освещения.

Съемный светофильтр (матовое или синее стекло) устанавливается в откидной рамке оправы конденсора на пути хода лучей для уменьшения яркости изображения при работе с искусственным освещением.

Апертурная диафрагма МБР-1 относится к диафрагмам ирисового типа. Она состоит из многочисленных гибких стальных секторов, что позволяет плавно менять диаметр отверстия диафрагмы, с помощью которой создают конус лучей, соответствующий апертуре объектива. При уменьшении диаметра отверстия диафрагмы задерживаются идущие от зеркала боковые лучи. Количество света и астигматизм изображения при этом уменьшаются, но увеличивается резкость изображения, т. е. возможность получения в одной плоскости четких изображений точек объекта, расположенных на разном расстоянии от фронтальной линзы объектива.

Конденсор из двух линз вместе с апертурной диафрагмой позволяет осветить объект широко расходящимся пучком лучей, что особенно необходимо при работе с сильными объективами.

Механическая часть микроскопа, или штатив, представляет собой совокупность приспособлений, служащих для крепления и обеспечения работы оптической части. К штативу относятся основание (8) (башмак), к которому привинчена коробка с микрометрическим механизмом (9). С коробкой соединены кронштейн конденсора (10), предметный столик (11) и тубусодержатель (12) с механизмом грубой фокусировки. К верхней части тубусодержателя кре-

пятья наклонный монокулярный тубус (13) и револьвер (14).

Массивное подковообразное основание (8) имеет снизу три опорные площадки, что придает микроскопу устойчивость на рабочем столе.

Микрометрический механизм состоит из системы зубчатых колес. Он приводится в действие вращением рукояток (15). На оси рукояток с одной из сторон закреплен барабан со шкалой, на которую нанесены 50 делений. Цена одного деления равна 2 мкм, поэтому один оборот барабана соответствует перемещению тубусодержателя (а следовательно, и тубуса) вверх или вниз на 0,1 мм. Общая величина перемещения тубусодержателя с помощью микрометрического механизма равна 2,2—2,4 мм. Крайние положения тубусодержателя отмечены рисками на коробке механизма. Вращая рукоятки (15) по часовой стрелке (если смотреть на микроскоп сзади и справа), мы опускаем тубусодержатель, а вращая их против часовой стрелки — поднимаем его.

Кронштейн конденсора (10), прикрепленный к коробке с микрометрическим механизмом, имеет цилиндрическую гильзу, в которой винтом крепится конденсор. Вращением рукоятки (16) кронштейн может перемещаться вверх и вниз.

Предметный столик (11) состоит из неподвижной нижней и подвижной верхней частей. Если отпустить винт (17), то подвижную часть можно вращать рукой за накатанный край вокруг оптической оси микроскопа, а с помощью винтов (18) перемещать ее на ограниченном расстоянии вперед, назад, вправо и влево, чтобы отцентрировать столик в отношении оптической оси или передвинуть препарат с желаемой степенью точности. Отверстия на поверхности столика служат для установки зажимов и препаратоводителя.

Тубусодержатель (12) с механизмом грубой фокусировки имеет форму дуги, в нижней части которой находятся две рукоятки (19) макрометрического винта (или кремальеры, состоящей из зубчатого колеса и зубчатой рейки). С помощью кремальеры тубусодержатель может перемещаться в вертикальном направлении в пределах 50 мм. Легкость хода макрометрического винта регулируется поворотом рукояток навстречу одна другой. В верхней части тубусодержателя располагаются головка (20) для крепления револьвера и гнездо для крепления тубуса, в которое может быть установлен не только входящий в комплект МБР-1 монокулярный наклонный, но также прямой или бинокулярный тубусы.

Наклонный монокулярный тубус (13) можно повернуть вокруг оптической оси микроскопа, если отпустить винт (21).

Револьвер (14), служащий для крепления и быстрой смены объективов, имеет на своей чашке четыре отверстия с резьбой для ввинчивания объективов. При повороте револьвера точка препарата, установленная при слабом объективе

в центре поля зрения какого-либо окуляра, остается (если микроскоп отцентрирован) в поле зрения при переходе от слабого объектива к более сильному.

Работа с микроскопом. Микроскоп устанавливают на рабочее место против левого плеча наблюдателя недалеко от края стола и перпендикулярно этому краю. Поворачивая револьвер, ставят в рабочее положение объектив 8, а работая кремальерой, устанавливают тубусодержатель таким образом, чтобы фронтальная линза объектива находилась на расстоянии около 8 мм от поверхности предметного столика. Конденсор поднимают до упора так, чтобы его фронтальная линза находилась на уровне препаратального столика. Полностью раскрывают апертурную диафрагму и убирают светофильтр.

Объективы МБР-1 построены с расчетом на использование при ответственных работах специальных источников света, но во время учебных занятий при работе с сухими системами (объективы 8 и 40) можно пользоваться и рассеянным дневным светом или искусственным освещением. К источнику света поворачивают плоскую поверхность зеркала. Если источник удален и относительно мал настолько, что свет не заполняет выходное отверстие объектива, можно пользоваться при работе с сухими системами и вогнутой поверхностью зеркала. Вынув окуляр и наблюдая выходной лучок объектива через тубус, вращают зеркало, добиваясь того, чтобы прошедший через объектив пучок света полностью и равномерно освещал выходной лучок объектива; после этого вставляют окуляр на место. Можно также добиться равномерного освещения поля зрения и не вынимая окуляра. Для этого надо повернуть зеркало так, чтобы источник света был виден сквозь фронтальную линзу конденсора при рассматривании ее сбоку. При ярком рассеянном освещении или при использовании лампы с прозрачным баллоном следует на пути лучей света от зеркала к конденсору поставить светофильтр.

Препарат кладут на столик микроскопа так, чтобы объект оказался в пучке света, прошедшем через диафрагму. Вращая рукоятку макрометрического винта, фокусируют микроскоп на препарат, предварительно уменьшив рычажком 6 диаметр апертурной диафрагмы (при слишком сильном освещении прозрачные объекты не видны).

После изучения объекта при малом увеличении переводят микроскоп на большое увеличение. Для этого, поставив в центр поля зрения подлежащее изучению место препарата, вращением головки револьвера сменяют объектив. Поднимают тубус вверх с помощью макрометрического винта, а затем, если необходимо, опуская его вниз, следует добиться более или менее резкого изображения объекта. Окончательную

наводку на резкость производят микрометрическим механизмом. Рукоятку микрометрического винта вращают в обе стороны не более чем на полоборота, следя за тем, чтобы точка, нанесенная на рейке кремальеры, не выходила за пределы рисок, нанесенных на коробку микромеханизма.

По окончании работы с сильным объективом 40, перед тем как убрать препарат, следует вращением головки револьвера поставить в рабочее положение более слабый объектив 8.

МИКРОСКОП БИОЛОГИЧЕСКИЙ СТЕРЕОСКОПИЧЕСКИЙ (МБС-1)

Для препаровальных работ и наблюдения объектов обоними глазами в проходящем и отраженном свете при увеличениях от $3,5^{\times}$ до 88^{\times} предназначен микроскоп биологический стереоскопический (МБС-1) (рис. 4), достоинство которого заключается в том, что он дает прямое и объемное изображение объекта, обеспечивая при этом довольно широкое поле зрения при большом (64 мм) постоянном фронтальном расстоянии.

Система наблюдения МБС-1 состоит из объектива, двух призм и двух окуляров. Объектив представляет собой сложную оптическую систему, состоящую из вмонтированных в корпус оптической головки (1) нескольких линз, в том числе четырех линз, составляющих две пары галилеевых систем. Каждая из этих систем дает два варианта увеличения, при выключении которых из хода лучей можно получить еще один (пятый) вариант увеличения. Общее увеличение, даваемое системой объектива без применения или с применением галилеевых систем, указано цифрами 0,6, 1, 2, 4 и 7 на барабанчиках (2) оптической головки.

Две призмы, позволяющие получать прямое изображение и разворачивать окулярные трубки по глазу наблюдателя без разворота изображения, укреплены снизу на окулярной насадке (3), в тубусах (4) которой закрепляются окуляры (5). К МБС-1 прилагаются три пары окуляров, на оправе которых указано их собственное увеличение (6^{\times} , 8^{\times} и $12,5^{\times}$). Общее увеличение МБС-1 представляет собой произведение двух чисел: одно из них отражает увеличение объектива, а другое — окуляра.

Осветительная система состоит из отражателя (6), используемого при работе с проходящим светом, и коллектора (7), применяемого при работе с отраженным светом в том случае, если источником света служит специальная электрическая лампочка, вставляемая во втулку (8).

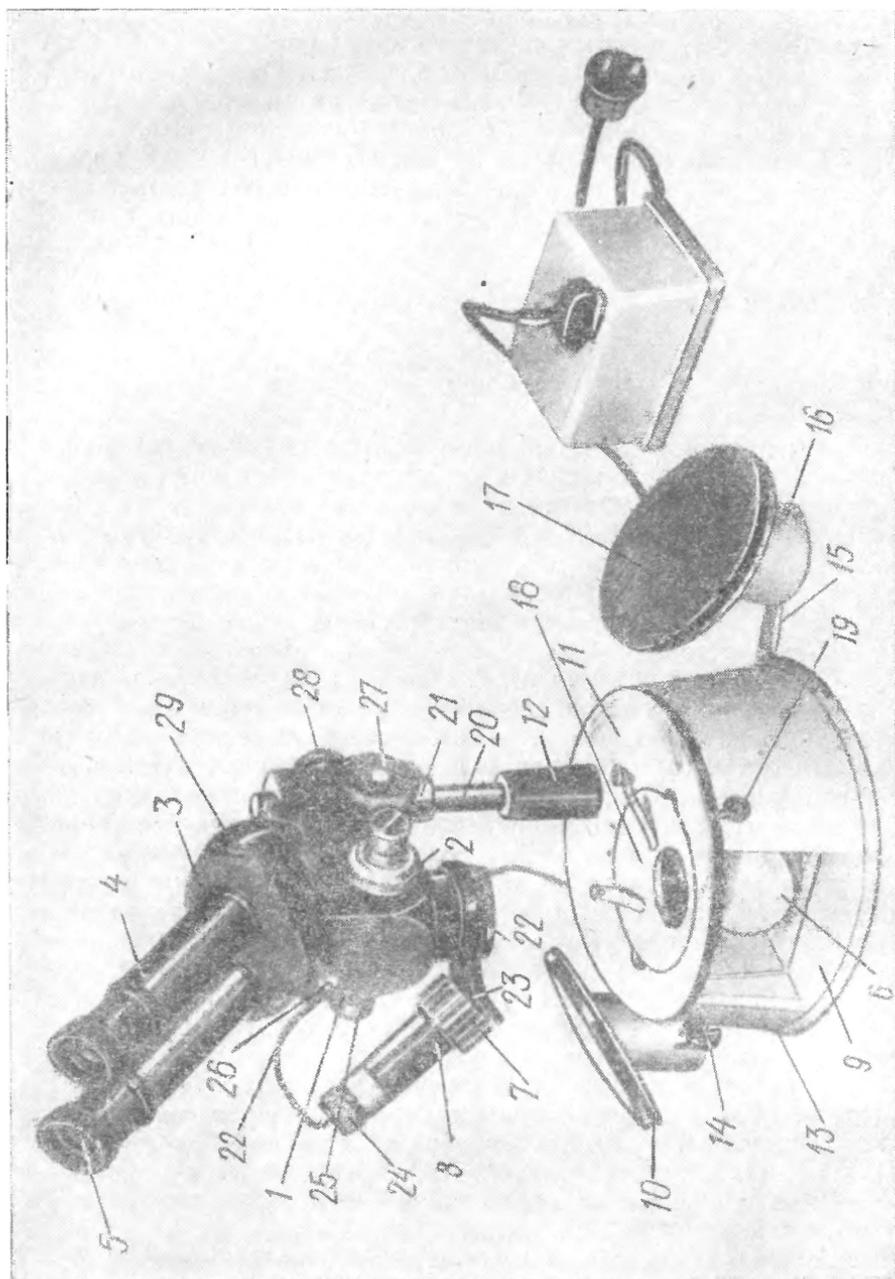


Рис. 4. Микроскоп биологический стереоскопический (МБС-1)
(объяснения в тексте)

К механической части МБС-1 относится столик (9) с крыльями («подлокотниками») (10), основание (11) со стойкой (12), оптическая головка (1) с механизмом грубой подачи (кремальерой), окулярная насадка (3).

Столик состоит из круглого корпуса (13) с отверстием для электрической лампочки (8 В, 20 Вт) с патроном. Внутри столика на оси установлен поворотный отражатель (6), имеющий с одной стороны плоскую зеркальную, а с другой — матовую поверхность. Поворот отражателя осуществляется вращением барашка (14). В передней части корпуса столика есть вырез для прохождения дневного света или света от лампы.

При продолжительных препаровальных работах удобнее пользоваться «подлокотниками», планки (15) которых подсовываются в нижний паз корпуса столика. На корпусе (16) «подлокотника» располагается диск (17), обеспечивающий удобное положение рук исследователя.

Основание (11) имеет окно, в расточку которого устанавливают круглую стеклянную (при работе в проходящем свете) или металлическую (при работе в отраженном свете) пластинку (18); на нее помещают препаровальное стекло. На верхней поверхности основания есть отверстия для установки зажимов и препаратоводителя. Основание закрепляется в корпусе столика барашками (19).

В основание ввернута стойка (20) с кольцом (21), предохраняющим оптическую головку от сползания по стойке.

Корпус оптической головки (1) снизу несет цилиндрическую оправу (22) с линзами объектива и поворотный кронштейн (23) с втулкой (8); в нее вставляется патрон (24) с электрической лампой для рассмотрения объекта в отраженном свете. В корпусе головки располагается барабан с галилеевыми системами. Ось барабана выведена наружу корпуса и на ней укреплены барабанчики (2) с цифрами, указывающими увеличение объектива. Ось поворачивают вращением барашков (25) до тех пор, пока цифра, указывающая на выбранный исследователем вариант увеличения объектива, не будет стоять против точки на корпусе головки (в этот момент срабатывает особый пружинный фиксатор, что ощущается по щелчку при вращении оси барабана). В верхней части корпуса находится гнездо, в котором винтом (26) зажимается окулярная насадка (3). К задней стенке корпуса прикреплен кремальера. Вращением ее барашков (27) опускается или поднимается корпус оптической головки. Барашком (28) вся оптическая головка закрепляется на стойке (12) в требуемом положении.

Окулярная насадка (3) состоит из колодки, в которой укреплены плато с оборачивающими призмами, закрытые сверху сферическими кожухами (29); на их концах закреп-

лены тубусы (4). Наличие особых шестерен обеспечивает принудительное передвижение одного тубуса при передвижении другого; расстояние между верхними концами тубусов можно изменить с 56 до 75 мм.

Правила работы с МБС-1. Перед началом работы нужно проследить за тем, чтобы ось оптической головки совпадала с центром окна основания (11). Если этого нет, то вращением барашка (28) ослабляют крепление головки на стойке (12), разворачивают головку влево или вправо и закрепляют барашком в нужном положении.

Для исследования объектов в проходящем свете в расточку окна основания (11) устанавливают круглую стеклянную пластину, а столик располагают так, чтобы его вырез был обращен к свету (окну, лампе), или же в его отверстие вставляют специальную электрическую лампочку. Вращением барашка (14) отражатель разворачивают таким образом, чтобы поле зрения при наблюдении в окуляр было освещено желательным образом (для равномерного освещения поля зрения обычно пользуются матовой поверхностью отражателя, для интенсивного освещения — плоской зеркальной). На стеклянную пластину помещают препаративное стекло с объектом и, вращая барашки (27), поднимают или опускают оптическую головку до тех пор, пока расстояние между фронтальной линзой объектива и объектом не достигнет примерно 65 мм. Поворотом барашков (25) устанавливают требуемое увеличение объектива, а в тубусы вставляют необходимую пару окуляров. Наблюдая в окуляры, вращением барашков (27) производят установку микроскопа на резкость, а тубусы разворачивают руками таким образом, чтобы два изображения объекта слились в одно. Для перехода к другому варианту увеличения необходимо лишь повернуть ось барабана с галилеевыми системами или сменить окуляры, произведя дополнительную наводку на резкость.

Для исследования объекта в отраженном свете стеклянную пластину в окне основания заменяют на металлическую. На нее кладут препаративное стекло с объектом. Микроскоп ставят близ источника света так, чтобы свет (от лампы или из окна) падал на объект. Можно во втулку (8) вставить специальную электрическую лампочку, патрон которой передвигают до тех пор, пока не добьются требуемого освещения объекта. Дальнейшие операции те же, что и при работе с проходящим светом. При наблюдении объекта в отраженном свете штатив микроскопа можно отделить от столика. Для этого необходимо отвернуть на несколько оборотов барашки (13), после чего, наклоняя и выдвигая штатив на себя, его снимают со столика (металлическую пластинку лучше перед этим вынуть).

ПРАВИЛА УХОДА ЗА ОПТИЧЕСКИМИ ПРИБОРАМИ

1. Оптические приборы хранят отдельно от реактивов и оберегают от пыли.

2. Вынимая приборы из шкафа, их берут одной рукой за тубусодержатель или за стойку, а другой при переносе поддерживают за основание.

3. Установленный на столе в начале работы прибор не следует без необходимости сдвигать с места.

4. При работе оберегают приборы от попадания влаги, особенно кислот и щелочей.

5. При затруднении в работе механических частей нельзя применять силу, но нужно выяснить причину затруднений и устранить их.

6. Необходимо следить за чистотой оптических частей. У МБР-1 чистоту фронтальной линзы объектива проверяют в лупу (в качестве лупы можно использовать перевернутый окуляр), а чистоту окуляра проверяют, вращая его вокруг оптической оси и наблюдая в микроскоп при суженной диафрагме (если загрязнены линзы окуляра, то частицы грязи тоже будут поворачиваться вокруг оси, если грязь неподвижна, то загрязнены линзы объектива). Зеркало и линзы протирают специальной фланелевой или батистовой тряпочкой (в крайнем случае чистой фильтровальной бумагой или ватой), предварительно подышав на них или, если необходимо (особенно при загрязнении линз глицерином), смочив тряпочку водой или спиртом. Протирают линзы без нажима, поворачивая линзу или руку с тряпочкой вокруг оптической оси.

7. По окончании работы удаляют пыль и следы жидкости со штатива, проверяют чистоту оптических частей, после чего относят прибор на место хранения.

МИКРОТЕХНИКА

ПРИГОТОВЛЕНИЕ ПРЕПАРАТОВ

Для изучения морфологического строения растения и их части рассматривают невооруженным глазом, под лупой или биноклем. При этом можно пользоваться живым, фиксированным материалом или гербарными экземплярами.

Исследование анатомического строения осуществляется с помощью микроскопа. Это требует умения приготовить препарат. Он может быть тотальным, если объект рассматривают целиком (например, лист элодеи, который часто используют для изучения строения живой клетки растения).

Он может также представлять собой отпечаток какой-либо ткани, например покровной. Такой препарат нетрудно получить, нанеся кисточкой на поверхность листа мазок быстро высыхающей на воздухе прозрачной жидкости (коллодия, клея БФ-6 и т. д.). Высыхая, эти вещества образуют пленку; ее осторожно снимают и исследуют под микроскопом. На таких пленках сохраняются очертания оболочек клеток, которые можно измерить, подсчитать их число и провести другие исследования.

Однако эти препараты не дают представления о внутреннем строении клеток, кроме того, их получают только с поверхностных тканей, поэтому такие препараты имеют ограниченное применение.

Более полно анатомическую структуру растений можно изучить на тонких срезах; их делают с любого органа растения бритвой от руки или с помощью специальных приборов—микротомов. Приготовление микротомных срезов, как правило, требует длительной предварительной обработки материала, поэтому на занятиях продолжительностью 2—3 ч обычно пользуются срезами, сделанными с помощью опасных бритв или лезвиями безопасных бритв.

Сделать хороший срез со свежего материала, часто очень нежного и рыхлого, довольно трудно, хотя на таких срезах клеточные структуры некоторое время остаются живыми. В тканях живого растения обычно много воздуха, мешающего изучению объекта из-за больших различий в величине показателей преломления света воздухом ($n=1$), средой, в которую заключен объект, и клеточными структурами клеточной оболочки из клетчатки ($n=1,515$). Общая форма клеток, их соединение, пространственное расположение, структура оболочек и другие признаки хорошо сохраняются и в фиксированном материале, содержащем мертвые клетки.

При фиксации материала ткани освобождаются от воздуха и несколько уплотняются, что дает возможность получить хорошие срезы. Материал фиксируют 96%-ным этиловым спиртом, формалином или смесями различного состава в зависимости от целей будущего исследования. Для лучшего проникновения фиксатора в ткани вегетативные органы растения (корень, стебель, лист) разрезают на отдельные кусочки длиной не более 4 см. Фиксированный материал можно хранить очень долго, поэтому в любое время года он доступен для исследования.

Если объекты после фиксации 96%-ным спиртом становятся хрупкими и легко крошатся, их переносят в 70%-ный спирт или перед изготовлением срезов выдерживают в смеси воды с глицерином в течение 1—2 ч. Это возвращает материалу эластичность. Очень твердые объекты, например древесину, рекомендуется после фиксации спиртом хранить в

смеси спирта и глицерина (1 л), обладающей размягчающими свойствами. Сухие кусочки древесины можно в течение нескольких часов прокипятить в воде и резать их горячими.

Очень важно точно определить направление будущего разреза. Анатомическое строение вегетативных органов, имеющих цилиндрическую форму, обычно изучают на срезах, сделанных в трех взаимно перпендикулярных плоскостях: поперечной и двух продольных. Поперечный срез делают в плоскости, перпендикулярной вертикальной оси органа, продольный радиальный — в плоскости радиуса, продольный тангентальный — по касательной к поверхности органа, перпендикулярно радиусу (рис. 5, 6). При изучении анатомического строения плоских органов, например листовой пластинки, кроме поперечных (вертикальных) срезов, проходящих пер-

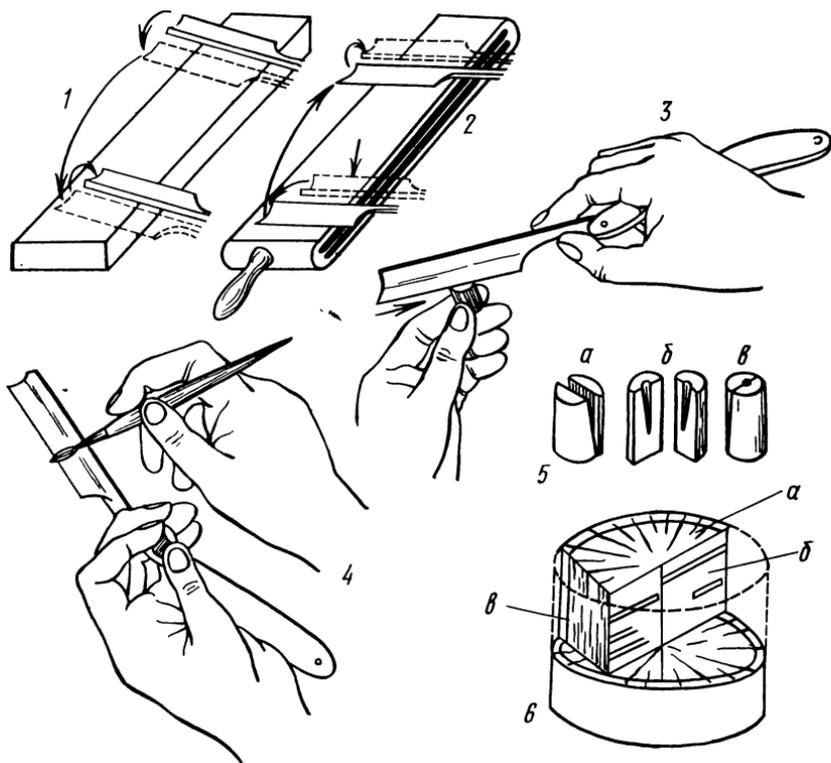


Рис. 5. Работа ручной бритвой (по Воронину, 1972):

1 — точка бритвы, 2 — правка бритвы, 3 — положение рук при изготовлении среза, 4 — снятие среза с бритвы, 5 — зажимание объекта между кусочками бузины, 6 — объект, подготовленный для изготовления трех взаимно перпендикулярных срезов; а — плоскость поперечного среза, б — плоскость радиального среза, в — плоскость тангентального среза

пендикулярно главной или боковой жилкам, делают также срезы, параллельные поверхности (парадермальные).

Размеры срезов зависят от размеров объекта и целей исследования. Для изучения общей анатомической топографии органа при малом увеличении микроскопа срез должен быть достаточно большим, содержащим не только периферические, но и самые внутренние слои клеток. Для более тщательного исследования некоторых деталей строения отдельных тканей при большом увеличении микроскопа можно ограничиться очень маленьким срезом, сделанным с интересующей части органа.

Отобранные для работы срезы кладут на предметное стекло в каплю воды или переносят их в какую-либо другую жидкую среду, например (глицерин ($n=1,47$) или лактофенол ($n=1,48$), которые обладают просветляющими свойствами. Показатели преломления этих веществ ближе к показателям преломления клеточных структур, поэтому в этих средах срезы выглядят более прозрачными и многие детали их строения под микроскопом видны лучше, чем при рассмотрении срезов в воде ($n=1,33$). Жидкие среды используют для приготовления временных препаратов, не подлежащих длительному хранению.

Каплю жидкости наносят пипеткой или стеклянной палочкой на середину чистого сухого предметного стекла, препаровальной иглой переносят в нее срез и накрывают покровным стеклом. Покровное стекло прикладывают к предметному под острым углом так, чтобы оно касалось края капли; после этого его осторожно опускают. Жидкость не должна выступать за пределы покровного стекла и попадать на его поверхность; избыток ее удаляют фильтровальной бумагой. Если жидкости под стеклом мало, ее можно добавить, приподняв покровное стекло; каплю можно нанести также вплотную к краю покровного стекла. При резком опускании покровного стекла в жидкости могут оказаться пузырьки воздуха, которые будут мешать изучению объекта (лучи света, преломившись на границе двух сред, воздуха и среды, рассеиваются настолько, что не попадают в объектив микроскопа). В этих случаях под микроскопом будут видны черные толстые контуры, ограничивающие воздушные пузырьки.

Для более контрастного выявления особенностей некоторых клеток или включений, которые могут находиться в них, на срезах до заключения их в ту или иную среду можно провести цветные микрохимические реакции.

Так, наличие в оболочке клеток чистой клетчатки, или целлюлозы, можно определить, обработав срез хлор-цинк-йодом — раствором йодистого калия в водном растворе хлористого цинка. От этого реактива оболочка, состоящая из клетчатки, становится фиолетовой.

Для выявления одревесневших оболочек, содержащих лигнин, широко пользуются флороглюциновой реакцией. При взаимодействии 0,5—1% -ного спиртового раствора флороглюцина с некоторыми компонентами лигнина образуется вещество, последующее взаимодействие которого с соляной кислотой обуславливает покраснение одревесневших оболочек. Реактивом на одревесневшую оболочку служит также раствор сернокислого анилина; при его действии оболочки, содержащие лигнин, желтеют.

Для обнаружения в клетках запасного крахмала срезы обрабатывают раствором йода в водном растворе йодистого калия; при этом крахмальные зерна, как правило, синеют.

Содержащиеся в клетках капли жира и жироподобные вещества (суберин, кутин, смолы), имеющиеся в их оболочках, выявляются с помощью спиртового раствора судана IV, окрашивающего их в розовый цвет. Рецепты приготовления этих реактивов приведены в конце книги.

Из наиболее удачных срезов можно приготовить и постоянный препарат, заключив их в горячий глицерин-желатин, который при охлаждении затвердевает. Каплю этой среды наносят стеклянной палочкой на подогретое предметное стекло, кладут в нее выдержанный в глицерине срез и накрывают также слегка подогретым покровным стеклом. Когда среда остынет, края покровного стекла можно обвести лаком, чтобы предотвратить высыхание желатина. Этот способ приготовления постоянных препаратов прост, но следует иметь в виду, что окраска клеточных оболочек после проведения цветных реакций со временем исчезает, срезы обесцвечиваются.

В ряде случаев на практических занятиях приходится пользоваться постоянными препаратами, в которых срезы заключены в канадский, или пихтовый бальзам ($n=1,536$). При изготовлении таких препаратов срезы обычно окрашивают специальными красителями, представляющими собой сложные органические соединения, имеющие либо окрашенный катион (основные красители), либо окрашенный анион (кислые красители). Из кислых красителей часто применяют конго красный, водный синий, светлый зеленый, окрашивающие неодревесневшие оболочки клеток соответственно в красный, синий и зеленый цвета. Из основных красителей наиболее популярны сафранин, малахитовый зеленый, хризоидин, окрашивающие одревесневшие клеточные оболочки соответственно в красный, зеленый и оранжево-желтый цвета. В препаратах, имеющих в продаже, срезы обычно окрашены двойной окраской. Наиболее частые комбинации красителей: сафранин и водный синий, хризоидин и водный синий либо светлый зеленый. Приготовление таких постоянных препаратов требует времени и навыка, приобретение которого не входит в задачу настоящего практикума.

ИЗГОТОВЛЕНИЕ СРЕЗОВ С ПОМОЩЬЮ БРИТВЫ

Для приготовления тонких срезов из мягких тканей или размягченной древесины употребляют двояковогнутую или плоско-вогнутую ручную опасную бритву.

Объект зажимают между большим и указательным пальцами левой руки, располагая их так, чтобы большой палец, обращенный к груди, находился чуть ниже горизонтальной плоскости предполагаемого среза, а указательный — с противоположной стороны на уровне предполагаемого среза, так чтобы палец мог служить опорой для бритвы. Мелкие объекты или мнущийся материал зажимают между половинками расколотого вдоль кусочка сердцевины бузины и режут вместе с сердцевинной; можно также зажимать объекты между кусочками корковой пробки или иного мягкого, но упругого материала (рис. 5, 5).

Бритву держат в правой руке горизонтально, повернув лезвием к себе и плотно зажав черенок бритвы между пальцами (рис. 5, 3). При этом большой палец должен лежать на рубчатой грани черенка, а указательный и средний — на противоположной. Рукоятку бритвы при таком приеме слегка разворачивают на себя, так чтобы безымянный палец и мизинец свободно могли лежать на кончике черенка и рукоятке. Можно также повернуть рукоятку бритвы от себя и пропустить ее между средним и безымянным пальцами или между безымянным пальцем и мизинцем. При таком приеме против большого пальца на черенке располагаются три пальца (мизинец свободен) или четыре, и бритва зажимается более плотно. Обе руки держат свободно; опираться ими на стол или прижимать к груди не следует (лишь при резке достаточно плотных объектов левую руку можно прижать к корпусу).

Свежий материал либо режут сухой бритвой, либо смачивают объект и лезвие водой; при резке спиртового материала лезвие смачивают разбавленным спиртом, делают это обычно свободными пальцами левой руки, опуская их в чашечку с жидкостью и проводя по обеим поверхностям бритвы от обушка к лезвию.

Перед изготовлением микроскопических срезов нужно подготовить поверхность объекта, придав ей несколькими грубыми движениями бритвы или скальпелем нужную ориентировку и выровняв ее. Поверхность, с которой делают срезы, не должна быть очень большой. Толщина срезов зависит от цели исследования. Для получения тонкого среза с части поверхности объекта лезвие кладут на подготовленную поверхность у ее середины или у внешнего (по отношению к исследователю) края среза, опираясь обушком на указательный палец. Затем, следя, чтобы лезвие плотно прижи-

малось к объекту, но не сильно углублялось в него, бритву одним свободным скользящим движением ведут вкось (на себя и одновременно в сторону). При этом надо стараться провести лезвие по поверхности среза от начала лезвия до его конца, так как чем большая часть лезвия будет участвовать в срезе, тем меньше будет режущий угол бритвы и тем легче сделать более тонкий срез. При изготовлении среза нельзя делать бритвой движения то в одну, то в другую сторону («пилить») или вести ее прямо на себя перпендикулярно обуху; в обоих случаях срезы получаются неровными и рваными, а бритва при этом портится. Для получения среза со всей подготовленной поверхности объект начинают резать с края, опираясь бритвой первоначально на указательный палец левой руки. Такие срезы, конечно, будут более толстыми, чем срезы, полученные первым способом.

Не выпуская объект и бритву из рук, делают несколько срезов, которые затем мягкой кисточкой, смоченной в воде или в слабом спирте, снимают с поверхности бритвы (рис. 5, 4) и помещают в воду, откуда затем и выбирают наиболее удачные срезы. Использование препаровальных игл для снятия срезов нежелательно, так как при этом легко повреждается лезвие бритвы. Срезы нельзя подсушивать, чтобы в клетки не попал воздух.

ПРАВИЛА ОБРАЩЕНИЯ С БРИТВОЙ

Бритва, как и микроскоп, требует бережного обращения. При работе с ней необходимо соблюдать следующие правила: 1) бритву используют только по назначению — для приготовления микроскопических срезов; 2) бритву держат на столе закрытой, раскрывая лишь на время, когда делают срезы; 3) сделав срезы, бритву вытирают насухо чистой тряпкой или кусочком фильтровальной бумаги и закрывают; 4) лезвие бритвы оберегают от ударов, соприкосновения с твердыми предметами; 5) бритву оберегают от реактивов, особенно кислот; 6) при длительных перерывах в работе бритву смачивают машинным маслом.

ПРАВКА И ТОЧКА БРИТВЫ

Перед работой и в процессе ее бритву следует править на ремне. Чтобы клинок не ржавел, бритву желательно править и после работы.

При правке (рис. 5, 2) черенок бритвы зажимают между большим и указательным пальцами, бритву кладут плашмя на специальный ремень и ведут обухом вперед, проводя по всей длине ремня и держа ее перпендикулярно движению (т. е. поперек ремня). Поскольку ширина ремня обычно

меньше длины лезвия, бритву при движении вдоль ремня ведут слева направо или справа налево так, чтобы все лезвие прошло по ремню. У концов ремня бритву, не отрывая от него, перевертывают через обушок, поворачивая черенок между большим и указательным пальцами. Не рекомендуется сильно нажимать бритвой на ремень, особенно в конце правки. Остроту жала бритвы проверяют пробой «на волосы» или «на палец». В первом случае, держа бритву под острым углом, проводят ею по волосам на голове; недостаточно острая бритва скользит по волосам, острая — сразу же «захватывает» волосы и может их разрезать. При пробе «на палец», держа бритву лезвием вверх, проводят большим пальцем той же руки вдоль лезвия при минимальном давлении; если бритва недостаточно острая, лезвие скользит, если острая — лезвие «захватывает» палец (впивается в кожу).

Если бритва зашлифовалась от длительной работы или зазубрилась при резке твердых объектов, ее необходимо заточить. Точат бритву на специальном камне (бруске), поверхность которого в зависимости от его сорта и цели точки можно смочить водой, керосином, машинным маслом и др. Бритву кладут плашмя на брусок острым краем вперед под углом к его длинной оси, так чтобы на нем помещалось все лезвие (рис. 5, 1). Придавливая бритву обеими руками (у черенка и у переднего конца), ее ведут лезвием вперед. Дойдя до конца камня, бритву переворачивают через обушок, и, не отрывая от него, ведут обратно. Если брусок значительно уже длины лезвия, то при точке бритву ведут вперед и одновременно наискось, следя за тем, чтобы все лезвие от черенка до конца проходило по бруску при движении в одну сторону. Точку контролируют под микроскопом и продолжают до тех пор, пока на линии лезвия не сгладятся зазубрины или не исчезнет бахрома, а грани между фасками и поверхностями бритвы не станут резкими. После точки бритву хорошо протирают тряпочкой и правят на ремне.

Для изготовления срезов небольших и мягких объектов можно также пользоваться лезвиями «безопасных» бритв, но эти лезвия необходимо укреплять в специальных держателях.

ОФОРМЛЕНИЕ РЕЗУЛЬТАТОВ ИССЛЕДОВАНИЯ

АНАТОМИЧЕСКИЙ РИСУНОК

Зарисовка объектов — важнейшая часть исследовательской работы, поскольку при выполнении рисунка структура объекта анализируется более тщательно, чем при простом,

хотя и внимательном просмотре препарата. По сути дела, рисунок — это вывод, полученный в процессе изучения объекта, и в этом отношении он существенно отличается от микрофотографии. Рисунок — это важный для учебных целей метод оформления результатов наблюдения, поэтому при изготовлении анатомического рисунка, для того чтобы он был понятен и правильно истолкован другими ботаниками, надо следовать определенным правилам.

Грамотный анатомический рисунок должен, как правило, представлять собой проекцию оптического сечения через объект, но проекцию идеальную, схематизированную в большей или меньшей степени. В отличие от микрофотографии, «фиксирующей» все детали, не выделяя среди них главные и второстепенные, на рисунке в зависимости от цели исследования могут быть «удалены» некоторые структуры и подчеркнуты те особенности, на которые требуется обратить внимание.

Например, при изучении оболочек клеток какой-либо ткани можно не изображать содержимое клеток и в то же время отметить слоистость клеточных оболочек, проявляющуюся при соответствующей окраске или микрохимической обработке среза. В ряде случаев, чтобы подчеркнуть специфические особенности объекта, можно изображать те элементы оболочки и содержимого клеток, которые не попадают целиком в оптическое сечение (например спиральные утолщения сосудов, отдельные кристаллы в друзе и т. п.). Вполне понятно, что различные дефекты препарата не должны отображаться на рисунке.

Поскольку рисунок должен изображать оптическое сечение объекта, имеющего определенную толщину, различную в разных его частях, то при выполнении рисунка следует непрерывно анализировать препарат, поднимая и опуская тубус микроскопа, и сравнивать изображаемое с препаратом. Опытные исследователи с нормальным зрением обычно рисуют, рассматривая объект левым глазом, глядя на рисунок правым, при этом одна рука у них все время находится на микрометрическом винте, в то время как другая держит карандаш.

Анатомический рисунок — рисунок графический, выполняемый с помощью двух изобразительных средств — линии и точки.

При малом увеличении микроскопа обычно рисуют схемы, на которых, при точном соблюдении пропорций между отдельными тканями и частями препарата, сами ткани и наиболее крупные элементы их (например просветы крупных сосудов) обозначаются условно. При этом следует избегать чрезмерного «зашифровывания» деталей объекта; схема должна быть лаконичной, легко читаемой и понятной не

только ее изготовителю. Образцы схем смотрите на рисунках 10 и 27.

Большим увеличением микроскопа пользуются при выполнении детальных рисунков. При этом, прежде чем рисовать, необходимо выбрать такое место на препарате, которое отражает все наиболее характерные особенности изучаемых клеток или тканей. На детальном рисунке изображают клетки, отмечая внутреннюю границу их оболочек (т. е. границу полости клетки), а у толстостенных клеток также срединную пластинку, поры, а иногда и слои клеточной оболочки. Цитоплазму, если требуется, изображают точками (образцы детального рисунка см. на с. 102).

Рисунок, как схематизированный, так и детальный, должен быть достаточно крупным и иметь четкие пояснительные подписи.

Для рисования используют плотную белую бумагу (лучше чертежную, нарезанную на стандартные листы) и графитовые карандаши средней твердости (НВ, ТМ). При изготовлении схем в ряде случаев можно пользоваться и цветными карандашами.

При выполнении грамотного, научно достоверного анатомического рисунка рекомендуется пользоваться рисовальным аппаратом; рисунки, выполненные без помощи рисовального аппарата, будут обладать рядом недостатков, и в первую очередь нарушением пропорций между отдельными частями препарата.

РАБОТА С РИСОВАЛЬНЫМ АППАРАТОМ

Наиболее удобны аппараты типа РА-1 и мало отличающиеся от них аппараты типа РА-4. Внешний вид такого аппарата и принципиальная схема хода лучей в нем изображены на рисунках 6 и 7.

Аппарат состоит из призмы-кубика (1) и плоского зеркала (2), соединенных между собой штангой. Призма-кубик укреплена в оправе, подвижно соединенной со штангой и откидывающейся. К штанге прикреплен также и хомутик, надеваемый на тубус микроскопа, из которого предварительно вынут окуляр. Аппарат закрепляется на тубусе с помощью барашка.

Призма-кубик состоит из двух склеенных между собой так называемых трехгранных призм. При установке призмы-кубика над окуляром часть лучей, идущих от препарата, проходит в глаз наблюдателя, а часть отражается. Чтобы поле зрения не было ограничено краями призмы, ее центральная горизонтальная плоскость должна располагаться точно на уровне выходного пучка лучей. Этот уровень можно опреде-

лить, уловив изображение объекта на матовом стекле или папиросной бумаге, держа их над окуляром.

При установке зеркала справа от микроскопа, под углом 45° к поверхности стола, на котором стоит микроскоп, лучи света, отраженные от стола, также попадут в глаз наблюдателя, склонившегося над оправой рисовального аппарата. Если теперь под зеркалом поместить и закрепить лист чистой бумаги с карандашом, то наблюдатель одновременно увидит объект, лист бумаги и кончик карандаша. Если ос-

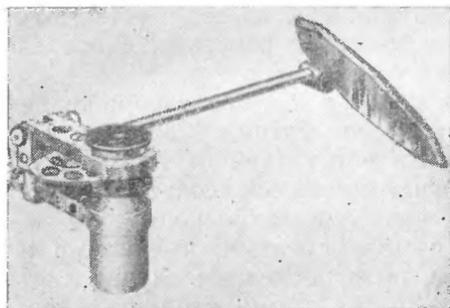


Рис. 6. Рисовальный аппарат (РА-1) (объяснения в тексте)

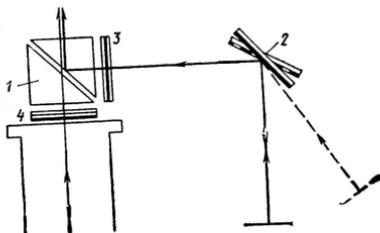


Рис. 7. Ход лучей в рисовальном аппарате (объяснения в тексте)

вещность объекта и бумаги одинакова, то, передвигая карандаш, можно обвести контуры требуемых участков и клеток объекта, наблюдаемого в микроскоп; в противном случае плохо будут видны либо бумага с карандашом, либо объект.

Если в качестве источника света взята обычная электрическая лампа или же работа проводится при дневном свете, то для выравнивания освещенности изображений объекта, бумаги и карандаша следует пользоваться двумя системами светофильтров. Одна из систем (3) вмонтирована в ту же оправу, что и призма-кубик, и состоит из трех дымчатых стекол разной степени прозрачности. Вращая оправу вокруг оптической оси, на пути лучей, идущих от зеркала к призме, можно поставить по очереди три фильтра (плотность их указана в порядке возрастания от 2 к 4) или же полностью выключить эти фильтры из хода лучей, для чего оправу нужно повернуть до щелчка так, чтобы со стороны зеркала стояла цифра 1.

Вторая система светофильтров (4) смонтирована на горизонтальной пластинке под оправой; эта система регулирует силу света, идущего от окуляра в глаз наблюдателя. В пластине просверлены четыре отверстия. Одно из них сквозное, а в три других вставлены в порядке увеличения плотности

(начиная от сквозного отверстия) фильтры того же типа, что и в системе, вмонтированной в оправу.

Работая обеими системами светофильтров, можно добиться равномерной освещенности бумаги, карандаша и изображения объекта. При этом нередко оказывается полезным регулировать и освещенность бумаги, дополнительно затеняя ее экраном от чересчур яркого источника света или, наоборот, подсвечивая ее.

Если в качестве источника света взята специальная лампа, соединенная с реостатом, то системами фильтров можно не пользоваться и, выключив фильтры из хода лучей, отрегулировать яркость лампы с помощью реостата, одновременно подсвечивая или затеняя бумагу.

Так как глаз наблюдателя относит мнимое изображение объекта на расстояние оптимального зрения (250 мм), то, располагая зеркало на таком же расстоянии от призмы-кубика (учитывая и длину штанги), можно зарисовать изображение с тем же увеличением, что дает микроскоп.

РА-1 и РА-4 используют с микроскопами, имеющими и прямые и наклоненные тубусы, но в последнем случае лист бумаги нужно прикреплять к специальному столику, плоскость которого перпендикулярна тубусу.

Рисовальный аппарат крепят и к штативной лупе, используя переходной держатель, входящий в комплект лупы. Можно крепить его и к МБС-1, для чего необходим специально изготовленный хомутик.

С помощью рисовального аппарата исследователь получает не рисунок, а набросок с правильным масштабным соотношением и расположением деталей объекта. Этот набросок потом уточняется и детали дорисовываются, для чего оправу РА следует откинуть и смотреть прямо в окуляр.

ОБЩИЙ ПЛАН СТРОЕНИЯ РАСТЕНИЙ

Высшие растения — многоклеточные организмы, но, в отличие от низших, они имеют типичное тканевое строение, так как слагающие их клетки специализированы в выполнении ими разных функций. Сложная внутренняя структура обычно коррелирует у высших растений со сложным расчленением тела.

Наиболее простое строение обнаруживают печеночные мхи. Тело некоторых из них представляет собой плоскую, обычно разветвленную зеленую пластинку (слоевище, или таллом). Таллом имеет дорсивентральное строение. На нижней его стороне развиваются ризоиды, служащие для прикрепления растения к почве и поглощения из нее воды с растворенными в ней веществами.

У листостебельных мхов хорошо развиты осевой орган — стебель — с расположенными на нем мелкими листьями, выполняющими функцию фотосинтеза. Стебель несет ризоиды, наиболее многочисленные в его основании.

Папоротникообразные (плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные), голосеменные и покрытосеменные растения характеризуются наличием трех вегетативных органов: листа, стебля и корня. Такое расчленение тела растения биологически наиболее целесообразно: поглощению почвенных растворов и ассимиляции углекислого газа соответствуют два специализированных органа — корень и лист, а стебель выполняет роль связующего звена между этими органами.

СТРОЕНИЕ ТАЛЛОМА МЕЦГЕРИИ ОПУШЕННОЙ — *METZGERIA PUBESCENS* (SCHRANK) RADDI

(рис. 8, 1)

Мецгерия опушенная встречается в западных районах европейской части СССР, на Кавказе, в Западной Сибири и на Дальнем Востоке на коре деревьев, на скалах, реже на почве в лесной зоне. Ее можно собрать летом и зафиксиро-

вать в спирте или загербаризировать. Сухой материал перед занятием следует размочить.

Таллом мейцгерии представляет собой псевдодихотомически разветвленную тонкую желтовато-зеленую пластинку длиной 2—3 см и шириной до 3 мм. На талломе имеются короткие простые волоски, на нижней стороне таллома развиваются ризоиды, обычно плохо заметные. Вдоль однослойной пластинки по ее середине проходит «средняя жилка» (ребро), состоящая из нескольких слоев клеток.

Задание. Под лупой или биноклем зарисовать внешний вид таллома мейцгерии.

* * *

С внешним строением таллома можно познакомиться также на примере риччии пльвущей (*Riccia fluitans* L.), которую часто разводят в аквариумах. Талломы риччии узкие, дихотомически разветвленные, гладкие, но без ризоидов.

Вместо таллома мейцгерии можно зарисовать талломы маршанции многообразной (*Marchantia polymorpha* L.), растущей на влажной почве в лесах, по берегам ручьев и канав, а также на старых кострищах.

Крупные, до 10 см длиной и 1—2 см шириной, темнозеленые дихотомически разветвленные раздельнополюе талломы маршанции состоят из многих слоев клеток. Ризоиды, прикрепляющие слоевище к земле, бывают двух типов: простые, имеющие гладкие стенки, и язычковые, с вдающимися в полость ризоида выростами оболочки. Кроме ризоидов на нижней стороне таллома находятся также однослойные чешуйки — амфигастрии. На верхней сто-

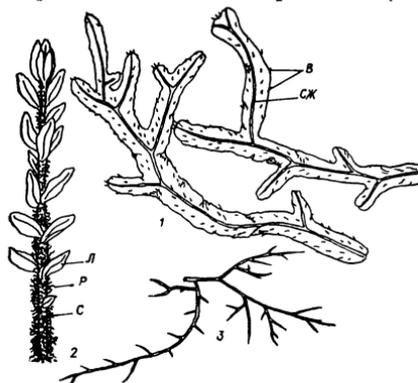


Рис. 8. Морфологическое строение мохообразных:

1 — общий вид таллома мейцгерии опушенной, 2 — общий вид мшия, 3 — ризоиды мшия; В — волоски, Л — лист, Р — ризоид, С — стель, СЖ — «средняя жилка» (срединное ребро)

роне таллома можно видеть выводковые корзиночки с выводковыми телами, служащими для вегетативного размножения, и подставки — видоизмененные ответвления таллома, на которых находятся гаметангии (у мужских растений — антеридии, у женских — архегонии).

СТРОЕНИЕ ПОБЕГА ЛИСТОСТЕБЕЛЬНОГО МХА

(рис. 8)

Для изучения побегов листостебельных мхов можно использовать разные виды мши (*Mnium*), встречающиеся на сырых лугах и болотах. Материал собирают летом или осенью. Его можно хранить сухим, но перед занятием следует размочить в воде.

Генеративные побеги этого мха прямостоячие или восходящие, со спирально расположенными листьями. Листовые пластинки округлые или ланцетные, однослойные, со средней жилкой, состоящей из нескольких слоев удлинённых клеток. От основания до верхушки стебель обычно покрыт темно-бурыми сильно разветвленными ризоидами.

Задание 1. Под лупой или биноклем зарисовать внешний вид растения, отметив стебель, листья, ризоиды.

2. При малом увеличении микроскопа зарисовать лист, отметив среднюю жилку.

* * *

Вместо мши можно зарисовать побеги других зеленых мхов (например, *Atrichum*, *Polytrichum*, *Dicranum*).

СТРОЕНИЕ СЕМЕННЫХ РАСТЕНИЙ

У семенных (голосеменных и покрытосеменных) растений зачатки вегетативных органов имеются уже у зародыша в семени. Зародыш (рис. 9, 1) состоит, как правило, из корешка, подсемядольного колена (гипокотиль), одной, двух или нескольких семядолей и верхушечной почечки. При прорастании семени зародыш развивается в проросток. Это первая, обычно кратковременная стадия развития растения. Из зародышевого корешка развивается главный корень, растущий вниз. На нем появляются более мелкие боковые корни, растущие горизонтально или косо. Гипокотиль удлиняется. Место перехода главного корня в гипокотиль называют корневой шейкой. Позднее трогаются в рост почечка, образующая побег — стебель с листьями. Часть стебля, находящаяся между семядолями и первыми листьями растения, называют эпикотилем (надсемядольным коленом).

На корневой шейке, гипокотиле и эпикотиле часто развиваются придаточные корни.

У одних растений при прорастании семени развивается длинный гипокотиль, выносящий семядоли над поверхностью почвы. Они разрастаются, зеленеют и становятся первыми фотосинтезирующими листьями растения. Такое прорастание называют надземным.

У других растений гипокотиль не разрастается, семядоли остаются в семени. Ассимилирующие листья развиваются из почечки, находящейся в семени между семядолями (у двудольных и голосеменных) или в основании семядоли (у однодольных), и выносятся над поверхностью почвы эпикотиль-

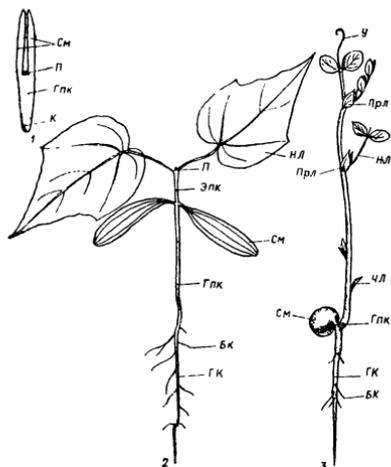


Рис. 9. Строение зародыша и проростков покрытосеменных растений.

1 — схема строения зародыша, 2 — общий вид проростка клена платановидного, 3 — общий вид проростка гороха посевного; БК — боковые корни, ГК — главный корень, Гпк — гипокотиль, К — корень, НЛ — настоящие листья, П — почечка, Прл — прилистники, См — семядоли, У — усик, ЧЛ — чашевидные листья, Эпк — эпикотиль

лем и вышерасположенными участками стебля. Такое прорастание называют подземным.

У растений с подземным прорастанием первые листья нередко оказываются недоразвившимися, чешуйчатыми, и лишь листья, находящиеся на расположенных выше участках побега, имеют типичную для того или иного растения форму. Рост побега в длину осуществляется в основном образовательной тканью, находящейся в верхушечной почке. В пазухах листьев закладываются боковые, или пазушные, почки, из которых могут развиваться боковые побеги.

СТРОЕНИЕ ПРОРОСТКА КЛЕНА ПЛАТАНОВИДНОГО — *ACER PLATANOIDES* L. (рис. 9, 2)

Проростки клена можно собрать в гербарий из самосева, появляющегося весной в насаждениях клена, или вырастить специально из семян.

Клен характеризуется надземным прорастанием. Гипокотиль достигает 4—5 и более см длины. Семядоли супротивные, крупные, продолговатые, цельные, зеленые; эпикотиль длиной 2—4 см; 2 первых листа не похожи на листья взрослого растения; они цельные, в пазухе каждого листа находится по одной пазушной почке. Побег заканчивается вер-

хушечной почкой. От гипокотилия вниз идет главный корень с боковыми корнями.

З а д а н и е. Зарисовать проросток клена, отметив корень, гипокотиль, семядоли, эпикотиль, листья почки.

* * *

Можно также посмотреть проростки фасоли обыкновенной, разводимой на огородах и в полях; ее семена также прорастают надземно. Проростки можно вырастить в лаборатории. Для этого за 1—1,5 месяца до занятий семена фасоли намачивают в воде, а после появления корешков семена кладут над отверстиями парафиновой пластинки, которую помещают в наполненный водой сосуд. Готовые проростки после образования первых листьев можно зафиксировать в спирте.

Семядоли фасоли мясистые, на корневой шейке и нижнем участке гипокотилия часто возникают придаточные корни.

Можно зарисовать также проростки липы мелколистной; они появляются в насаждениях липы в начале лета и имеют пальчатолопастные семядоли.

СТРОЕНИЕ ПРОРОСТКА
ГОРОХА ПОСЕВНОГО —
PISUM SATIVUM L.

(рис. 9, 3)

Для получения проростков семена гороха за 3 недели до занятия намачивают в воде. После появления корешков семена кладут над отверстиями парафиновой пластинки, плавающей на поверхности воды. Для изучения на зачатках пригодны проростки, на которых появились первые крупные листья. Гипокотиль у проростка короткий, 1—3 мм. Горох характеризуется подземным прорастанием: семядоли остаются в семени. Эпикотиль около 1 см длиной, несет чешуевидный зеленый лист, выше которого на побеге также находятся чешуевидные листья. Первый крупный, нормально развивающийся лист состоит из 2 прилистников, черешка, одной пары листочков и усика. От гипокотилия вниз отходит главный корень; на нем образуются короткие боковые корни.

З а д а н и е. Зарисовать общий вид проростка, отметив короткий гипокотиль, эпикотиль, недоразвившиеся и нормальные листья побега.

На ранних этапах развития зародыш представлен более или менее однородными клетками, способными к активному делению. По мере усложнения строения зародыша семенного растения, когда происходит его расчленение на зародышевый корень, семядоли, подсемядольное колено (гипокотиль) и почечку, начинается дифференциация клеток в соответствии с их будущими функциями. Растение, развивающееся из зародыша после прорастания семени, постепенно приобретает сложное анатомическое строение.

Комплексы клеток, более или менее сходных по строению, выполняющих однородные функции, имеющих одинаковое происхождение и определенное расположение в теле растения, называют тканями.

Клетки, слагающие ткани, могут быть паренхимными, если их размеры во всех направлениях почти одинаковы, и прозенхимными, если их длина значительно превышает ширину. В одних тканях клетки плотно сомкнуты, в других — разделены крупными межклетниками.

Ткани делят на образовательные и постоянные.

Образовательные ткани, или меристемы (от греч. «меристес» — делитель), обеспечивают увеличение числа клеток в теле растения, что приводит к его росту, развитию вегетативных и репродуктивных органов.

Меристемы, расположенные на верхушке побега, в конусе нарастания, состоят из изодиаметрических тонкостенных клеток. Клетки обычно слабо или совсем не вакуолизированы и содержат крупные ядра (см. рис. 14,1). Деятельностью этой ткани осуществляется развитие обоих структурных элементов побега: стебля и листьев. Образовательная ткань, находящаяся на кончике корня, обуславливает его рост в длину. Эти меристемы называют верхушечными, или апикальными (от лат. «апекс» — верхушка).

К меристемам относят прокамбий и камбий, образующие элементы проводящих тканей. Прокамбий представлен прозенхимными клетками. В состав камбия наряду с прозенхимными входят также и клетки паренхимной формы; в его

клетках обычно хорошо выражены вакуоли. Камбий обуславливает утолщение органов, поэтому его называют боковой, или латеральной (от лат. «латералис» — бок, сторона), меристемой. К боковым меристемам относят и феллоген, или пробковый камбий, образующий пробку, выполняющую функции защиты внутренних тканей стебля и корня от влияния неблагоприятных воздействий внешней среды. Клетки, возникшие при делении клеток меристемы, впоследствии претерпевают дифференциацию, превращаясь в элементы различных постоянных тканей: покровных, механических, проводящих, ассимилирующих, выделительных, запасающих, тканей поглощения веществ.

Дифференциация клеток связана со структурными изменениями протопласта, коррелирующими с изменениями клеточной оболочки, прежде всего выражающимися в ее растяжении вследствие роста клетки. Связь между протопластами соседних клеток осуществляется с помощью плазмодесм, находящихся в плазмодесменных канальцах, пересекающих первичные оболочки смежных клеток и разделяющую их клеточную пектиновую пластинку. Участки первичной оболочки, пронизанные плазмодесмами, называют первичными поровыми полями. Лишь у некоторых клеток (например, у клеток ассимиляционной ткани) первичная оболочка сохраняется в течение всей их жизни. В большинстве случаев клетки, закончившие рост, формируют более плотную вторичную оболочку, которая откладывается изнутри на первичную. Над первичными поровыми полями вторичная оболочка не откладывается. В этих местах возникают поры. Пора одной клетки, как правило, находится напротив поры соседней клетки. Таким образом, смежные стенки обеих клеток оказываются пересеченными поровыми каналами, длина которых зависит от толщины вторичной оболочки. Так как размеры плазмодесменных канальцев лежат за пределами разрешающей способности светового микроскопа, то первичные оболочки соседних клеток вместе с разделяющей их пектиновой пластинкой имеют вид тонкой пленки (поровой мембраны), разделяющей поровые каналы соседних клеток.

Постоянные ткани, возникающие в период верхушечного роста растений, называют первичными. Ткани, образующиеся из камбия или феллогена, активная деятельность которых начинается после окончания роста побега и корня в длину, — вторичными.

Из покровных тканей первичное происхождение имеет эпидермис, или кожаца, — наружный однорядный слой клеток, покрывающий побег. Он сложен плотно сомкнутыми клетками с утолщенной внешней стенкой, покрытой кутикулой, что обеспечивает защитные функции этой ткани (см. рис. 53 и 58).

Клетки или группы клеток, включенные в ту или иную ткань и отличающиеся от основной массы клеток формой или другими признаками, называются идиобластами. В эпидермисе такие идиобласты представлены замыкающими клетками станиц. Щель между этими клетками служит для дыхания и испарения воды (транспирации) (см. рис. 54); она соединена с межклетниками. Устьица и чечевички, возникающие в олеях старых органов, покрытых вторичной покровной тканью — пробкой, составляют систему проветривания.

Механические ткани обуславливают сопротивление органа разным механическим воздействиям. Это достигается прочностью клеточных стенок, которые обычно значительно толще стенок клеток других постоянных тканей. К механическим тканям относятся колленхима и склеренхима (см. рис. 3, 2).

Колленхима состоит из живых, чаще всего паренхимных клеток с целлюлозными стенками неравномерной толщины. Как и целлюлозные оболочки довольно эластичны, клетки колленхимы по мере роста и утолщения органа могут растягиваться. Тонкие участки клеточных стенок при подвядании роговеют, поэтому механическую функцию, обеспечивающую упругость органа, колленхима выполняет только в том случае, если ее клетки находятся в состоянии тургора.

Склеренхима состоит из волокон — длинных прозенхимных клеток, обычно с заостренными концами, и склеридов — паренхимных клеток или клеток сложной конфигурации. Паренхимные склериды называются каменными клетками. Их составлена, например, внутренняя часть околоплодника орехов, окружающая семена. Живые клетки многих постоянных тканей с возрастом могут склерифицироваться. При этом их оболочки значительно утолщаются и одревесневают вследствие появления в них лигнина; протопласты клеток умирают, и клетки превращаются в склериды.

Проводящие ткани обеспечивают перемещение внутри растения воды с минеральными веществами, полученными из почвы, и растворов органических соединений, синтезированных листьями. Ткань, проводящую воду, называют ксилемой (от греч. «ксилос» — дерево), или древесиной. Ткань, проводящую растворы органических веществ, называют флоэмой (от греч. «флора» — кора), или лубом. У большинства высших растений луб и древесина — сложные ткани, так как они составлены из разнородными элементами: проводящими, механическими и запасными.

Проводящие элементы ксилемы представлены трахеидами и трахеями, или сосудами. Трахеида — длинная клетка с рифами на боковых стенках (см. рис. 28). Сосуд, или трахея, — однорядный тяж обычно вытянутых в длину клеток (члеников); стенки между члениками частично или полно-

стью разрушаются, что приводит к образованию сквозных отверстий (перфораций) (см. рис. 35 и 36). Как и в трахеидах, по мере развития сосудов протопласты в составляющих их клетках-члениках отмирают, их полости заполняются водой. Таким образом, сосуд приобретает вид длинной полой трубки определенной длины.

Стенки формирующихся сосудов и трахейд утолщаются вследствие образования вторичной оболочки. В простейших случаях она откладывается в виде отдельных колец или спирально закрученных лент. Между утолщенными и скоро одревесневающими участками вторичной оболочки остается тонкая целлюлозная первичная оболочка. Такие элементы называют кольчатыми и спиральными. Вторичная оболочка может откладываться и по всей внутренней поверхности первичной оболочки, за исключением тех мест, где формируются поры. Такие трахеиды и трахеи называют пористыми.

Для водопроводящих элементов характерны окаймленные поры, при образовании которых вторичная оболочка куполообразно нависает над первичной, создавая окаймление. В разрезе пара окаймленных пор имеет контуры боковой проекции двояковыпуклой линзы, пересеченной посередине замыкающей пленкой, или поровой мембраной. В плане окаймленные поры имеют двухконтурные очертания: наружный контур соответствует окаймлению, внутренний — очертанию отверстия, открывающегося в полость клетки.

По очертанию пор и их расположению различают несколько типов поровости стенок проводящих элементов. Поры шевелевидных очертаний, вытянутые перпендикулярно продольной оси клетки и расположенные на боковых стенках одним вертикальным рядом, свойственны лестничной поровости. Такие трахеи и трахеиды обычно называют лестничными. Поры округлых, овальных или многоугольных очертаний, составляющие косые ряды, типичны для очередной поровости, а их расположение несколькими вертикальными рядами, строго одна под другой — для супротивной поровости. Иногда встречается беспорядочная поровость, когда какой-либо закономерности в расположении пор не наблюдается.

Проводящие элементы флоэмы представлены ситовидными клетками и ситовидными трубками (см. рис. 24).

Ситовидные клетки, внешне несколько напоминающие трахеиды, несут на стенках специализированные участки — ситовидные поля, представляющие собой совокупность мелких сквозных отверстий (ситовидных прободений), окруженных небольшим валиком оболочки. Ситовидные клетки характерны для всех высших растений, за исключением цветковых, у которых растворы органических веществ перемещаются по ситовидным трубкам. Ситовидная трубка, как и сосуд, представляет собой однорядный тяж вытянутых в длину

клеток (члеников) с ситовидными прободениями на конечных стенках между соседними члениками. Стенку с ситовидными прободениями называют ситовидной, или решетчатой, пластинкой.

Каждый членик ситовидной трубки физиологически связан с одной или с однорядным тяжом узких сопровождающих клеток. Конечные клетки этого тяжа, располагающегося вдоль членика ситовидной трубки, заострены и обычно выклиниваются близ ситовидных пластинок.

Членик ситовидной трубки и примыкающий к ним тяж сопровождающих клеток развиваются из одной материнской клетки, которая делится продольной перегородкой. Одна из образовавшихся клеток, разрастаясь в ширину, становится члеником ситовидной трубки. Вторая клетка, остающаяся узкой, делится поперечными перегородками, превращаясь в тяж сопровождающих клеток. При развитии ситовидной трубки в каждом из составляющих ее члеников разрушается тонопласт, ограничивающий центральную вакуоль, и цитоплазма, богатая белковыми соединениями, частично смешивается с водянистым клеточным соком. Пластиды, митохондрии и другие более мелкие органеллы, характерные для молодой клетки-членика ситовидной трубки, постепенно дегенерируют. Дольше всего сохраняется ядро, но со временем оно также разрушается.

Деградация протопласта происходит одновременно с развитием в стенках клеток ситовидных прободений, которые формируются из плазмодесменных каналцев, расположенных в первичных поровых полях. Эрозия оболочки, разделяющей эти каналцы, обуславливает их расширение, а нередко и соединение нескольких каналцев в один. Каждый каналец выстилается каллозой — полисахаридом, синтезированным клеткой. Со временем слой каллозы утолщается, диаметр ситовидного прободения сужается и вместе с этим уменьшается проводящая способность ситовидной трубки. У большинства растений к концу вегетационного периода ситовидные прободения полностью закупориваются каллозой, которая откладывается также с обеих сторон ситовидной пластинки, образуя мозолистые тела.

Сопровождающие клетки имеют строение, типичное для любой живой клетки. Ядра в них сохраняются в течение всей их жизни. Эти клетки богаты ферментами, участвующими в окислительно-восстановительных реакциях, которыми сопровождается перемещение по флоэме органических веществ. После прекращения деятельности ситовидных трубок сопровождающие клетки отмирают.

У большинства травянистых растений проводящие ткани располагаются тяжами, составляя проводящие пучки. Каждый пучок обычно содержит и флоэму и ксилему. Если пучок

состоит только из одной ткани, его называют неполным. По взаимному расположению проводящих тканей различают несколько типов пучков (рис. 10).

В коллатеральном — бокобочном (от лат. «кон» — вместе, «латералис» — боковой) пучке флоэма с одной стороны примыкает к ксилеме. Если флоэма и ксилема разделены камбием, пучок называют открытым, в отличие от закрытого, в котором камбия нет. В биколлатеральном (от лат. «бис» — дважды, «латералис» — боковой) пучке ксилема находится между двумя тяжами флоэмы. Биколлатеральные пучки всегда открытые, камбий в них находится между ксилемой и наружной флоэмой. Тяжи ксилемы, чередующиеся с тяжами флоэмы и расположенные по радиусам, характерны для радиального пучка. В концентрических пучках одна ткань окружает другую. Если центральное положение в таком пучке занимает флоэма, пучок называют амфивазальным (от греч. «амфи» — вокруг и лат. «ваз» — сосуд). Если флоэма окружает ксилему, пучок называют амфикрибральным (от лат. «крибрум» — сито, решето). Концентрические пучки всегда закрытые.

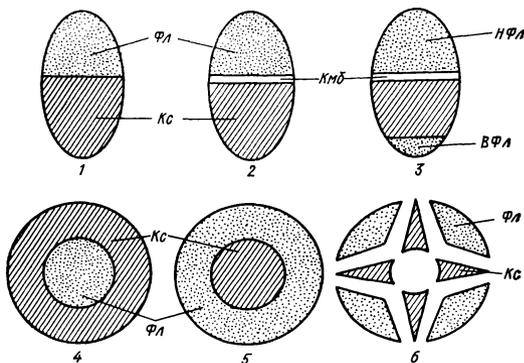


Рис. 10. Типы строения проводящих пучков:

1 — закрытый коллатеральный пучок, 2 — открытый коллатеральный пучок, 3 — биколлатеральный пучок, 4 — концентрический амфивазальный пучок, 5 — концентрический амфикрибральный пучок, 6 — радиальный пучок; ВФл — внутренняя флоэма, Камб — камбий, Кс — ксилема, НФл — наружная флоэма, Фл — флоэма

Закрытые коллатеральные пучки встречаются в стеблях членистостебельных, однодольных и листьях большинства высших растений. Концентрические пучки характерны для многих папоротников и стеблей некоторых однодольных. В стеблях двудольных пучки, как правило, открытые, коллатеральные или биколлатеральные. Корням свойственны радиальные пучки, однако у голосеменных и двудольных радиальное расположение ксилемы и флоэмы хорошо заметно лишь в тех корнях, в которых еще не началась работа камбия.

Пространства между специализированными тканями заполнены клетками основной паренхимы. В эволюции расте-

ний основная паренхима дифференцировалась в ассимилирующую, запасающую, и выделительную ткани.

В зависимости от выполняемых функций каждый орган растения характеризуется определенной совокупностью тканей. Степень развития той или иной ткани, структурные особенности слагающих ее элементов в большой мере определяются систематическим положением растений и условиями их произрастания.

ПОБЕГ

ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ ПОБЕГА

Стебель, несущий листья и почки, составляет побег (рис. 11). Место соединения листа со стеблем называют узлом, участок стебля между соседними узлами — междуузлем, угол, образованный листом и вышерасположенным междуузлем, — пазухой.

Почки могут быть верхушечными и пазушными. Верхушечная почка находится на конце побега, ее ось продолжает ось этого побега. Из верхушечной почки развивается главный побег растения (ось первого порядка). Из почек, расположенных в пазухах листьев, развиваются боковые побеги, на каждом

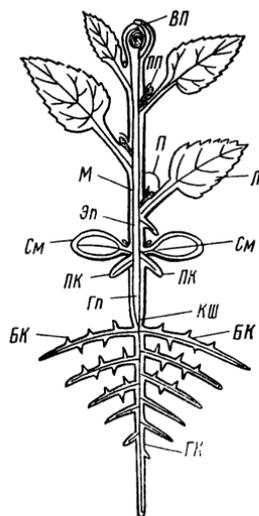


Рис. 11. Схема строения двудольного растения: БК — боковой корень, ВП — верхушечная почка, ГК — главный корень, Гп — гипокотиль, КШ — корневая шейка, Л — лист, М — междуузлие, П — пазуха листа, ПК — придаточный корень, ПП — пазушная почка, См — семядоля, Эп — эпикотиль

из которых также имеются верхушечная и пазушные почки. Почки могут находиться не в пазухах листа, а на междуузлии, на корнях и на листьях; такие почки называют придаточными.

По строению и продолжительности жизни побегов растения делят на травянистые и деревянистые (рис. 12).

У большинства травянистых растений, произрастающих в зоне умеренного климата, надземные побеги существуют один вегетационный период, а затем побеги целиком или только в верхней части отмирают.

По продолжительности жизни травянистые растения могут быть однолетними, двулетними и многолетними.

Однолетние растения живут менее одного года. Двулетние растения в первый год образуют вегетативные органы и накапливают в корнях запасные питательные вещества. На следующий год они цветут и после плодоношения отмирают.

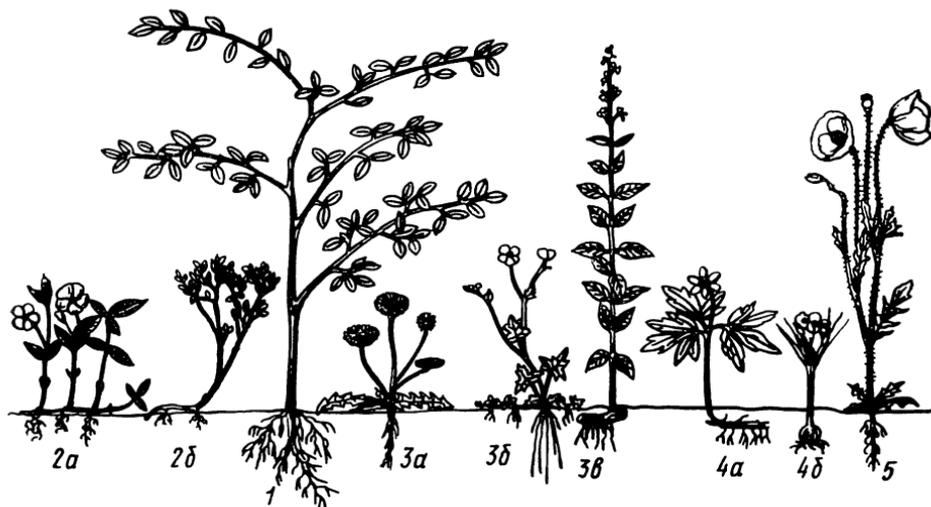


Рис. 12. Жизненные формы растений (из Спрасбургера, 1958): 1 — деревья и кустарники, 2а, б — кустарнички, 3а, б — многолетние травы, у которых почки возобновления закладываются на уровне поверхности почвы, 4а, б — многолетние травы, почки возобновления которых скрыты в почве, 5 — однолетние травы.

Среди двулетников много культурных растений (морковь, редька, свекла и др.).

Многолетние травянистые растения живут больше двух лет, у них ежегодно из почек развиваются надземные побеги, живущие один год и отмирающие в конце вегетационного периода. Почки, из которых развиваются годичные побеги, называют почками возобновления. У растений зон умеренного и холодного климатов они находятся в большинстве случаев под землей на корневищах, клубнях, луковичах, клубнелуковичах, реже выносятся на поверхность почвы (у многих розеточных растений) или несколько приподнимаются над ней. Части растения, несущие почки возобновления, живут много лет, или, отмирая весной после отрастания побегов, к осени образуются вновь.

Деревянистые растения характеризуются наличием не отмирающих на зиму многолетних надземных, сильно одревесневших побегов. Они представлены деревьями и кустарниками. У деревьев хорошо развит главный стебель — ствол, достигающий обычно большой высоты, и крона, состоящая из многочисленных более мелких боковых ветвей.

У кустарников главный ствол обычно недолговечен или слабо развит. Из пазушных и придаточных почек, находящаяся в его основании, развиваются побеги, которые достигают мощного развития. Кустарники обычно ниже типичных деревьев.

У кустарничков стебли ^{с/л} многолетние, но у них слабо выражены вторичное утолщение и рост в высоту. Всю жизнь они остаются низкорослыми и тонкостебельными. Зимой их полностью или почти полностью укрывает снег. К кустарничкам относятся брусника, голубика, багульник, клюква, линнея и др.

У полукустарников основания побегов одревесневают и сохранияются несколько лет. Верхние части побегов на зиму отмирают. Из пазушных почек, расположенных на зимующих участках побегов, весной следующего года отрастают новые побеги (некоторые виды полыни, сабельник).

Разделение растений на перечисленные жизненные формы довольно условно, так как между ними существуют переходные формы.

У многих растений, как травянистых, так и древесных, в зависимости от размеров междоузлий различают так называемые удлиненные и укороченные побеги. Удлиненные побеги имеют хорошо развитые междоузлия, узлы удалены один от другого, у укороченных побегов междоузлия короткие.

Укороченные боковые побеги характерны для многих древесных растений (сосна, лиственница, тополь, береза, яблоня и др.), у них у покрытосеменных нередко образуются соцветия и плоды, поэтому у культурных плодовых растений их называют «плодушками».

В ряде случаев вся надземная вегетативная часть травянистого растения представляет собой укороченный побег, на котором у самой земли находится розетка листьев. Такие растения называют розеточными (подорожник, одуванчик, свекла на первом году жизни).

По направлению роста различают побеги (рис. 13) прямостоячие, наклоненные, поникающие — прямостоячие или наклоненные с отогнутыми вниз верхушками (цветоносный побег мака перед цветением), свешивающиеся (побеги многих травянистых растений, растущих на краях обрывов и отвесных стенках), дуговидные (ежевика), восходящие, или приподнимающиеся (клевер), коленчато-восходящие — по общему направлению восходящие, но с резкими перегибами в узлах (лисохвост коленчатый), лежащие, или стелющиеся, — расположенные параллельно поверхности почвы (горец птичий, спорыш), ползучие — лежащие на поверхности земли и укореняющиеся в местах соприкосновения с землей (боковые побеги живучки ползучей), изломанные — в узлах

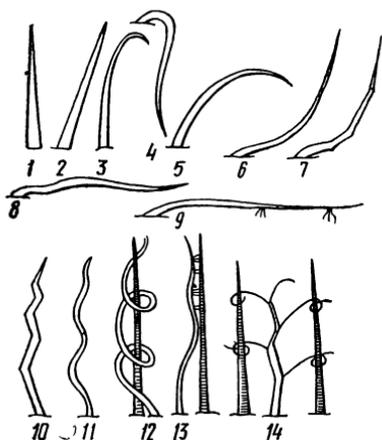


Рис. 13. Типы побегов по направлению роста (по Ал. А. Федорову и др., 1962; с изменениями):

1 — прямостоячий, 2 — наклонный, 3 — поникающий, 4 — свисающий, 5 — дуговидный, 6, 7 — восходящий, 8 — лежащий, 9 — ползучий, 10 — изломанный, 11 — извилистый, 12 — вьющийся, 13 — взползающий, 14 — цепляющийся

меняющие направление роста (липа), извилистые — волнисто-изогнутый на отдельных участках или по всей длине (некоторые виды ивы), вьющиеся (вьюнок), взползающие — прикрепляющиеся к вертикальной опоре с помощью придаточных корней (плющ), лазающие — прикрепляющиеся к вертикальной опоре с помощью усиков (горох, виноград).

СТРОЕНИЕ ПОЧЕК

По строению почки бывают вегетативными и генеративными. Вегетативная почка представляет собой зачаточный вегетативный побег, заканчивающийся конически вытянутым или куполовидным гладким конусом нарастания, состоящим из образовательной ткани (верхушечной, или апикальной, меристемы).

При делении группы клеток одного-двух периферических слоев конуса нарастания возникают бугорки — зачатки будущих листьев. Непосредственно над ними формируются бугорки, из которых развиваются пазушные почки (см. рис. 14, 2).

Под конусом нарастания листовые бугорки расположены близко один к другому, по направлению к основанию почки они увеличиваются и постепенно раздвигаются вследствие разрастания находящихся между ними участков стебля. Таким путем формируются междоузлия. Листовые зачатки в нижней части почки нередко имеют форму, близкую к форме взрослого листа, но по размерам в несколько десятков раз мельче их.

У многолетних растений к концу вегетационного периода образование новых листовых бугорков меристемой конуса нарастания постепенно замедляется и наконец прекращается. Конус нарастания становится более или менее плоским. Некоторые листовые зачатки (самые старые из имеющихся

на конусе нарастания) могут дифференцироваться в более плотные чешуевидные листья (почечные чешуи), прикрывающие конус нарастания вместе с находящимися непосредственно под ним более молодыми листовыми зачатками, которые обычно складываются или скручиваются определенным образом, что характеризует листосложение (см. с. 119, рис. 46). Так формируются зимующие почки.

Число почечных чешуй, представляющих собой видоизмененные листья, колеблется от одной до нескольких десятков. Очень много их у хвойных растений. Почечные чешуи деревьев кожистые, плотные, часто они покрыты густо расположенными волосками или выделяют смолы и бальзамы. Все эти приспособления предохраняют внутренние части почки от высыхания, отрицательного влияния низких температур и механических повреждений. Эти почки называют закрытыми. Лишь у немногих древесных растений зоны умеренного климата почки голые (открытые), не имеющие защитных почечных чешуй (калина гордовина, крушина). При прорастании такой почки наружные листовые зачатки развиваются в нормальные или несколько меньшие по размерам и проще устроенные зеленые листья.

Форма, размеры почек, число, структура и окраска почечных чешуй, способы их смыкания, называемого почкосложением (см. рис. 46), характерны для каждого вида и, наряду с другими внешними признаками, дают возможность различать виды древесных растений, даже сбросивших листья.

Почки травянистых растений перезимовывают под землей или на ее поверхности, они защищены верхними слоями почвы и подстилкой из отмерших листьев. Почечные чешуи обычно тонкие и не имеют тех защитных образований, которые свойственны зимующим почкам большинства древесных растений.

При развитии из почек побегов почечные чешуи опадают, оставляя на стебле рубцы, составляющие почечные кольца, по ним можно подсчитать возраст стебля. При опадении листьев на стебле также остаются листовые рубцы, имеющие характерные для каждого вида деревьев и кустарников очертания.

Некоторые заложившиеся почки не развиваются в олиственные побеги много лет, их называют спящими, или покоящимися. Они могут образовать побеги обычно в случае какого-либо сильного повреждения растения.

Придаточные почки, формирующиеся на междоузлиях боковых ветвей и на старых участках ствола, также могут длительное время находиться в состоянии покоя. Часто они скрыты под корой и незаметны. Из придаточных почек, при-

уроченных к нижней части ствола, после срубания дерева образуется пневая поросль (например, у березы).

В генеративной почке меристема конуса нарастания после образования нескольких листовых бугорков участвует в формировании цветка или соцветия. Генеративные почки обычно крупнее вегетативных и отличаются от них формой. Нередко встречаются почки смешанного типа, в которых находятся зачатки побега, несущего листья, а также соцветия или цветка.

СТРОЕНИЕ ВЕРХУШКИ ПОБЕГА И КОНУСА НАРАСТАНИЯ ВОДЯНОЙ СОСЕНКИ — *HIPPURIS VULGARIS* L.

(рис. 14)

Водяная сосенка образует заросли на мелководьях озер, прудов и рек. Стебли ее выставляются из воды на 20—30 см. Отрезанные от стебля верхушки длиной не более 1 см мож-

но собрать в первой половине лета и зафиксировать в спирте.

Для изучения строения верхушки побега необходимо сделать бритвой продольный срез, зажав отрезанную часть побега между двумя кусочками сердцевинного пенопласта. Срез рассматривают в воде или глицерине под лупой, бинокляром или микроскопом.

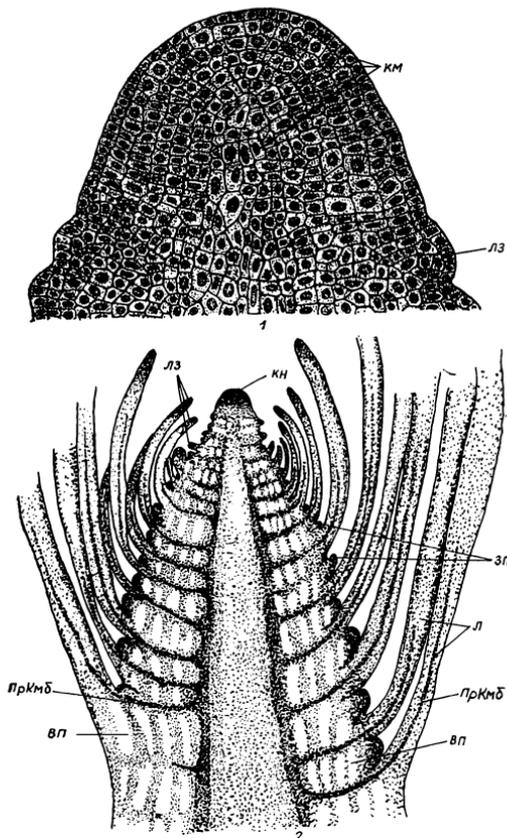


Рис. 14. Строение конуса нарастания (1) и верхушки побега (2) водяной сосенки: *ВП* — воздушные полости, *ЗП* — зачатки почек, *КМ* — клетки верхушечной меристемы, *КН* — конус нарастания, *Л* — сформированные листья, *ЛЗ* — зачатки листьев, *ПрКмб* — прокамбий

Побег оканчивается полушаровидным конусом нарастания, состоящим из изодиаметрических тонкостенных плотно соединенных клеток с крупными ядрами. В нижней части конуса нарастания образуются бугорки — зачатки будущих листьев. По мере развития бугорки увеличиваются, удлиняются и искривляются, так как нижняя или абаксиальная (от лат. «аб» — от и «аксис» — ось) сторона листового зачатка растет быстрее, чем верхняя, или адаксиальная (от лат. «ад» — к), вследствие более активного деления клеток. В пазухе каждого листа сидят зачатки пазушных почек. Мелкие листовые зачатки, расположенные под конусом нарастания, тесно сближены, нижние, более крупные, разделены хорошо выраженными междоузлиями, в которых можно видеть формирующиеся воздушные полости. Удлинение междоузлий происходит путем вставочного (интеркалярного) роста, при котором наиболее активно делятся клетки, находящиеся в их основании. Клетки делятся перегородками, направленными преимущественно перпендикулярно продольной оси побега.

З а д а н и е. Зарисовать верхушку побега в продольном разрезе, отметив конус нарастания, формирующиеся листья, пазушные почки, междоузлия.

* * *

Строение, сходное с описанным, имеет верхушка побега элодеи канадской (*Elodea canadensis* Michx.), также часто встречающейся в пресных водоемах.

ПОБЕГИ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

СТРОЕНИЕ МНОГОЛЕТНЕЙ ВЕТКИ ТОПОЛЯ —

POPULUS L.

(рис. 15)

Виды тополя широко распространены в городских посадках. Многолетние ветки можно срезать со взрослого дерева непосредственно перед занятием.

На ветке хорошо различимы годовичные приросты, на их границах находятся почечные кольца. На побеге над листовыми рубцами расположены пазушные почки; верхняя почка побега также пазушная, под ней хорошо виден листовой рубец. На двулетних и более старых удлиненных побегах имеются укороченные побеги, развившиеся из пазушных почек; некоторые почки остаются спящими. Годичный прирост укороченных побегов обычно не превышает 1—1,5 см. Укороченные побеги несут по 3—6 листьев, после опадения которых остаются листовые рубцы. У старых укороченных побе-

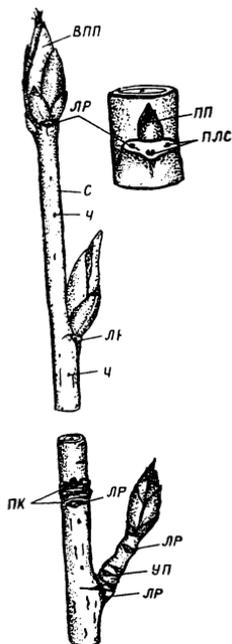


Рис. 15. Морфологическое строение побега тополя: ВПП — верхняя пазушная почка, ЛР — листовые рубцы, ПК — почечное кольцо, ПЛС — пучки листового следа, ПП — покоящаяся почка, С — стебель, УП — укороченный побег, Ч — чечевичка

гов, так же как и у удлиненных, годовичные приросты разделены почечными кольцами. По ним легко установить возраст побега.

Задание. Зарисовать общий вид трёхлетней ветки тополя, отметив почечные кольца на удлиненном и укороченных побегах, листовые рубцы, пазушные почки, спящие почки и верхнюю (пазушную по положению) почку.

Тополь можно заменить березой, осиной, ольхой, у которых также хорошо видны различия между побегами.

СТРОЕНИЕ ПОЧЕК БУЗИНЫ КРАСНОЙ — *SAMBUCUS RACEMOSA L.*

(рис. 16, 1—5)

Бузина красная широко распространена в лесах возле населенных пунктов и на мусорных местах. Материал можно заготовить непосредственно перед занятием.

Вегетативные почки бузины веретеновидные, острые, расположены преимущественно в основании побегов, а также в затененных частях кустов. Генеративные почки более короткие, чем вегетативные, округло-яйцевидные, развиваются на хорошо освещенных побегах, часто их бывает больше, чем вегетативных. Вегетативные и генеративные почки плотно закрыты супротивными черепитчатыми почечными чешуями.

Для изучения внутреннего строения почки ее разрезают вдоль и рассматривают под лупой или биноклем.

На продольном разрезе вегетативной почки виден зачаточный стебель, заканчивающийся конусом нарастания, и листовые бугорки, а также листья на разных стадиях формирования. Верхние зачатки листьев цельные, в основании почки они расчленены на нитевидные дольки. Самые нижние листья

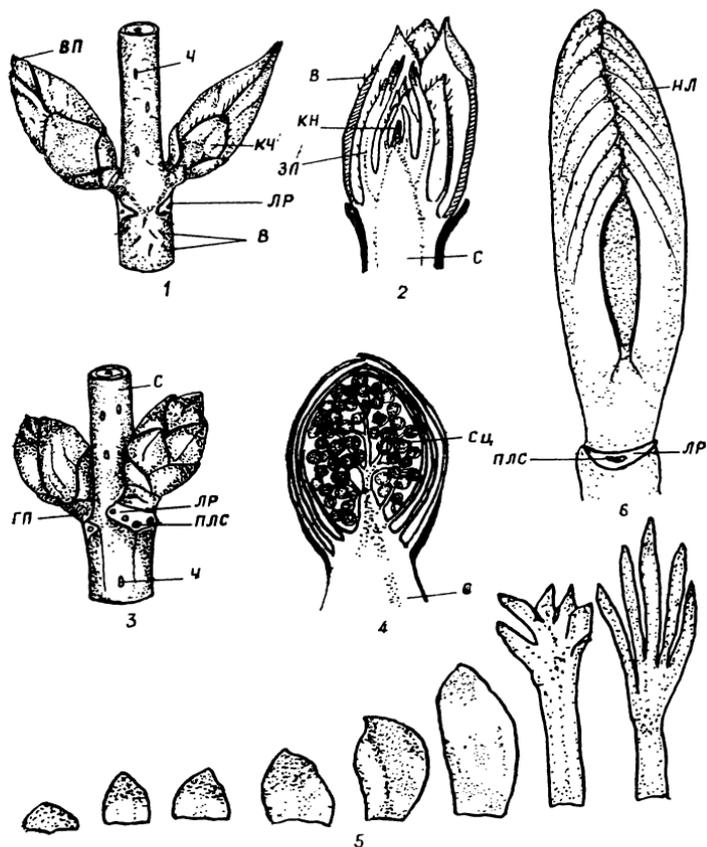


Рис. 16. Строение почек бузины (1—5) и калины гордовины (6):
 1, 3, 6 — внешний вид почек, 2, 4 — почки в продольном разрезе, 5 — переход от почечных чешуй к листьям; В — волоски; ВП — вегетативная почка, ГП — генеративная почка, ЗЛ — зачатки листьев, КН — конус нарастания, КЧ — кроющие чешуи, ЛР — листовые рубцы, НЛ — наружные листья почки, ПЛС — пучки листовых следов, С — стебель, СЦ — зачаток соцветия, Ч — чечевички

представлены почечными чешуями. При их развитии сильно разрастаются основания листьев, а листовые пластинки недоразвиваются. При распускании почек почечные чешуи немного разрастаются и на самых внутренних из них появляются миниатюрные листовые пластинки, основание чешуи остается сильно расширенным и удлинненным. Строение почечных чешуй можно рассмотреть на заранее подготовленном и смонтированном на картоне гербарном материале из чешуй, разрастающихся при распускании почек.

На продольном разрезе генеративной почки видна разветвленная ось соцветия с многочисленными зачатками цветков на концах мелких веточек; в основании оси соцветия находятся крупные зачатки нижних листьев генеративного побега; снаружи почка одета почечными чешуями, имеющими такое же строение и происхождение, как и почечные чешуи вегетативной почки.

З а д а н и е. 1. Зарисовать внешний вид участка побега с вегетативными почками, отметив под ними рубцы от опавших листьев.

2. Под лупой или биноклем зарисовать вегетативную почку бузины в продольном разрезе; отметив стеблевую часть, зачатки листьев на разных стадиях формирования, почечные чешуи.

3. Под лупой или биноклем зарисовать почечные чешуи от самых мелких — наружных до самых крупных — внутренних, имеющих на верхних концах миниатюрные листовые пластинки.

4. Внешний вид участка побега бузины с генеративными почками.

5. Под лупой или биноклем зарисовать генеративную почку в продольном разрезе, отметив главную ось, веточки и соцветия, зачатки цветков, зачатки нижних листьев генеративного побега и почечные чешуи.

* * *

Почки бузины можно заменить почками сирени обыкновенной (*Syringa vulgaris* L.), у которой каждая из почечных чешуй образована всем листом, а зачатки настоящих листьев цельные.

СТРОЕНИЕ ПОЧКИ КАЛИНЫ ГОРДОВИНЫ — *VIBURNUM LANTANA* L.

(рис. 16, 6)

Гордовина — небольшое деревце или крупный кустарник с супротивными листьями, растущий на опушках лиственных лесов и на полянах на юге европейской части СССР и на Кавказе, в более северных районах разводится как декоративное растение. Почки гордовины можно заготовить в спирте поздней осенью или взять зимой перед занятием с живого растения.

Почки гордовины голые, сидят на ножках. Наружные недоразвившиеся еще листья плотно прижаты к внутренней части почки и полностью ее закрывают. Ножка почки и листья густо опушены короткими, грубыми, светло-бурыми

звездчатыми волосками, через которые не просматривается поверхность листьев и стебля.

Задание. Зарисовать почку, отметив ножку, нижние листья и выступающие из промежутка между ними листья следующего узла.

* * *

Вместо почек гордовины можно рассмотреть голые узкие почки дерена кроваво-красного (*Cornus sanguinea* L.).

Можно также использовать почки крушины ломкой (*Frangula alnus* L.), встречающейся в лесах европейской части; у крушины почки значительно мельче, чем почки гордовины и дерена.

ГРУППОВОЕ РАСПОЛОЖЕНИЕ ПАЗУШНЫХ ПОЧЕК

В пазухе листа может быть одна или несколько почек. При наличии нескольких почек одна из них, закладывающаяся и развивающаяся раньше других, оказывается наиболее крупной.

Почки, расположенные одна над другой в одном вертикальном ряду, называют сериальными (от лат. «сериес» — ряд). У жимолости (*Lonicera*) наиболее крупные размеры имеет нижняя почка, у мимозы стыдливой (*Mimosa pudica* L.) — верхняя.

Почки, находящиеся на одном уровне одна около другой, называют коллатеральными (бокобчными). Обычно они встречаются у растений, имеющих листья с широкими основаниями или с влагалищами, как у лука, бамбука. В этом случае лучше всего развита средняя почка, которая часто образует цветonoсный побег.

У многих деревьев из семейства розоцветных коллатеральные почки образуются в результате ветвления единственной пазушной почки, у которой разрастаются почечки, находящиеся в пазухах нижних почечных чешуй.

СЕРИАЛЬНЫЕ ПОЧКИ ЖИМОЛОСТИ ГОЛУБОЙ — *LONICERA COERULEA* L. (рис. 17, 1)

Жимолость голубая встречается изредка в европейской части СССР, близкие ей виды со сходной морфологией распространены на Кавказе, в Сибири. Кроме того, эти виды часто культивируют как декоративные. Материал можно за-

готовавливать с осени до весны (спирт, гербарий) или использовать высушенные или живые годовичные побеги.

У жимолости почки расположены по 3 в пазухе листа, причем острая нижняя — более крупная, а верхняя — часто едва заметная.

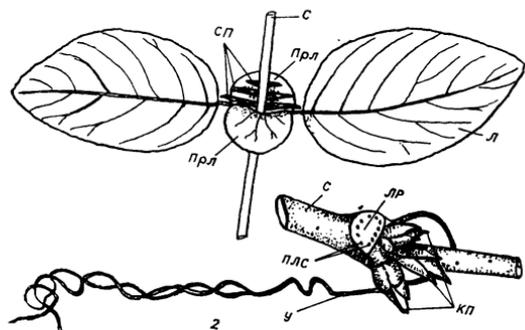


Рис. 17. Групповое расположение пазушных почек: 1 — сериальные почки жимолости голубой, 2 — коллатеральные почки девичьего винограда; КП — коллатеральные почки, Л — лист, ЛР — листовый рубец, ПЛС — пучки листового следа, Прл — прилистники, С — стебель, СП — сериальные почки, У — усики

Задание. Рассмотреть и зарисовать участок побега жимолости голубой с сериальными почками, отметив листовые рубцы или листья с прилистниками.

* * *

Жимолость голубую можно заменить жимолостью лесной (*L. xylosteum* L.) или жимолостью татарской (*L. tatarica* L.), также имеющими по 3 почки в вертикальном ряду.

**ГРУППОВОЕ РАСПОЛОЖЕНИЕ ПОЧЕК
У ДЕВИЧЬЕГО ВИНОГРАДА ПЯТИЛИСТОЧКОВОГО —
PARTHENOCISSUS QUINQUEFOLIA (L.) PLANCH.
(рис. 17, 2)**

Девичий виноград пятилисточковый родом из Северной Америки, широко распространен в культуре во многих районах СССР в качестве декоративного растения. Однолетние веточки следует заготавливать зимой или весной. Их ставят в воду и держат в помещении. Когда почки набухнут, с них опадает общая чешуя, под которой находятся несколько почек. Расположение их коллатеральное.

Задание. Рассмотреть и зарисовать участок веточки девичьего винограда с почками, отметив листовые рубцы и усики.

* * *

Девичий виноград можно заменить миндалем низким (*Amygdalus nana* L.), сливой домашней (*Prunus domestica*

L.) или персиком обыкновенным (*Persica vulgaris* Mill.), которые имеют ветвистые почки, располагающиеся коллатерально по несколько штук в узле.

ВЕТВЛЕНИЕ

Побеги могут быть простыми (неветвистыми) и разветвленными. Ветвление способствует увеличению поверхности растения. Побеги ветвятся в основании, в средней части, у верхушки или по всей длине. Степень ветвистости, направление роста ветвей (прижатые, отклоненные, повислые) и их размеры определяют внешний вид растений, их габитус. Различают два типа ветвления: верхушечное и боковое (рис. 18).

Верхушечное ветвление характеризуется расщеплением конуса нарастания на две части, каждая из которых дает побег. В результате образуется вилка, поэтому ветвление называют вильчатым, или дихотомическим (от греч. «дихотомео» — делю надвое). Конусы нарастания этих побегов через некоторое время также расщепляются, и возникают новые побеги того же строения. Дихотомическое ветвление встречается у некоторых мохообразных и плауновидных растений

Если образовавшиеся побеги имеют одинаковые размеры (плаун баранец), ветвление называют равновильчатым (изотомическая дихотомия), если один из побегов развит сильнее другого (некоторые другие виды плауна) — неравновильчатым

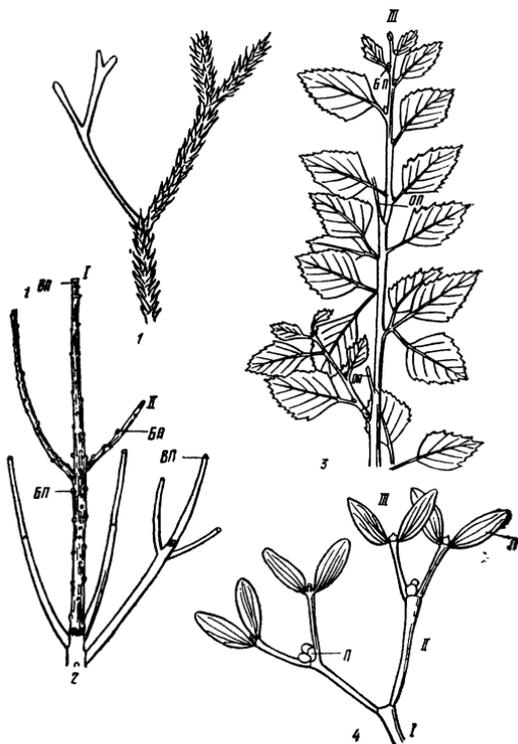


Рис. 18. Типы ветвления побегов: 1 — дихотомическое ветвление плауна, 2 — моноподиальное ветвление лиственницы, 3 — симподиальное ветвление березы, 4 — псевдодихотомическое ветвление омелы; БП — боковые (пазушные) почки, ВП — верхушечная почка, Л — листья, ОП — отмершая верхушка побега, П — плоды; I, II, III — порядок ветвления осей

чатым (анизотомическая дихотомия). При этом длинные веточки развилки могут расти в одном направлении и составляют одну почти прямую или изогнутую ось (главный стебель), от которой отходят более мелкие веточки развилки. Эту разновидность неравновильчатого ветвления называют дихоподиальным.

Боковое ветвление характеризуется развитием побегов из пазушных почек. Оно свойственно всем семенным растениям, а из высших споровых — мхам, папоротникам и хвощам. Конус нарастания верхушечной почки побега обеспечивает его рост в длину. Из расположенных на побеге первого порядка пазушных почек развиваются боковые побеги — оси второго порядка. Боковое ветвление может быть моноподиальным или симподиальным (от греч. «монос» — один, «сим» — вместе, бок о бок, «поус» — нога, ветвь), что зависит от того, сохраняется ли верхушечная почка на побеге или отмирает. ↓

Моноподиальное ветвление характеризуется тем, что конус нарастания главного побега функционирует длительное время (многие годы), надстраивая стебель и увеличивая длину оси первого порядка. Из пазушных почек на стебле образуются оси второго порядка, тоже нарастающие в длину благодаря деятельности находящегося на их конце конуса нарастания. У древесных растений боковые побеги обычно растут горизонтально или наклонно. Ветви, находящиеся в нижней части ствола, развиты сильнее, чем верхние ветви, поэтому деревья с таким типом ветвления часто имеют конусовидную крону. Моноподиальное ветвление свойственно голосеменным (ель, пихта, сосна, лиственница), многим древесным покрытосеменным (дуб, бук, клен, черемуха), а из трав — многим розеточным растениям, например подорожнику, одуванчику, клеверу луговому, колокольчику круглолистному и др.

Симподиальное ветвление характеризуется отмиранием верхней части побега; нередко отмирает только одна верхушечная почка, или меристема ее конуса нарастания формирует генеративный побег. Из верхней пазушной почки развивается вегетативный побег, который у растений с очередным листорасположением по направлению роста продолжает главную ось. Этот побег называют побегом замещения. При симподиальном ветвлении у деревьев образуется ствол, сходный со стволом растений, ветвящихся моноподиально, но, в отличие от последнего, он представляет собой систему нарастающих одна на другую осей восходящих порядков. Так ветвятся многие лиственные деревья (например тополь, береза, ива), многие многолетние травы (злаки, осоки, сочевичник, земляника и др.), кустарнички (например брусника, багульник) и др.

Нередко говорят о ложновильчатом (псевдодихотомическом) ветвлении, которое фактически представляет собой симподиальное при супротивном листорасположении. Оно обычно встречается в тех случаях, когда из верхушечной почки образуется генеративный побег или цветок. После этого главная ось дальнейшее развитие прекращает. Ложновильчатое ветвление бывает у омелы, сирени, дерена, каштана конского и некоторых других растений.

ДИХОТОМИЧЕСКОЕ ВЕТВЛЕНИЕ

ПЛАУНА БАРАНЦА —
LYCOPodium SELAGO L.

(рис. 18, 1)

Плаун баранец растет в хвойных лесах, на болотах, скалах и в тундре. Равновильчатое ветвление его побегов можно изучать на гербарном материале. Побеги у плауна баранца лежащие с многочисленными узколанцетными очередными листьями, вниз отходят равновильчато разветвленные придаточные корни.

З а д а н и е. Зарисовать ветвящиеся побеги.

*

Вместо плауна баранца можно взять более распространенный по всей лесной зоне и произрастающий в сухих сосновых лесах плаун сплюснутый (*L. complanatum L.*), также характеризующийся равновильчатым ветвлением боковых веточек, расположенных в одной плоскости.

МОНОПОДИАЛЬНОЕ ВЕТВЛЕНИЕ ЛИСТВЕННИЦЫ —

LARIX MILL.

(рис. 18, 2)

Разные виды лиственницы широко распространены на севере лесной зоны и разводятся в посадках почти по всей стране. Для изучения ветвления пригодны 3—4-летние ветки с хорошо выраженными ежегодными приростами. Годичные приросты отграничены почечными кольцами, представляющими собой совокупность оснований многочисленных почечных чешуй. Если материал собран после опадения листьев (хвои), то на однолетнем приросте последнего года видны хорошо развитая верхушечная почка, мелкие рубцы от опавших хвоинок и несколько сформировавшихся пазушных почек, из которых на следующий год должны были бы образоваться укороченные и удлиненные побеги. Остальные, более мелкие пазушные почки находятся в состоянии покоя. На приростах 2—3-летнего возраста видны укороченные и

удлиненные 1—2-летние побеги, также заканчивающиеся верхушечной почкой. Листья в следующем году должны развиваться на укороченных побегах и на молодых удлиненных побегах.

Задание. Зарисовать ветку с почечными кольцами, боковыми удлиненными и укороченными побегами. На концах побегов отметить верхушечные почки.

* * *

Вместо побегов лиственницы можно зарисовать побеги любого вида пихты, ели или сосны (*Abies*, *Picea* или *Pinus*), у которых хвоя сохраняется на ветвях в течение нескольких лет. Следует также иметь в виду, что у пихты и ели нет дифференцировки побегов на удлиненные и укороченные, и хвоинки у этих растений сидят поодиночке. У сосны, как и у лиственницы, есть два типа побегов, но удлиненные побеги несут не хвоинки, а чешуевидные листья, в пазухах которых развиваются укороченные побеги с ограниченным ростом. Эти укороченные побеги, в свою очередь, несут в основании несколько чешуевидных листьев, а на верхушке 2, 3 или 5 хвоинок; число хвоинок, как правило, постоянно для вида. Удлиненные боковые побеги сосны развиваются из почек, расположенных в ложной мутовке под верхушечной почкой.

СИМПОДИАЛЬНОЕ ВЕТВЛЕНИЕ БЕРЕЗЫ —

BETULA L.

(рис. 18, 3)

Береза — одно из наиболее распространенных в стране деревьев, разные виды ее растут почти во всех районах страны. Для разбора системы ветвления пригодны 3—4-летние ветви молодых деревьев с неотпавшими, но отмершими сухими концами годичных приростов, которые сохраняются в течение 3—4 лет.

В основании этих отмерших кончиков, имеющих длину 0,5—2 см, нет почечных колец, что доказывает принадлежность их к нижерасположенному живому участку того же годичного побега. Из верхней пазушной почки, расположенной на нем, вырастает новый побег следующего порядка, продолжающий расти в том же направлении, что и предыдущий побег. В основании нового побега сохраняются почечное кольцо и листовая рубца — доказательство пазушного происхождения этого побега. Из нижнерасположенных пазушных почек часто развиваются укороченные побеги.

Задание. Зарисовать 3—4-летнюю ветку березы с сохранившимися на ней сухими кончиками. Отметить возраст побегов, почечные кольца и порядок осей.

Симподиальное ветвление наблюдается также у липы (*Tilia*), у которой в отличие от березы в конце периода роста отмерший конец побега с несколькими узлами отпадает сразу. На его месте образуется округлый рубчик, расположенный близ верхней пазушной почки побега, у основания которой находится листовая рубец. Симподиальное ветвление характерно и для многих тополей.

С симподиальным ветвлением можно познакомиться также на примере черники (*Vaccinium myrtillus* L.), широко распространенной в хвойных лесах почти по всей стране. У нее в конце сезона роста деятельность верхушечной меристемы прекращается и верхушечная почка не формируется. В следующем году рост возобновляется вследствие развития побега из верхней пазушной почки, а верхушки побегов предыдущего года длиной 0,3—1 см остаются на растении. По их числу легко определить возраст надземной части растения.

ПСЕВДОДИХОТОМИЧЕСКОЕ ВЕТВЛЕНИЕ

ОМЕЛЫ БЕЛОЙ —

VISCUM ALBUM L.

(рис. 18, 4)

Омела — полупаразитный кустарник, распространенный в южных областях европейской части страны и на Кавказе. Омела паразитирует на многих лиственных и некоторых хвойных деревьях. Для разбора системы ветвления следует собрать в гербарий ветки с плодами или соцветиями.

На верхушке каждого побега омелы располагаются 2 супротивных листа. Верхушечная почка образует соцветие, а из находящихся под ней пазушных почек развиваются двулистные побеги. Внешне система ветвления омелы очень сходна с равновильтчатим ветвлением плаунов.

Задание. зарисовать трехлетнюю ветку омелы, отметив последовательность образования побегов, рубцы от отпавших листьев и осей соцветий, соцветие или верхушечную и пазушные почки на концах однолетних побегов.

* * *

Псевдодихотомическое ветвление характерно также для дерена (*Cornus*), у которого на конце некоторых ветвей, между 2 побегами, развившимися из пазушных почек верхней пары супротивных листьев, хорошо заметно соцветие.

ХАРАКТЕР ПОВЕРХНОСТИ ПОБЕГА

При составлении морфологического описания побега наряду с такими признаками, как направление роста, длина междоузлий, расположение листьев и почек, очень важно учитывать также особенности его поверхности.

Она может быть гладкой, если на побеге нет никаких выростов. Часто такие побеги имеют хорошо выраженный восковой налет, как у молодила, многих толстянок. На поверхности побега или отдельных его частей могут развиваться различные выросты: волоски, шипы, бородавочки и т. д. Вы-

росты, в образовании которых участвует только эпидермис, называют волосками, или трихомами (от греч. «трихома» — волосы). Выросты, образованные не только эпидермисом, но и глубже лежащими тканями, именуют эмергенцами — выбивающийся). К ним относятся шипы розы (см. рис. 67, 2), малины, крыжовника, цепкие крючочки, хмеля и т. п.

Совокупность волосков составляет опушение. Размеры волосков сильно варьируют. Самые короткие можно рассмотреть только в сильную лупу. Гораздо чаще встречаются волоски, которые видны невооруженным глазом.

По строению различают собственно волоски и чешуйки (рис. 19). Волоски могут быть одноклеточными и многоклеточными, простыми и ветвистыми. От материнской клетки эпидермиса они обычно отделены перегородкой. В очень редких случаях этой перегородки не образуется, как у инжира. Такие волоски на-

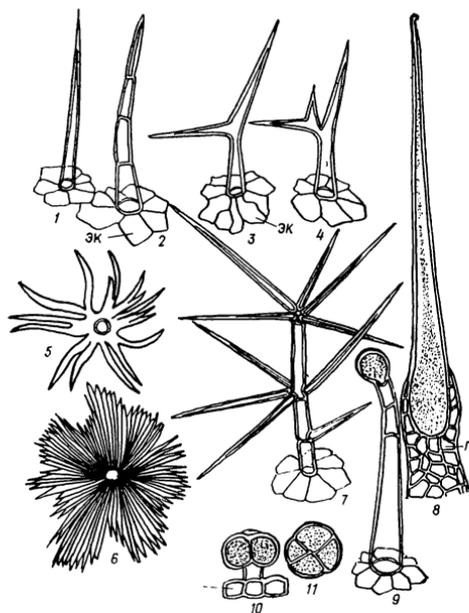


Рис. 19. Типы волосков: 1 — простой одноклеточный, 2 — многоклеточный и 9 — железистый (головчатый) волоски герани луговой, 3, 4 — двух- и трехраздельные волоски свербиги восточной, 5 — звездчатый волосок бурачка, 6 — чешуйчатый волосок (чешуйка) облепихи, 7 — мутовчато-ветвистый волосок коровяка, 8 — жгучий волосок крапивы, 10, 11 — многоклеточный железистый волосок мяты в продольном разрезе (10) и в плане (11); П — многоклеточная подставка, ЭК — клетки эпидермиса

зывают сосочками; длина их невелика. Неветвистые волоски бывают прямыми, изогнутыми, крючковидными, если верхушка волоска загнута крючком вниз, и извилистыми (журчавыми). Среди ветвистых волосков различают двух- и трехраздельные, если на верхушке волоска образуются два или три ответвления; если ответвлений больше и они располагаются параллельно поверхности органа, волоски называют звездчатыми. Эти типы волосков обычны для представителей семейства крестоцветных. Мутовчатоветвистый волосок имеет ответвления, расположенные мутовками по всей длинной оси (такие волоски называют часто перистыми). Они встречаются у коровяка.

В большинстве случаев волоски бывают мягкие и состоят из тонкостенных клеток. На ранних стадиях развития клетки волосков живые, затем их протопласты обычно отмирают.

Мертвые волоски образуют белое или сероватое опушение, отражающее солнечные лучи и предохраняющее тем самым растение от излишнего нагревания и испарения. Волоски, состоящие из живых клеток, встречаются на листьях сенполии, или «узумбарской фиалки».

Клетки некоторых волосков вырабатывают секрет, который при определенных условиях изливается наружу. Такие волоски называют железистыми. На концах они расширяются, образуя головки. Головка может быть одноклеточной, как у герани, и многоклеточной, как у мяты. Клетки, составляющие головку, выполняют секреторную функцию, многие из них содержат эфирные масла.

Если при образовании волоска эпидермальные клетки не приподнимаются над поверхностью органа, волосок называют сидячим, если же они вместе с субэпидермальными клетками образуют широкое основание в виде многоклеточного бугорка, волосок называют расположенным на подставке. К таким волоскам относятся жгучие волоски крапивы. У них на многоклеточной подставке находится длинная ретортообразная клетка с острым загнутым ломким концом. Полость клетки содержит едкую жидкость. При прикосновении к такому волоску кончик его, инкрустированный кремнеземом, обламывается и волосок своим острым краем вонзается в кожу; содержимое клетки изливается в ранку, вызывая ощущение ожога.

Чешуйки представляют собой многоклеточные пластинки разнообразных очертаний, прикрепляющиеся к органу своим широким основанием или сидящие на коротких ножках.

Волоски сохраняются в течение всей жизни побега или опадают по мере его старения. Опушение может быть равно-

мерным и неравномерным, если оно имеется только в определенных местах. В зависимости от густоты расположения волосков, их размеров, формы, ориентировки по отношению к поверхности органа различают несколько типов опушения (рис. 20).

Бархатистое опушение образовано короткими мягкими густыми волосками; шелковистое — волосками длинными, мягкими, часто прижатыми к поверхности; шерстистое — длинными, более или менее согнутыми волосками, сквозь которые просматривается поверхность органа. Паутинистое опушение создают длинные, извитые, тонкие, прижатые к поверхности волоски.

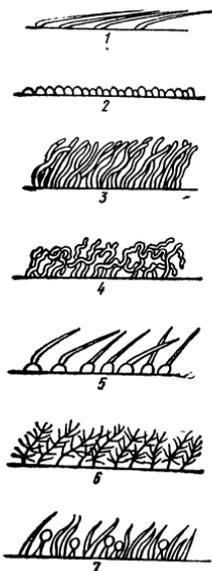


Рис. 20. Типы опушения (из Ал. А. Федорова и др., 1962):

- 1 — шелковистое,
- 2 — бархатистое,
- 3 — шерстистое,
- 4 — паутинистое,
- 5 — щетинистое,
- 6 — войлочное,
- 7 — смешанное

Если волосы простые или ветвистые и переплетены так густо, что отдельный волосок трудно рассмотреть, возникает войлочное опушение. Грубые длинные редкие волоски характерны для щетинистого опушения, а прямые, более или менее длинные волоски, расположенные в один ряд по краю листа, его жилкам, граням стебля — для опушения реснитчатого. Чешуйчатое опушение создают чешуйки, плотно прилегающие одна к другой и закрывающие поверхность органа, железистое опушение образовано железистыми, большей частью головчатыми волосками. У некоторых растений на поверхности возникает налет из отвалившихся пузыревидных волосков (марь белая).

Для изучения волосков можно рекомендовать листья и стебли герани, например, герани луговой (*Geranium pratense* L.) с простыми одноклеточными и многоклеточными и головчатыми железистыми волосками; свербигу восточную (*Bunias orientalis* L.), на надземных органах которой развиваются двух-трехраздельные волоски; листья бурачка (виды рода *Alyssum*) со звездчатыми волосками; листья коровяка (*Verbascum*), имеющие мутовчато-ветвистые волоски; листья лоха (*Elaeagnus*) или облепихи (*Hippophaë*) с чешуйками (чешуйчатыми волосками); стебли и листья крапивы двудомной (*Urtica dioica* L.) со жгучими волосками на подставках; черешки листьев щитовника (*Dryopteris*) с чешуйками.

Лучше всего волоски рассматривать под бинокляром или при малом увеличении микроскопа. Если не удастся содрать кожу с листа или стебля, следует сделать срезы этих орга-

нов и приготовить препараты, заключив объекты в воду или глицерин. Для изучения волосков можно использовать живой и фиксированный в спирте материал. Волоски обычно легко счищаются с поверхности органа препаровальной иглой.

З а д а н и е. У перечисленных объектов зарисовать разные типы волосков.

ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ

Ознакомившись с общей структурой побега, следует перейти к рассмотрению составляющих его органов — стебля и листа, каждый из которых характеризуется рядом морфолого-анатомических признаков в соответствии с их функциями.

Стебель — осевой орган растения, на нем образуются листья и репродуктивные органы. Ветвась, стебель увеличивает поверхность растения. По стеблю перемещаются водные растворы минеральных и органических веществ; в нем также могут отлагаться в запас питательные вещества.

Размеры и форма стеблей сильно варьируют (рис. 21).

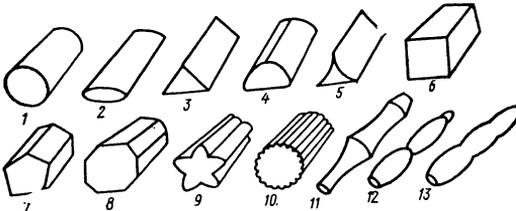


Рис. 21. Форма стеблей (из Ал. А. Федорова и др., 1962):

- 1 — цилиндрический стебель, 2 — сплюснутый, 3 — трехгранный, 4 — выпуклотрехгранный, 5 — вогнутотрехгранный, 6 — четырехгранный, 7 — пятигранный, 8 — многогранный, 9 — ребристый, 10 — бороздчатый, 11 — узловатый, 12 — членистый, 13 — четковидный

У большинства растений стебли цилиндрические (в поперечном сечении они округлые). Они бывают также сплюснутыми (в сечении эллиптически-ми), плоскими, трехгранными выпуклотрехгранными, вогнутотрехгранными, четырех-, пяти-, шести-, многогранными.

Стебель называют ребристым, если по его поверхности параллельно продольной оси

проходят узкие ребра, чередующиеся с более широкими ложбинками, и бороздчатым, если продольные бороздки неглубокие. Стебель считают узловатым, если его диаметр в узлах больше, чем в междоузлиях, членистым — если он состоит из участков, разделенных слабо выраженными перетяжками (как у солероса, *Salicornia*), четковидным, если отдельные участки сильно утолщены и разделены глубокими перетяжками (стебли зигокактуса, *Zygocactus*).

Состав тканей стебля определяется выполнением им функции посредника в перемещении веществ между корневой системой и листьями, необходимостью сохранять определенное положение всех надземных частей растения в пространстве и выдерживать вес кроны. В связи с этим в надземных стеблях всегда развиты проводящие и механические ткани. Наличие покровной ткани обеспечивает защиту внутренних тканей от внешних воздействий и осуществление газообмена с помощью устьичного аппарата. Кроме этих тканей в стеблях разных растений могут быть представлены запасующая, ассимиляционная, выделительная и другие ткани.

Знакомство с расположением и строением тканей следует начать с изучения стеблей травянистых растений, у которых вторичные изменения, обусловленные деятельностью камбия, не приводят к значительным нарушениям их первичной структуры, как у многолетних стеблей древесных растений.

В стебле обычно выделяют 3 анатомо-топографические зоны: покровную, зону первичной коры и зону центрального, или осевого, цилиндра, именуемого также стелой (от греч. «стеле» — столб, колонна). Иногда выделяют лишь 2 зоны, включая покровную в состав первичной коры. Разнообразие анатомического строения стеблей зависит от разного сочетания и расположения тканей в пределах каждой из этих зон.

Снаружи находится эпидермис, или кожа, — первичная покровная ткань, дифференцирующаяся в процессе развития стебля раньше других тканей.

Под эпидермисом расположена первичная кора, состоящая либо только из паренхимы, либо из паренхимы и механической ткани (как правило, колленхимы у двудольных, склеренхимы — у однодольных растений). Наружные слои паренхимных клеток первичной коры могут фотосинтезировать. Внутренний однорядный паренхимный слой первичной коры обычно дифференцируется в крахмалоносное влагалище.

В средней части радиальных стенок клеток влагалища могут появиться вещества, в химическом отношении сходные с суберином, вызывающим опробковение оболочки. Опробковение, сопровождающееся некоторым утолщением и последующим одревеснением, распространяется затем на горизонтальные стенки клеток. Эти утолщенные опробковевшие и одревесневшие участки клеточных стенок имеют вид полос, называемых поясками Каспари. На поперечных срезах заметны лишь местные утолщения радиальных стенок клеток (пятна Каспари). Крахмалоносное влагалище с такими

структурными особенностями клеточных оболочек принято называть эндодермой.

Внутреннюю часть стебля занимает центральный цилиндр, состоящий из проводящих, механических и запасающих тканей. Периферическую часть центрального цилиндра, отделяющую проводящие пучки от первичной коры, называют перициклом. Он представлен паренхимой и склеренхимой или только одной из этих тканей. Перицикла может и не быть. В этом случае проводящие ткани вплотную примыкают к первичной коре.

Нерывная связь стебля и листьев, составляющих морфологически и физиологически целостную систему — побег, обуславливает и взаимосвязь проводящих тканей обоих органов.

Развитию проводящих тканей в побеге предшествует появление первичной образовательной ткани — прокамбия (см. рис. 14).

Прокамбий начинает дифференцироваться уже в основании очень молодых листовых зачатков вследствие деления изодиаметрических клеток в разных направлениях. Производные этих клеток, вытягиваясь, приобретают характерную для прокамбия прозенхимную форму. Прокамбий, заложившийся в основании листового зачатка в виде небольшого тяжа, продолжает развиваться в двух направлениях: вверх, акропетально (от греч. «акрос» — вершина, «петомай» — стремлюсь) к верхушке листового зачатка, и вниз, базипетально (от греч. «базис» — основание) в стебле, где он дифференцируется в результате деления участка клеток будущей первичной коры.

Число прокамбиальных тяжей, заложившихся в основании листового бугорка у разных растений, различно, но постоянно для каждого вида растений. Их может быть 1, 3, 5, много, реже 2. Всю совокупность этих тяжей или развившихся из них проводящих пучков называют листовым следом.

У двудольных растений листовые следы на ранней стадии развития состоят из незначительных прокамбиальных тяжей; в стебле эти тяжи окружают паренхимную сердцевину. Нередко они соединяются в трубчатый цилиндр и на поперечных срезах оказываются расположенными кольцом. У большинства однодольных растений в основании листового зачатка закладываются многочисленные прокамбиальные тяжи, в стебле они проникают на разную глубину и, проходя внутри стебля, изгибаются, так что на поперечных срезах оказываются расположенными диффузно.

Развитие из прокамбия первичных проводящих тканей происходит в определенной последовательности (рис. 22), с которой можно познакомиться на примере коллатерального пучка.

Из наружных, ближайших к периферии стебля клеток прокамбия, дифференцируются первые элементы флоэмы. Таким образом, первичная флоэма закладывается экзархно (от греч. «экзо» — снаружи, «архе» — начало). Как правило, она состоит из тонкостенных недолговечных удлинённых клеток. Эту часть первичной флоэмы называют протофлоэмой. У многих растений наружные элементы протофлоэмы представлены механическими волокнами. Впоследствии они одревесневают, составляя арматуру проводящего пучка.

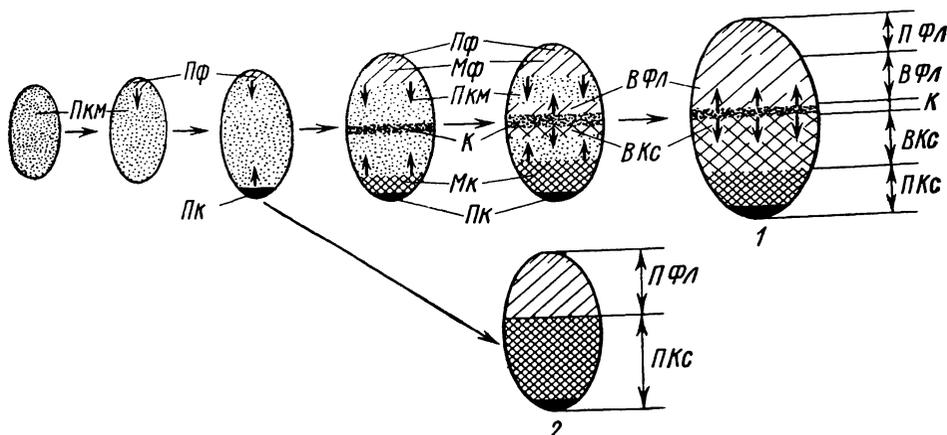


Рис. 22. Последовательность дифференциации и развития проводящих тканей в коллатеральных пучках (стрелками в пучках показаны направления дифференциации и развития):

1 — открытый пучок, 2 — закрытый пучок; Вкс — вторичная ксилема, Вфл — вторичная флоэма, К — камбий, Мк — метаксилема, Мф — метафлоэма, Пк — протоксилема, Пкм — прокамбий, Пкс — первичная ксилема, Пф — протофлоэма, Пфл — первичная флоэма

Несколько позднее из внутренних клеток прокамбиально-го тяжа эндархно (от греч. «эндо» — внутри) возникают первые элементы ксилемы: трахеиды (реже — сосуды) с кольчатыми и спиральными утолщениями стенок. При росте стебля в длину тонкая целлюлозная оболочка, находящаяся между утолщенными местами, растягивается, кольчатые утолщения раздвигаются, спиральные ленты растягиваются. Кольчатые, кольчато-спиральные и спиральные элементы характерны для протоксилемы (см. рис. 23, 3) — самой ранней по времени возникновения части первичной ксилемы. В состав протоксилемы кроме проводящих элементов входят также паренхимные клетки.

Первичные проводящие ткани, флоэма и ксилема, элементы которых сформировались на противоположных сторонах прокамбиального тяжа, в дальнейшем дифференцируются одна навстречу другой: флоэма — центростремительно, ксиле-

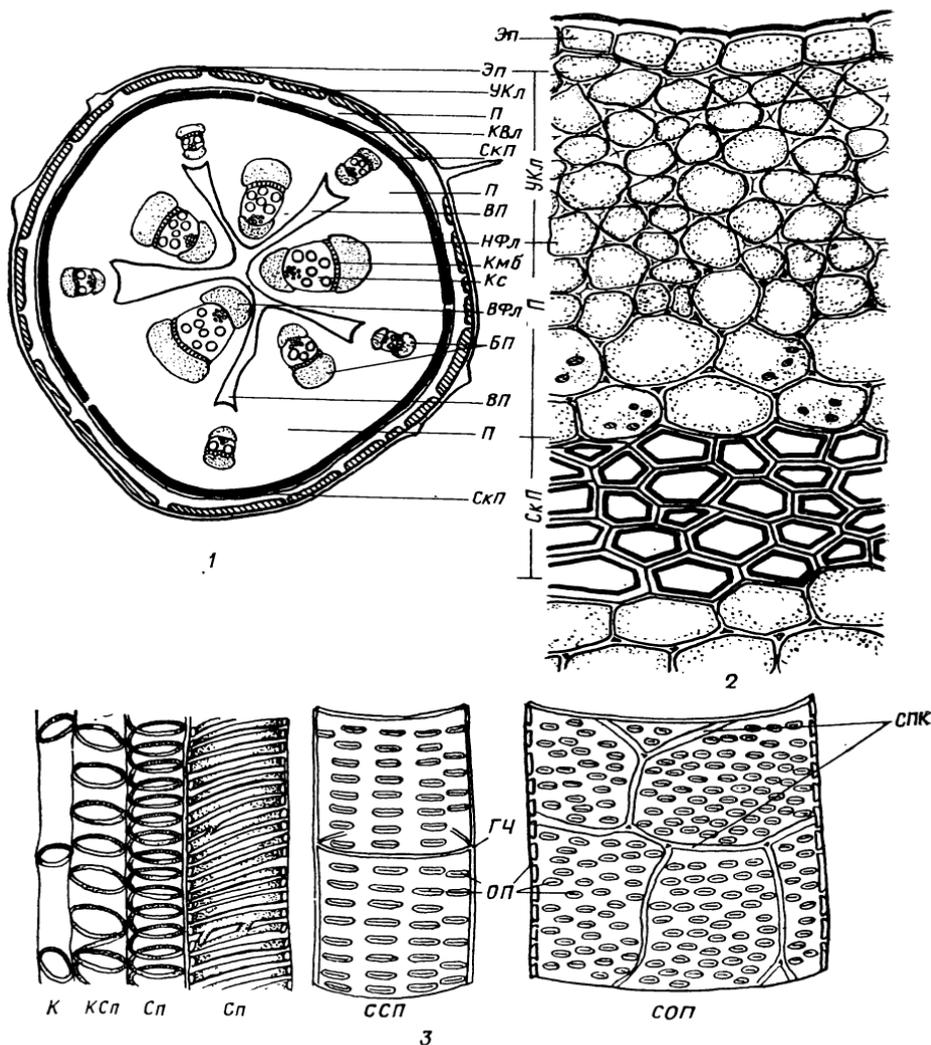
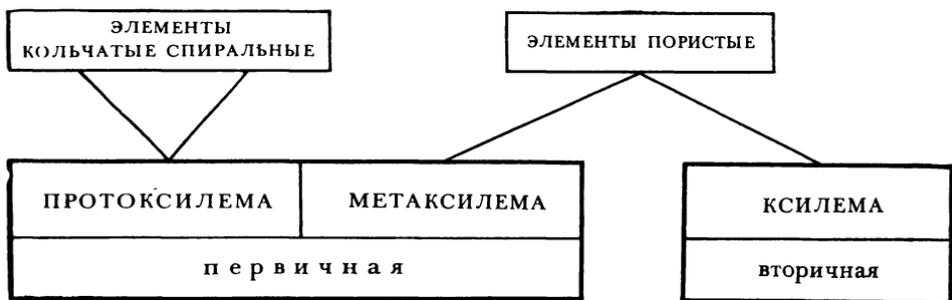


Рис. 23. Анатомическое строение стебля тыквы:
 1 — схема строения поперечного среза, 2 — строение наружной части стебля, 3 — сосуды ксилемы; БП — биколлатеральные пучки, ВП — воздушная полость, ВФл — внутренняя флоэма, ГЧ — граница членков сосудов, К — кольчатый сосуд, КВл — крахмалоносное влагаллище, Кмб — камбий, Кс — ксилема, КСп — кольчато-спиральный сосуд, НФл — наружная флоэма, ОП — окаймленные поры, П — паренхима, СКП — склеренхима перидермы, СОП — сосуд с очередной поростью, Сп — спиральный сосуд, СПК — стенки окружающих паренхимных клеток, ССП — сосуд с супротивной поростью, УКл — угольчатая колленхима, Эп — эпидермис

ма — центробежно. Внутри от протофлоэмы дифференцируется метафлоэма, имеющая более или менее типичное для флоэмы строение. Наружу от протоксилемы формируется метаксилема, состоящая из трахеид и трахей с более утолщенными одревесневшими стенками, в которых сохраняются не утолщенные места — поры (см. рис. 23, 3). Так как пористые элементы не способны к растяжению, их окончательная дифференциация обычно происходит после прекращения роста органа в длину.

У однодольных растений весь прокамбий дифференцируется в элементы первичных проводящих тканей.

У двудольных растений еще до окончания дифференциации первичных проводящих тканей в средней части прокамбияльного тяжа вследствие деления его клеток тангентальными перегородками образуется камбий и начинается образование вторичных проводящих тканей. Делясь тангентальными перегородками, клетки камбия отделяют наружу клетки, впоследствии превращающиеся в элементы вторичной флоэмы. Клетки, отложенные камбием внутрь от себя, дифференцируются в элементы вторичной ксилемы. В структурном отношении проводящие элементы вторичной ксилемы и метаксилемы сходны (см. таблицу и рис. 23, 3).



Некоторое время образование вторичных проводящих тканей происходит одновременно с продолжающейся дифференциацией первичных флоэмы и ксилемы из оставшихся элементов прокамбия. После того как весь прокамбий израсходуется на формирование метафлоэмы и метаксилемы, увеличение объема проводящих тканей обуславливают деления клеток камбия. Такой пучок называют открытым (см. рис. 22, 1), а пучок без камбия, состоящий только из первичных тканей, как у однодольных, — закрытым (см. рис. 22, 2).

Таким образом, на поперечном срезе сформировавшегося открытого коллатерального пучка можно выделить первич-

ную флоэму (протофлоэму и метафлоэму), вторичную флоэму, камбиальную зону, вторичную ксилему, первичную ксилему (метаксилему, протоксилему). Так как развитие проводящих тканей происходит постепенно, границы между этими участками (особенно между метафлоэмой и вторичной флоэмой, метаксилемой и вторичной ксилемой) не заметны.

В биколлатеральном пучке первичная флоэма дифференцируется с обеих сторон прокамбиального тяжа, и только после формирования внутренней флоэмы, снаружи от нее, начинается развитие протоксилемы.

Ниже приведены описания стеблей некоторых растений, предлагаемых для рассмотрения на практических занятиях.

* * *

МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ

Анатомическое строение стеблей изучают на поперечных срезах, сделанных со средней части междоузлия. В узлах и верхних участках междоузлий строение более сложное, так как здесь контактируют проводящие системы стебля, листа и пазушной почки. Для выявления одревесневших тканей поперечные срезы обрабатывают флороглюцином, затем соляной кислотой и заключают в глицерин. Реакцию проводят следующим образом.

Чтобы в свежеприготовленные срезы не попадал воздух, их кладут сначала на несколько минут в воду. Затем воду оттягивают фильтровальной бумагой, срезы обрабатывают 0,5—1%-ным спиртовым раствором флороглюцина. Через 30—60 с флороглюцин оттягивают фильтровальной бумагой, на срез наносят каплю концентрированной (дымящей) соляной кислоты. Через 30—60 с кислоту также удаляют фильтровальной бумагой, на срез наносят каплю глицерина и накрывают покровным стеклом. Реакцию на одревеснение следует проводить на столе, вдали от микроскопа, так как соляная кислота очень летуча и газообразный хлористый водород вызывает коррозию металла. После проведения этой реакции оболочки одревесневших клеток приобретают малиново-красный цвет.

Можно также до проведения реакции на одревеснение провести реакцию на присутствие крахмала, поместив срез в раствор йода в водном растворе йодистого калия. Кроме поперечных срезов, желательны также, хотя бы для некоторых объектов, сделать продольные радиальные срезы, которые обрабатывают так же, как и поперечные. Срезы рассматривают при малом и большом увеличении микроскопа.

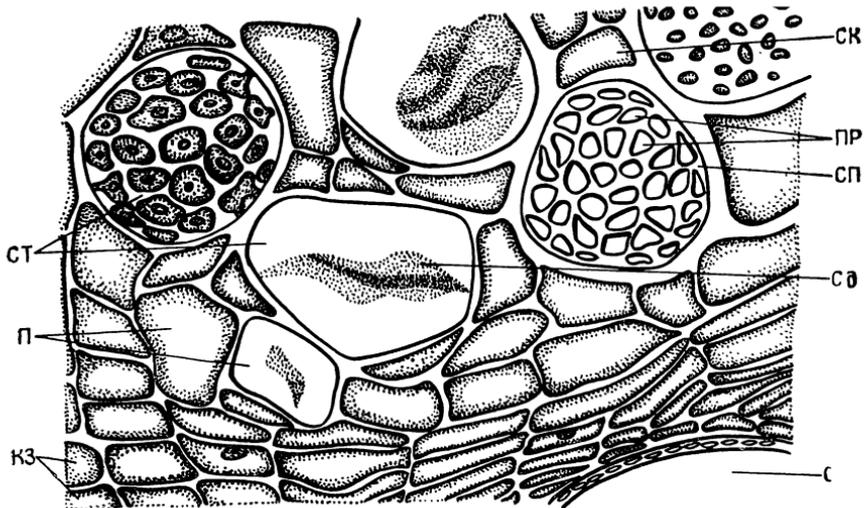
Строение стеблей травянистых двудольных

Как уже было отмечено, стебли двудольных растений на поперечных срезах характеризуются расположением проводящих тканей кольцом вокруг сердцевины. При этом центральный цилиндр может иметь пучковое и непучковое строение. Присутствие камбия обуславливает вторичное утолщение стеблей. Проводящие пучки коллатеральные или биколлатеральные. Пучки разделены широкими или узкими сердцевинными лучами, состоящими из паренхимы и соединяющими сердцевину с перичиклом или с первичной корой. Механические ткани обычно занимают периферическое положение. Колленхима входит в состав первичной коры, склеренхима, если она есть, — в состав перичикла. При отсутствии склеренхимного перичикла проводящие пучки обычно армированы тяжом протофлоэмных волокон с одревесневшими стенками.

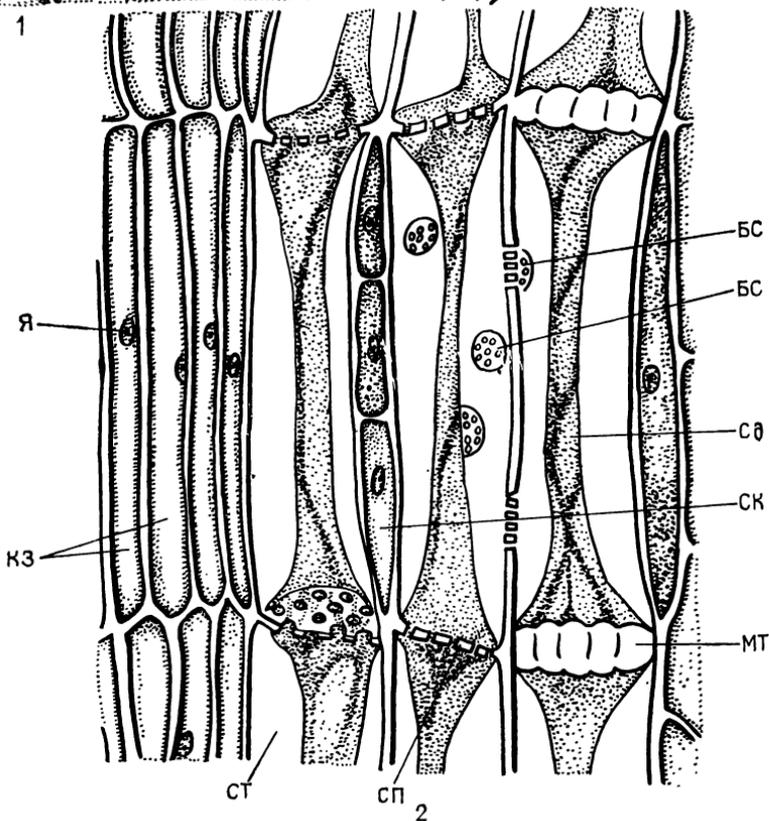
СТРОЕНИЕ СТЕБЛЯ ТЫКВЫ ОБЫКНОВЕННОЙ — *CUCURBITA PEPO L.* (рис. 23, 24)

Со строением и расположением тканей можно познакомиться на поперечных и продольных срезах стебля тыквы обыкновенной. Материал собирают в августе — начале сентября. Междоузлия разрезают на кусочки длиной 2—3 см и фиксируют в спирте.

На торцевой части разрезанного стебля невооруженным глазом можно видеть центральную, обычно пятилучевую воздухоносную полость, а между лучами этой полости — крупные проводящие пучки, в которых хорошо заметны широкие отверстия — поперечные сечения сосудов ксилемы. Более мелкие пучки находятся против лучей воздухоносной полости. Поперечный срез должен проходить строго перпендикулярно продольной оси стебля. На косых срезах структура тканей видна плохо. Для изучения топографии тканей при малом увеличении микроскопа желательнее, чтобы срез был полный. Для изучения некоторых деталей строения тканей при большом увеличении микроскопа пригодны и неполные срезы; эти срезы должны быть как можно тоньше. Перед изготовлением продольных срезов стебель разрезают вдоль и делают поперечную надсечку на расстоянии нескольких миллиметров от торца. Продольный срез должен проходить по середине крупного проводящего пучка по радиусу стебля. Поперечные и продольные срезы кладут на предметное стекло в каплю раствора йода в водном растворе йодистого ка-



1



2

Рис. 24. Строение флоэмы в стебле тютювы (из Барыкиной и др., 1971): 1 — поперечный срез, 2 — продольный срез; Б С — боковые ситочки, К З — камбиальная зона, М Т — мозолистое тело, П — parenхимные клетки, П Р — прободения, С — сосуд, С Д — содержимое ситовидных трубок, С К — сопровождающие клетки, С П — ситовидные пластинки, С Т — ситовидные трубки, Я — ядро

лия и накрывают покровным стеклом. От этого реактива одревесневшие оболочки становятся оранжево-красными, белковое содержимое ситовидных трубок желто-бурым, а находящиеся в клетках зерна крахмала — темно-фиолетовыми. Во избежание быстрого высыхания препарата после проведения этой реакции срез можно заключить в глицерин, который к тому же просветляет срез.

Для более контрастного выявления одревесневших элементов на некоторых срезах рекомендуется провести реакцию на одревеснение.

Срезы начинают рассматривать при малом увеличении микроскопа (рис. 23, 1).

Покровная ткань стебля — эпидермис, или кожица, — состоит из плотно сомкнутых прозрачных клеток, покрытых тонкой пленкой — кутикулой. Слегка выпуклые наружные стенки клеток значительно толще боковых и внутренних. В некоторых местах эпидермис образует многоклеточные однорядные волоски с массивными основаниями (рис. 23, 1, 2).

Под эпидермисом находятся участки механической ткани — колленхимы (рис. 23, 2). В местах соединения нескольких клеток их оболочки сильно утолщаются. В зависимости от числа контактирующих углов клеток эти утолщенные участки оболочек имеют квадратные, треугольные или более или менее многоугольные очертания. Такую колленхиму называют уголкой. Смежные стенки двух соседних клеток остаются тонкими. Полости клеток имеют округлые очертания и выглядят более темными, чем серебристо-желтоватые угольковые утолщения.

В клетках можно видеть свернувшееся от фиксации содержимое. Участки колленхимы имеют неодинаковую протяженность в тангентальном (т. е. «параллельном» поверхности стебля) направлении. Они разделены клетками основной паренхимы, несколько слоев которых расположены также внутрь от механической ткани. Паренхимные клетки в очертании округлые, в них нередко встречаются зеленые пластиды — хлоропласты. Самый внутренний однорядный слой плотно сомкнутых клеток первичной коры представляет собой крахмалоносное влагалище. Колленхима и паренхима с крахмалоносным влагалищем составляют периферическую зону стебля, именуемую первичной корой. Она окружает центральный цилиндр стебля. К паренхиме первичной коры, точнее к крахмалоносному влагалищу, примыкает склеренхима, которая на поперечных срезах располагается довольно узким кольцом (рис. 23, 1, 2). На срезах, обработанных раствором йода, оболочки клеток склеренхимы оранжевые, на срезах, обработанных флороглюцином и соляной кислотой, — красные. Характер окраски говорит о том, что клетки склеренхимы имеют одревесневшие оболочки. Одревеснение, вы-

зываемое появлением в оболочках лигнина, обуславливает потерю ими эластичности, стенки клеток становятся твердыми, содержимое клеток отмирает. При утолщении стебля они не могут растягиваться, поэтому в толстых стеблях склеренхимное кольцо часто разорвано, разрывы заполнены паренхимой. Клетки склеренхимы с равномерно утолщенными оболочками плотно соединены, в поперечном сечении они, как правило, многоугольные. На продольном срезе можно видеть, что они проземхимные, очень длинные, заостренные. Эти клетки называют волокнами.

Такие признаки склеренхимы, как наличие толстых одревесневших оболочек, плотное соединение клеток, характеризуют ее как механическую ткань, более прочную, чем колленхима. Периферическим расположением механических тканей (в данном случае колленхимы и склеренхимы) достигается упругость стебля, его прочность на изгиб, что для травянистых растений имеет большое значение. Стебли у тыквы лежачие или цепляющиеся с помощью усиков за какую-нибудь опору. Этим объясняется относительно слабое развитие в них системы одревесневших механических тканей.

Склеренхима вместе с находящимися конутри от нее несколькими слоями паренхимных клеток (до проводящих пучков) составляют внешнюю часть центрального цилиндра, называемую перициклом. По строению клеток перициклическая паренхима не отличается от паренхимы, заполняющей остальную часть центрального цилиндра. Паренхимные клетки содержат запасной крахмал. Клетки паренхимы, находящейся в центральной части стебля, разрушаются, на их месте возникает воздухоносная полость, имеющая, как уже было отмечено, пятилучевые контуры. Между лучами полости и снаружи от них в паренхиму погружены проводящие пучки: 5 крупных и 5 более мелких.

Для детального рассмотрения лучше выбрать один из наиболее крупных пучков (рис. 23, 1). На срезах, обработанных флороглюцином и соляной кислотой, в пучке красным цветом клеточных стенок отчетливо выявляется ксилема — ткань, проводящая воду с минеральными солями. В ней видны крупные округлые отверстия, ограниченные толстыми стенками; это разрезанные поперек проводящие элементы — трахеи, или сосуды. Сосуды окружены мелкими клетками, имеющими одревесневшие оболочки. Эти клетки выполняют механическую роль. Наружная часть ксилемы образована камбием (вторичная ксилема), внутренняя, обращенная к центральной воздухоносной полости, входит в состав первичной ксилемы. Сосуды в ней более мелкие. С внешней и внутренней сторон к ксилеме примыкает флоэма — ткань, проводящая растворы органических веществ. Таким образом, пучки у тыквы биколлатеральные.

При большом увеличении микроскопа видно, что между ксилемой и наружной флоэмой расположена камбиальная зона (рис. 24, 1), состоящая из тонкостенных, расположенных радиальными рядами клеток более или менее прямоугольных очертаний. Собственно камбий — это один слой клеток. После деления тангентальными перегородками одна из двух образовавшихся клеток остается камбиальной, другая — находящаяся снаружи или внутри от нее, впоследствии, нередко после ряда делений, дифференцируется в элементы флоэмы или ксилемы. Таким образом, камбиальная зона состоит из клеток камбия, представляющего собой образовательную ткань, и клеток, возникших при его делении, но еще не дифференцировавшихся в элементы проводящих тканей. На продольных радиальных срезах клетки камбиальной зоны очень узкие, вытянутые в длину (рис. 24, 2).

Флоэма состоит из ситовидных трубок с сопровождающими клетками и сравнительно небольшого числа клеток паренхимы (рис. 24). Ситовидные трубки наиболее широкопросветные из всех клеток флоэмы, в поперечном сечении они округлые или округло-многоугольные. Полости ситовидных трубок оказываются на срезе либо пустыми, либо заполненными свернувшимся при фиксации белковым содержимым, которое после обработки среза йодным раствором становится желтовато-бурым. Если разрезана полость членика, то около него можно видеть мелкую сопровождающую клетку с густозернистым содержимым. Если на срез попала разделяющая членики поперечная стенка, превратившаяся в ситовидную пластинку, то в плане будут заметны многочисленные прободения, расположенные по всей поверхности ситовидной пластинки; в этом случае сопровождающей клетки около такого членика может и не быть. Прободения представляют собой небольшие отверстия, окаймленные валиком клеточной оболочки. Если прободений много, окаймления соприкасаются и приобретают многоугольные очертания. Паренхимные клетки флоэмы по размерам поперечного сечения значительно крупнее сопровождающих клеток, но мельче ситовидных трубок.

Наружная и внутренняя флоэма имеют одинаковое строение, но внутренняя возникает только из прокамбия (первичная флоэма). Большая часть наружной флоэмы представляет собой вторичную флоэму, так как она образована камбием, лишь самые периферические слои деформированных клеток составляют первичную флоэму.

На продольном срезе видно, что ситовидную трубку составляет вертикальный ряд вытянутых клеток (члеников), длина каждой из которых либо равна длине камбиальной клетки, либо немного превышает ее. Конечные стенки члеников ситовидной трубки (ситовидные пластинки) горизон-

тальные или слегка наклонные. Ситовидные прободения представляют собой тонкие сквозные каналы, выстланные каллозой; чем больше отложилось каллозы, тем меньше диаметры канальцев. Так как обычно материал для исследования собирают в конце вегетационного периода, большинство ситовидных прободений оказываются полностью закупоренными каллозой, образующей также в некоторых трубках крупные наплывы с обеих сторон ситовидной пластинки (мозолистые тела). На боковых стенках ситовидных трубок, прилегающих одна к другой, нередко удается видеть мелкие ситовидные поля («боковые ситечки»), очертания которых варьируют. Полости члеников ситовидных трубок заполнены белковым содержимым, которое после фиксации имеет вид продольных тяжей, пересекающих клетку и обычно расширяющихся близ ситовидных пластинок. Рядом с члеником ситовидной трубки можно увидеть тяж из нескольких узких сопровождающих клеток. Клиновидно заостренные концы конечных клеток каждого тяжа располагаются на уровне ситовидной пластинки, поэтому если поперечный срез сделан в плоскости ситовидной пластинки, сопровождающие клетки не видны.

Со строением проводящих элементов ксилемы целесообразно познакомиться на продольных срезах (рис. 23, 3), обработанных флороглюцином и соляной кислотой.

Самые внутренние из проводящих элементов узкопросветные и имеют кольчатые утолщения оболочки, которые после проведения реакции на одревеснение приобрели красный цвет. Оболочка между утолщенными участками прозрачная, тонкая, часто она вдавлена внутрь клетки. Снаружи от кольчатых элементов находится один или несколько спиральных, диаметр которых увеличивается к периферии стебля. Иногда утолщения имеют вид двух пересекающихся спиральных лент. Кольчатые и спиральные элементы обычно представлены очень длинными трахеидами с клиновидно суженными, заостренными концами; это элементы протоксилемы. С внешней стороны к ним примыкает метаксилема, переходящая во вторичную ксилему. Проводящие элементы метаксилемы и вторичной ксилемы представляют собой пористые сосуды — длинные полые трубки, состоящие из вытянутых в длину клеток (члеников) с крупными перфорациями (прободениями), возникшими вследствие разрушения почти всей конечной стенки каждой из клеток члеников.

Иногда в самых узкопросветных пористых сосудах метаксилемы щелевидные поры сильно вытянуты перпендикулярно продольной оси членика и расположены одним вертикальным рядом (лестничный сосуд). Чаше в более широкопросветных сосудах поры образуют несколько вертикальных рядов. В сосудах, находящихся близ камбиальной зоны, окай-

мленные поры очень мелкие и расположены косыми рядами или беспорядочно. К стенкам такого мелкопористого сосуда плотно примыкают паренхимные клетки, очертания которых на продольных срезах стебля обычно хорошо видны.

Задание 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему расположения тканей на поперечном срезе стебля тыквы.

Начинать зарисовку схемы лучше с очертаний воздухоносной полости и проводящих пучков, которые видны невооруженным глазом. Остальные ткани зарисовывают, рассматривая срез при малом увеличении микроскопа, стараясь по возможности соблюдать масштаб. Отдельные клетки рисовать не следует, лишь в проводящих пучках можно показать контуры наиболее крупных сосудов ксилемы. Для наглядности разные ткани можно показать штриховкой, точками или выбрать другие обозначения. Можно пользоваться и цветными карандашами, причем красным цветом обычно отмечают одревесневшие ткани (склеренхиму, ксилему), синим или зеленым — живые. Паренхиму и воздухоносную полость закрашивать не стоит. Схему необходимо снабдить пояснительными надписями, которые с помощью указательных линий должны быть вынесены за пределы рисунка. Указательные линии лучше проводить в горизонтальном направлении, не следует их перекрещивать.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать несколько клеток эпидермиса с толстой наружной стенкой, находящиеся под ними клетки колленхимы с угловыми утолщениями клеточных оболочек и клетки склеренхимы с равномерно утолщенными стенками.

3. При большом увеличении микроскопа зарисовать участок поперечного среза наружной флоэмы в открытом биколлатеральном проводящем пучке и прилегающую к ней камбиальную зону. Во флоэме показать очертания ситовидных трубок с расположенными рядом сопровождающими клетками. В одной из ситовидных трубок зарисовать ситовидную пластинку с мелкими прободениями. При зарисовке камбиальной зоны обратить внимание на расположение тонкостенных таблитчатых клеток радиальными рядами.

4. При большом увеличении микроскопа зарисовать строение флоэмы и камбиальной зоны на продольном срезе. На рисунке показать часть ситовидной трубки, состоящей из нескольких вытянутых в длину клеток с горизонтальными или наклонными ситовидными пластинками, которые могут быть закрыты мозолистыми телами. В полости трубок показать сжавшееся вследствие фиксации содержимое. Обратить внимание на тяжи сопровождающих клеток, вплотную примыкающих к членикам ситовидных трубок. Показать характер расположения и очертания клеток камбиальной зоны, дли-

на которых примерно равна длине членика ситовидной трубки.

5. При большом увеличении микроскопа зарисовать строение проводящих элементов ксилемы в продольном разрезе; на рисунке показать кольчатые и спиральные элементы протоксилемы и пористые сосуды, внутренние из которых относятся к метаксилеме, а более широкопросветные, находящиеся ближе к камбиальной зоне, — ко вторичной ксилеме.

СТЕБЕЛЬ МЫЛЬНЯНКИ ЛЕКАРСТВЕННОЙ —
SAPONARIA OFFICINALIS L.
(рис. 25, 1)

Стебли мыльнянки собирают для фиксации в начале цветения. Лучше всего использовать среднюю часть побега. Основания стеблей очень жесткие из-за обилия одревесневших тканей, и с них трудно сделать хорошие срезы. Кроме поперечных желательнее приготовить также продольные радиальные срезы.

При малом увеличении микроскопа на поперечном срезе можно различать светлую первичную кору и центральный цилиндр с двумя кольцами одревесневших клеток. Наружное кольцо представляет собой склеренхиму, внутреннее, окружающее сердцевину, — ксилему. Ксилема отделена от склеренхимы зоной светлых клеток паренхимы перицикла и флоэмы. Таким образом, в стебле мыльнянки нет отдельных проводящих пучков. Центральный цилиндр имеет непучковое (сплошное) строение.

Ознакомившись с общей топографией среза, следует перейти к рассмотрению тканей при большом увеличении микроскопа.

Покровная ткань — эпидермис — состоит из плотно сомкнутых клеток. Наружные, а иногда и внутренние стенки клеток утолщены сильнее боковых. Эпидермис покрыт желтоватой кутикулой с неровной мелкобугорчатой поверхностью.

Под эпидермисом расположена первичная кора, состоящая из нескольких слоев округлых паренхимных клеток, между которыми имеются межклетники. Во многих клетках видны хлоропласты.

Центральный цилиндр включает механические, проводящие и запасные ткани. Наружная его зона — перицикл, представляет собой широкое кольцо многоугольных в поперечном сечении клеток склеренхимы с толстыми одревесневшими стенками, в которых нередко можно видеть узкие поровые каналы. На продольном срезе обнаруживается, что клетки склеренхимы сильно вытянуты в длину. Внутренняя часть склеренхимного кольца состоит из более коротких, в

поперечном сечении почти округлых клеток с менее утолщенными и слабее одревесневшими стенками. Эти клетки постепенно переходят в бесцветные клетки паренхимы, граничащие с проводящей системой стебля. Иногда одревесневшие

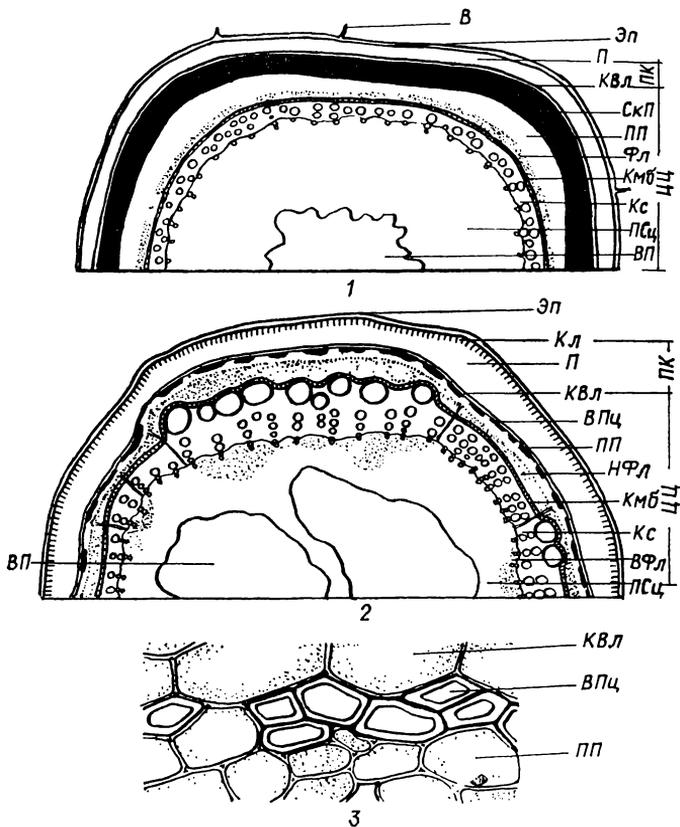


Рис. 25. Строение стеблей мыльнянки (1) и калистегии (2, 3): В — волоски, ВП — воздухоносные полости, ВПц — волокна перикабла, ВФл — внутренняя флоэма, КВЛ — крахмалоносное влагилище, КЛ — колленхима, КМб — камбий, Кс — ксилема, НФл — наружная флоэма, П — паренхима, ПК — первичная кора, ПП — паренхима перикабла, ПСц — паренхима сердцевины, СкП — склеренхима перикабла, Фл — флоэма, ЦЦ — центральный цилиндр, Эп — эпидермис

клетки перикабла вплотную примыкают к флоэме, узким кольцом окружающей ксилему. Наружные клетки флоэмы, дифференцирующиеся из прокамбия, — это первичная флоэма. Часто ее клетки деформируются под давлением лежащей

ковнутри от них вторичной флоэмы, состоящей из ситовидных трубок с сопровождающими клетками и паренхимных элементов. В некоторых ситовидных трубках удается видеть в плане ситовидную пластинку с очень мелкими прободениями. Сопровождающие клетки — самые мелкие элементы флоэмы. Они заполнены темным зернистым содержимым.

Если материал собран до цветения, то между флоэмой и ксилемой хорошо различима камбиальная зона, состоящая из нескольких слоев таблитчатых клеток, расположенных радиальными рядами. К началу цветения камбий обычно прекращает деятельность, его клетки дифференцируются в элементы проводящих тканей. На срезах, сделанных с такого материала, камбиальная зона обычно не различима. В этих случаях под флоэмой кольцом неодинаковой ширины лежит ксилема. В ней преобладают проводящие элементы, округлые или угловатые в поперечном сечении. Наиболее развита вторичная ксилема, образованная камбием. В ее состав входят широкопросветные пористые сосуды. Во внутренней части ксилемы проводящие элементы, собранные в радиальные цепочки, обычно разделены тонкостенными паренхимными клетками с неодревесневшими или слабо одревесневшими оболочками. Проводящие элементы первичной ксилемы находятся на границе с сердцевинной, причем трахеиды с кольчатыми утолщениями оболочек часто деформированы и несколько отстоят от основной массы ксилемы.

Сердцевина сложена тонкостенными паренхимными клетками, многие из которых содержат зерна запасного крахмала. Нередко при росте стебля группы паренхимных клеток сердцевинны разрушаются из-за разрывов их оболочек, и в середине стебля возникает одна центральная или несколько мелких воздухоносных полостей. Полости, образующиеся вследствие разрушения клеток, называют рексигенными (от греч. «рексис» — разрыв, «генос» — происхождение).

Задание. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения стебля в поперечном сечении, обратив внимание на расположение тканей в топографических зонах.

СТЕБЕЛЬ КАЛИСТЕГИИ ЗАБОРНОЙ —

CALYSTEZIA SEPIUM (L.) R. BR.

(рис. 25, 2, 3)

Стебель калистегии ребристый. Некоторые клетки эпидермиса образуют двух-трехклеточные простые волоски. Нередко встречаются устьица из двух мелких, в разрезе почти округлых замыкающих клеток.

Наружную часть первичной коры составляет хлорофиллоносная паренхима; ее тонкостенные клетки располагаются в

один-два слоя. Глубже находится ткань, клетки которой в местах соприкосновения их углов имеют слегка утолщенные стенки, что характерно для уголковой колленхимы. Однако структурные особенности этой ткани у калистегии выражены слабо. Между клетками заметны небольшие межклетники.

Внутренний, пограничный слой клеток первичной коры, окружающий центральный цилиндр, представляет собой крахмалоносное влагалище. Оно состоит из клеток, более или менее вытянутых в тангентальном направлении.

В наружной части центрального цилиндра находятся группы клеток с утолщенными, но слабо одревесневшими стенками. Многие из них имеют извилистые очертания поперечного сечения. По-видимому, эти элементы представляют собой протофлоэмные волокна. По мнению некоторых исследователей, их можно отнести к перидиклу (рис. 25, 3).

Проводящая система имеет непучковое (сплошное) строение: флоэма и ксилема расположены на поперечном срезе двумя кольцами. В верхних междоузлиях побега часто имеются отдельные пучки, разделенные широкими сердцевинными лучами. Флоэма состоит из ситовидных трубок с мелкими сопровождающими клетками и широкопросветных округлых паренхимных клеток. В некоторых ситовидных трубках удается рассмотреть ситовидные пластинки.

Флоэма отделена от ксилемы несколькими слоями тонкостенных таблитчатых клеток камбиальной зоны, которая обычно плохо заметна.

Ксилема состоит из проводящих элементов, небольшого числа механических и паренхимных клеток с простыми порами в стенках. Из паренхимных клеток сложены одnorядные сердцевинные лучи, которые, пересекая камбиальную зону, продолжают во флоэме. Большая часть ксилемы образована камбием; следовательно, это — вторичная ксилема. Наружные, наиболее широкопросветные сосуды местами вдаются во флоэму, камбиальная зона здесь сильно изогнута. Проводящие элементы первичной ксилемы с кольчатыми и спиральными утолщениями оболочек расположены в коротких радиальных цепочках. По размерам поперечного сечения эти элементы резко отличаются от сосудов вторичной ксилемы. К первичной ксилеме примыкают участки внутренней (тоже первичной) флоэмы. По строению она сходна с наружной флоэмой.

Сердцевина состоит из тонкостенных паренхимных клеток, часть которых нередко разрушается и внутри стебля возникает одна или несколько воздухоносных полостей.

Задание. Зарисовать при малом увеличении микроскопа схему строения стебля, отметив топографические зоны и слагающие их ткани.

СТЕБЕЛЬ КРАСАВКИ БЕЛЛАДОННЫ —
ATROPA BELLADONNA L.

(рис. 26)

Строение стебля красавки — растения из семейства пасленовых — довольно сходно со строением стебля калистегии, но у красавки под эпидермисом расположена рыхлая

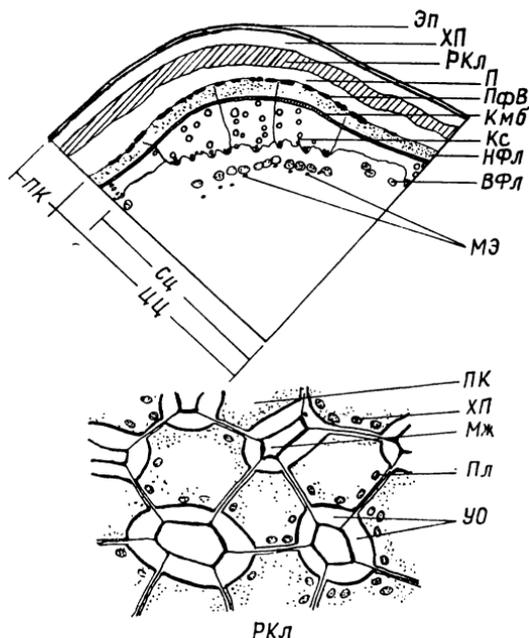


Рис. 26. Строение стебля красавки:

ВФл — внутренняя флоэма, Камб — камбий, Кс — ксилема, Мж — межклетники, МЭ — механические элементы, НФл — наружная флоэма, П — паренхима, ПК — первичная кора, Пл — пластиды, ПфВ — протофлоэмные волокна, РКл — рыхлая колленхима, ЦЦ — сердцевина, УО — угловые утолщения клеточных стенок, ХП — хлорофиллоносная паренхима, ЦЦ — центральный цилиндр, Эп — эпидермис

колленхима, структурные особенности клеток которой хорошо заметны на поперечных срезах, обработанных раствором хлор—цинк—йода. Оболочки клеток колленхимы сильно утолщены около межклетников.

Степень развития проводящих тканей зависит от возраста и толщины стебля. В молодых стеблях можно видеть отдельные проводящие пучки, некоторые из них вытянуты в тангентальном направлении. В более старых и толстых стеблях границы между пучками не заметны, проводящие ткани располагаются кольцом вокруг сердцевины.

Проводящие элементы первичной ксилемы нередко отделены от основной массы ксилемы паренхимными тонкостенными клетками так же, как и расположенные глубже мелкие участки внутренней флоэмы. Кроме ситовидных трубок и паренхимных клеток во внутренней флоэме могут быть немногочисленные одревесневшие волокна.

Задание. 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения стебля, отметив топографические зоны и слагающие их ткани.

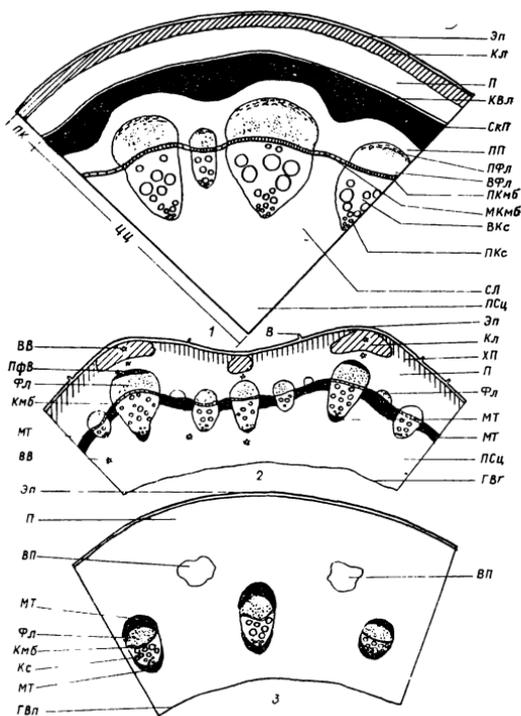
2. При большом увеличении микроскопа зарисовать участок колленхимы, обратив внимание на приуроченность утолщенных клеточных стенок к крупным межклетникам.

СТЕБЕЛЬ СНЫТИ ОБЫКНОВЕННОЙ —
AEGOPODIUM PODAGRARIA L.
 (рис. 27, 2)

Стебли сныти следует собирать в начале цветения, когда структурные особенности вегетативных органов полностью сформированы. Для фиксации лучше использовать междоузлия из средней части побега.

Рис. 27. Строение стеблей кирказона (1), сныти (2) и лютика (3):

В — волоски, *ВВ* — вместилища выделений, *ВКс* — вторичная ксилема, *ВП* — воздухоносные полости, *ВФл* — вторичная флоэма, *ГВП* — граница воздухоносной полости, *КВл* — крахмалонакопительное влагалитие, *Кл* — колленхима, *Кмб* — камбий, *Кс* — ксилема, *М Кмб* — межпучковый камбий, *МТ* — механическая ткань, *П* — паренхима, *ПКмб* — пучковый камбий, *ПКс* — первичная ксилема, *ПП* — паренхима перидермы, *ПСц* — паренхима сердцевин, *ПФл* — первичная флоэма, *Пфв* — протофлоэмные волокна, *СкП* — склеренхима перидермы, *СЛ* — сердцевинный луч, *Фл* — флоэма, *ХП* — хлорофиллоносная паренхима, *Эп* — эпидермис



Стебель сныти тупорребристый. Вдоль ребер, под эпидермисом, расположены крупные тяжи уголковой колленхимы. Более мелкие тяжи этой ткани развиваются между ребрами. Между участками колленхимы, под эпидермисом, находят-

ся один-два слоя клеток хлорофиллоносной ткани, внутрь от них — паренхима со схизогенными вместилищами выделений в виде округлых или многоугольных в очертании межклетников, окруженных эпителиальными клетками. Эти межклетники образовались вследствие расхождения первоначально плотно сомкнутых клеток. Вместилища выделений такого происхождения называют схизогенными (от греч. «схизо» — разделяю, «генос» — происхождение). Наиболее крупные вместилища развиваются над проводящими пучками. Хлорофиллоносная ткань, колленхима и паренхима, внутренний слой которой дифференцирован в крахмалоносное влагалище, слагают первичную кору стебля.

В центральном цилиндре перицикла нет. Расположенные по кольцу открытые коллатеральные проводящие пучки вплотную примыкают к крахмалоносному влагалищу. Наружную часть пучка составляют одревесневшие толстостенные волокна протофлоэмы. В молодых стеблях волокна обычно еще не дифференцированы. Остальные элементы, входящие в состав флоэмы, тонкостенные. Во флоэме крупных пучков нередко встречаются вместилища выделений.

Камбиальная зона состоит из нескольких слоев таблитчатых в поперечном сечении клеток, расположенных радиальными рядами. В примыкающей к ней вторичной ксилеме хорошо различимы сосуды и механические элементы. Первичная ксилема находится в самой внутренней части пучка. В окружающей ксилеме паренхиме могут быть вместилища выделений такого же строения, как и в первичной коре. В стебле сныти нередко встречаются неполные проводящие пучки. Чаще всего они представляют собой только тяжи флоэмы. Иногда в состав такого пучка входят несколько элементов вторичной ксилемы.

Сердцевинные лучи широкие. Внутренняя и самая наружная части луча состоят из живых тонкостенных паренхимных клеток, средняя, находящаяся почти на уровне камбия, — из одревесневших толстостенных клеток, выполняющих механическую функцию. Таким образом, в стебле возникает сплошное, слегка извилистое кольцо одревесневших тканей: ксилемы и межпучковой механической ткани.

Внутренняя зона паренхимной сердцевины при развитии стебля разрушается, на ее месте возникает крупная центральная воздухоносная полость. В узлах полости нет.

Задание. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему расположения тканей в стебле сныти, обратив внимание на присутствие в первичной коре и центральном цилиндре схизогенных вместилищ выделений.

СТЕБЕЛЬ КИРКАЗОНА КРУПНОЛИСТНОГО —
ARISTOLOCHIA DURIOR HILL.,
= *A. MACROPHYLLA* LAM.
(рис. 27, 1)

Стебель кирказона — крупной лианы, нередко разводимой в садах в качестве декоративного растения, — в поперечном сечении округлый. Под эпидермисом расположена довольно широкая первичная кора, в наружной, прилегающей к эпидермису части которой хорошо развита пластинчатая (реже уголковая) колленхима. Глубже находятся паренхимные клетки. В периферических клетках имеются хлоропласты, во внутренних — встречаются зерна запасного крахмала и друзы щавелевокислого кальция. Однорядный, примыкающий к центральному цилиндру слой плотно соединенных одна с другой клеток первичной коры представляет собой крахмалоносное влагалище.

В центральном цилиндре хорошо развит перицикл, состоящий из склеренхимы и паренхимы. На поперечных срезах видно, что склеренхима образует кольцо с неровной внутренней границей. Наружные элементы склеренхимы имеют более толстые и более одревесневшие стенки, чем внутренние, прилегающие к перициклической паренхиме, окружающей открытые коллатеральные проводящие пучки.

Наружные клетки пучка (первичная флоэма) обычно деформированы. Растворы органических веществ проводит вторичная флоэма, образованная камбием. Во вторичной ксилеме хорошо различимы широкопросветные сосуды и механические элементы между ними. Первичная ксилема, граничащая с сердцевинной, представлена немногочисленными мелкими проводящими элементами и небольшим числом паренхимных клеток.

Сердцевинные лучи очень широкие. На уровне пучкового камбия из паренхимных клеток луча вследствие их делений тангентальными перегородками вычленяются клетки межпучкового камбия, образующего только неодревесневающую лучевую паренхиму.

Сердцевина состоит из крупных довольно рыхло расположенных паренхимных клеток, в которых нередко встречаются друзы щавелевокислого кальция.

Задание. Зарисовать при малом увеличении микроскопа схему строения поперечного среза стебля, отметив топографические зоны и слагающие их ткани.

СТЕБЕЛЬ ЛЮТИКА ПОЛЗУЧЕГО —
RANUNCULUS REPENS L.
(рис. 27, 3)

Ползучие стебли этого вида лютика характеризуются незначительным развитием механических тканей и доволь-

но быстрым прекращением камбиальной деятельности. Стебель в поперечном сечении округлый, внутри полый.

Эпидермис состоит из клеток с утолщенными наружными стенками, покрытыми тонкой кутикулой. Паренхима первичной коры постепенно переходит в паренхиму центрального цилиндра. У растений, выросших при высокой влажности, в первичной коре хорошо выражены крупные межклетники или воздухоносные полости. Паренхимные клетки коры тонкостенные, округлые, с хлоропластами.

Проводящие пучки, расположенные кольцом среди паренхимных клеток, коллатеральные, с узкой камбиальной зоной, отделяющей флоэму от ксилемы. Ксилема состоит из проводящих и небольшого числа механических элементов, флоэма — из ситовидных трубок с сопровождающими клетками. Многие пучки со всех сторон окружены склеренхимой, возникающей, по-видимому, из прокамбия и составляющей механическую обкладку пучков. Со стороны флоэмы механическая ткань обычно развита сильнее. Степень развития склеренхимы тесно связана с условиями произрастания растения. У растений, приуроченных к влажным местообитаниям, она всегда развита слабее, чем у растений сухих местообитаний.

Большая часть паренхимной сердцевины при развитии стебля разрушается, и внутри него образуется крупная центральная воздухоносная полость.

Задание. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения стебля.

Строение стеблей травянистых однодольных

Однодольные растения характеризуются, как правило, диффузным распределением проводящих пучков по всему поперечному сечению стебля. Проводящие пучки закрытые, коллатеральные, реже — концентрические (амфиазальные). Из механических тканей преобладает склеренхима, лишь у немногих растений встречается колленхима. Вторичного утолщения у травянистых однодольных нет; исключение — представители семейства агавовых, у которых оно происходит иным способом, чем у двудольных растений.

СТЕБЕЛЬ КУПЕНЫ ЛЕКАРСТВЕННОЙ —
POLYGONATUM ODORATUM (MILL.)
DRUCE. = *P. OFFICINALE* ALL.
(рис. 28)

Стебель купены имеет несколько хорошо выраженных ребер. Эпидермис типичного для этой ткани строения. Не-

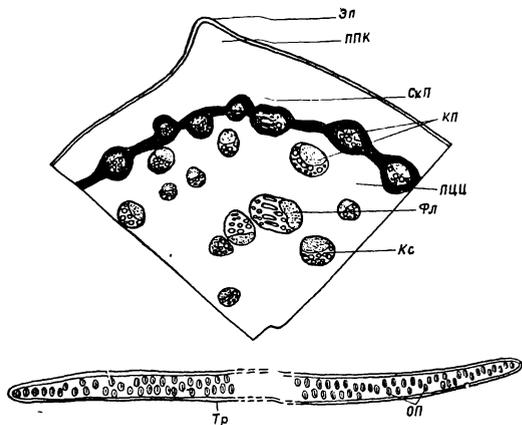
редко, особенно в старых стеблях, стенки его клеток одревесневают.

Довольно узкая первичная кора сложена несколькими слоями тонкостенных, обычно хлорофиллоносных паренхимных клеток.

В центральном цилиндре хорошо выражен перикцикл, состоящий из одревесневших волокон склеренхимы. В склеренхиму перикцикла погружены проводящие пучки, некото-

Рис. 28. Строение стебля

купены:
 КП — закрытые коллатеральные пучки, Кс — ксилема, ОП — окаймленные поры, ППК — паренхима первичной коры, ПЦЦ — паренхима центрального цилиндра, СкП — склеренхима перикцикла, Тр — трахеида, Фл — флоэма, Эп — эпидермис



рые из них встречаются и в ребрах. Большую часть центрального цилиндра занимает паренхима, в которой находятся многочисленные проводящие пучки. На поперечном срезе закономерности в их расположении обнаружить не удается.

Все пучки закрытые, коллатеральные. Со стороны флоэмы и ксилемы их часто сопровождают тяжи одревесневших толстостенных механических элементов. Внутренние, более крупные пучки обычно не имеют механической обкладки.

Ксилема пучка представлена несколькими проводящими элементами; наиболее широкопросветные из них относятся к метаксилеме. Очертаия ксилемы в разных пучках варьируют. Флоэма состоит только из тонкостенных элементов: ситовидных трубок, сопровождающих клеток и небольшого числа паренхимных клеток.

Ознакомившись со строением поперечного среза стебля, следует рассмотреть проводящие элементы ксилемы на продольных срезах или в мацерированном материале.

При мацерации, которая осуществляется кипячением кусочков стебля в концентрированной азотной кислоте в течение нескольких минут, соединяющее клетки пектиновое межклеточное вещество разрушается и клетки разъединяются. Это позволяет рассматривать клетку целиком, что не всегда удается при изучении среза. Хорошо отмацериро-

ванный и промытый водой материал должен представлять собой взвесь разных клеток, входящих в состав стебля. Каплю этой взвеси переносят пипеткой на предметное стекло и, осторожно размешав, чтобы не было сгустков, накрывают покровным стеклом.

При рассмотрении препарата следует обратить внимание на клетки, длина которых во много раз превышает ширину. Одни из этих прозенхимных клеток имеют игольчатую форму и снабжены очень толстой гладкой оболочкой. Это склеренхимные волокна. Более широкие клетки с тупыми концами и многочисленными, обычно лестничными порами на боковых стенках представляют собой проводящие элементы ксилемы — трахеиды. Поры окаймленные, с щелевидным отверстием. Расположение и размеры пор в разных трахеидах могут варьировать. Сосуды у купены не обнаружены.

Задание 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения поперечного среза стебля, отметив первичную кору, центральный цилиндр со склеренхимой перицикла и многочисленными беспорядочно расположенными закрытыми коллатеральными проводящими пучками.

2. Рассматривая мацерированный материал при малом и большом увеличении микроскопа, зарисовать общий вид трахеиды с окаймленными порами в стенках. Обратить внимание на притупленный конец трахеиды, не имеющий сквозных отверстий (перфораций).

Строение, сходное со строением стебля купены, имеет стебель спаржи (*Asparagus*). Первичная кора у спаржи состоит из хлорофиллоносной паренхимы, перицикл представлен мощно развитой склеренхимой; ксилема на поперечных срезах проводящих пучков имеет V-образные очертания и почти полностью охватывает флоэму.

СТЕБЕЛЬ КУКУРУЗЫ ОБЫКНОВЕННОЙ —

ZEA MAYS L.

(рис. 29, 1, 2)

Для изучения общего плана анатомического строения наиболее пригодны стебли толщиной 1—1,5 см. Междоузлия разрезают вдоль по диаметру и делают поперечные срезы в виде небольших секторов. Желательно, чтобы срез включал не только наружную, но и центральную часть стебля.

Особенность стебля кукурузы состоит в том, что в нем почти не развита первичная кора (только в нижних междоузлиях стебля она может быть представлена несколькими слоями тонкостенных паренхимных клеток). Под эпидермисом довольно тонким кольцом лежит склеренхима из одревесневших толстостенных клеток. Вплотную к склеренхиме,

которая, по-видимому, составляет перикцикл, примыкают проводящие пучки; другие пучки находятся среди тонкостенных паренхимных клеток центрального цилиндра.

По строению проводящие пучки кукурузы, как и всех злаков, отличаются от пучков других однодольных небольшим числом элементов ксилемы и правильным чередова-

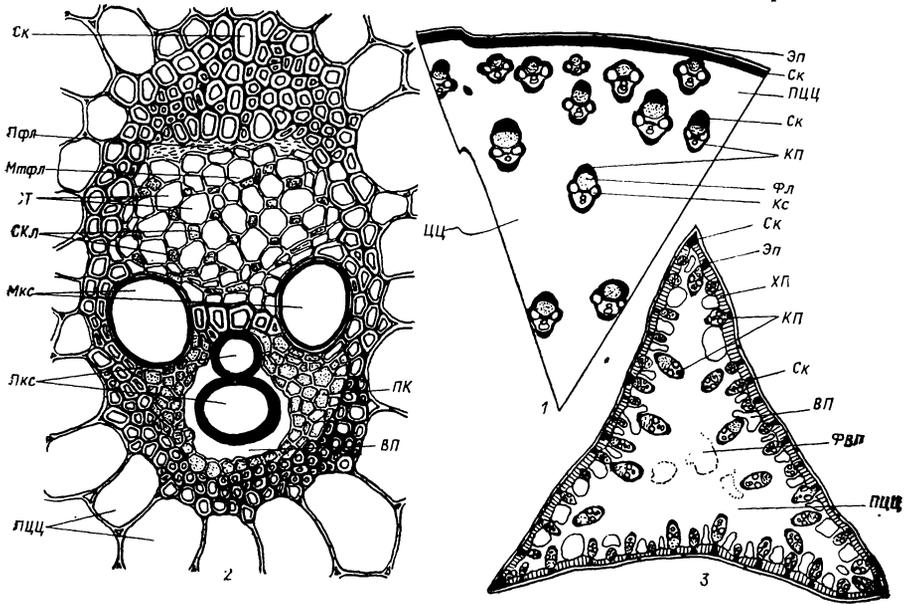


Рис. 29. Строение стебля (1) и проводящего пучка (2) кукурузы и стебля осоки острой (3):

ВЛ — воздухоносные полости, КП — коллатеральные закрытые пучки, Кс — ксилема, Мкс — сосуды метаксилемы, Мтфл — метафлоэма, Пк — паренхимные клетки ксилемы, Пкс — сосуды протоксилемы, Пфл — протофлоэма, ПЦЦ — паренхима центрального цилиндра, Ск — склеренхима, СКл — сопровождающие клетки, СТ — ситовидные трубки, ФВП — формирующиеся воздухоносные полости, Фл — флоэма, ХП — хлорофиллоносная паренхима, ЦЦ — центральный цилиндр, Эл — эпидермис

нием ситовидных трубок и сопровождающих клеток флоэмы. Все проводящие пучки закрытые, коллатеральные (рис. 29, 2). Флоэма имеет на поперечных срезах вид сеточки, крупные ячейки которой соответствуют поперечному сечению ситовидных трубок. В узлах этой сеточки расположены более или менее прямоугольные сопровождающие клетки, в которых хорошо видно зернистое содержимое. Во взрослых стеблях функционирует только метафлоэма. Протофлоэма, занимающая в пучке периферическое положение, обычно деформирована. Ксилема представлена 3—5 сосудами. Внутри от метафлоэмы находятся 2 очень крупных пористых сосуда метаксилемы.

Обычно они соединены мостиком из одревесневших механических элементов. Между сосудами метаксилемы во внутренней части пучка короткой радиальной цепочкой расположены (1, 2, реже 3) узкопросветные сосуды протоксилемы с кольчатыми и спиральными утолщениями оболочек. Обычно при развитии пучка некоторые элементы протоксилемы разрушаются и на их месте возникает водоносная полость. Она ограничена тонкостенными паренхимными клетками. Проводящие пучки окружены влагалищем, или обкладкой, состоящей из одревесневших элементов склеренхимы, которая, вероятно, возникает из прокамбия. Наиболее многослойна механическая обкладка со стороны флоэмы и со стороны протоксилемы. Боковые ее части, прилегающие к сосудам метаксилемы, обычно развиты слабее. Мощность механической обкладки зависит от размеров пучка, его положения в стебле и порядкового номера междоузлия, с которого сделан срез. Нижние междоузлия характеризуются более мощным развитием механических тканей.

Задание 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения поперечного среза стебля.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать проводящий пучок, обратив внимание на число и расположение сосудов ксилемы, строение флоэмы и наличие водоносной полости и механической обкладки.

СТЕБЕЛЬ ОСОКИ ОСТРОЙ —

CAREX ACUTA L.

(рис. 29, 3)

Стебель осоки острой в поперечном сечении треугольный, со слегка вогнутыми сторонами. Под эпидермисом, некоторые клетки которого имеют короткие сосочкообразные выросты, располагаются участки хлорофиллоносной паренхимы, состоящие из нескольких слоев довольно плотно сомкнутых клеток с хлоропластами. В эпидермисе можно видеть устьица.

Между участками хлорофиллоносной ткани находятся тяжи склеренхимы. Наружные клетки тяжа вплотную примыкают к эпидермису, внутренние — к проводящим пучкам. Наиболее мощные тяжи склеренхимы находятся в ребрах стебля.

Закрытые коллатеральные проводящие пучки по строению сходны с пучками злаков. Флоэма в них состоит из ситовидных трубок, чередующихся с сопровождающими клетками. Ксилема представлена несколькими, иногда одним или двумя кольчатыми и спиральными сосудами протоксилемы, составляющими радиальную цепочку, и двумя

крупными пористыми сосудами метаксилемы. Вследствие разрушения элементов протоксилемы внутри пучка образуется водоносная полость. Крупные пучки имеют обкладку из одревесневших механических элементов, наиболее сильно развитую со стороны флоэмы и со стороны протоксилемы. Периферические пучки разных размеров: крупные пучки, примыкающие к мощным склеренхимным субэпидермальным тяжам, чередуются с мелкими, не все из которых соприкасаются со склеренхимой. Внутренние, самые крупные пучки погружены в паренхиму центрального цилиндра.

Под участками хлорофиллоносной ткани находятся воздухоносные полости, возникающие вследствие разрушения паренхимных клеток. Такие же полости имеются и в середине стебля. Полости, находящиеся в стадии формирования, резко выраженных границ не имеют. Наличие воздухоносных полостей характерно для растений влажных местообитаний.

Задание. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения стебля, обратив внимание на расположение хлорофиллоносной паренхимы, склеренхимы, проводящих пучков и наличие воздухоносных полостей.

Строение многолетних стеблей древесных растений

Однолетние стебли древесных растений по анатомической структуре сходны со стеблями травянистых растений, имеющих непучковое (сплошное) строение проводящей системы, но отличаются от них более активной камбиальной деятельностью и ранним развитием вторичной покровной ткани — пробки, заменяющей эпидермис. Пробку образует феллоген, или пробковый камбий (от греч. «феллос» — пробка, «генос» — рождение). Делясь тангентальными перегородками, клетки феллогена откладывают наружу клетки пробки, а внутрь — клетки феллодермы (от греч. «феллос» — пробка, «дерма» — кожа). Комплекс этих тканей (феллемы, феллогена, феллодермы) называют перидермой.

О продолжительности деятельности камбия в многолетних ветвях и стволах древесных растений можно судить по слоистости древесины, так как число слоев прироста, имеющих на поперечных срезах вид колец, обычно соответствует возрасту рассматриваемого участка стебля. Толщина годичных приростов луба значительно меньше толщины приростов древесины, границы между годичными приростами луба выражены плохо.

На поперечных срезах многолетних веток и спилах стволов можно уже невооруженным глазом различить мощно развитую древесину, расположенную вокруг слабо выраженной сердцевины, и кору, большая часть которой состоит из вторичного луба. Между древесиной и лубом находится камбиальная зона.

Рост в толщину обуславливает необходимость разрастания в тангентальном направлении, или дилатации (от лат. «дилатацио» — растяжение) наружных слоев коры. С возрастом в ней происходят и более значительные изменения вследствие заложения внутренних перидерм. Участки коры, находящиеся снаружи от перидермы, отмирают, так как из-за наличия пробки, входящей в состав перидермы, прекращается физиологическая связь этих участков с внутренними зонами луба. Опробковевшие клетки пробки, в стенках которых откладывается суберин, непроницаемы для жидкостей и газов. Отмершие участки коры вместе с разделяющими их перидермами составляют корку. В зависимости от характера расположения перидерм на поперечных срезах корка может быть кольцевая и чешуйчатая. Наружная часть корки со временем сбрасывается.

В сравнительно молодых ветках кора состоит из первичной коры и вторичной коры, представляющей вторичной флоэмой, или лубом. В стволах и толстых ветвях старых деревьев имеются только вторичный луб и корка. Такие деревья, как пихта, береза, корку образуют лишь в нижних частях старых стволов.

У древесных растений древесина и луб выполняют не только функции проведения. Древесина обеспечивает также механическую прочность стебля, его способность противостоять не только динамическим, но и статическим нагрузкам, обусловленным прежде всего весом кроны. Древесина и луб содержат запасы питательных веществ, реализуемых в период весеннего роста растения.

МЕТОДИЧЕСКИЕ УКАЗАНИЯ

Древесина состоит из разнородных элементов, которые на поперечных и продольных срезах имеют разные очертания, поэтому для детального изучения этой ткани рекомендуется приготовить три среза, плоскости которых взаимно перпендикулярны. Поперечный срез проходит перпендикулярно продольной оси стебля, продольный радиальный — по радиусу, в плоскости, «перпендикулярной» годичным кольцам, продольный тангентальный — в плоскости, перпендикулярной плоскости радиального среза, по касательной к годичным кольцам (см. рис. 5, 6).

Фиксированные в спирте кусочки древесины становятся мягче, если их хранить в смеси разных объемов спирта и глицерина. Сухую древесину перед приготовлением срезов несколько часов кипятят в воде.

Кусочки древесины обрабатывают скальпелем так, чтобы на торце можно было видеть годовичные кольца. Ориентируясь по ним, подготавливают плоскости для будущих продольных срезов. Выровняв поверхность древесины, на расстоянии 5—6 мм от торца делают поперечную насечку, чтобы при изготовлении продольных срезов бритвой не повредить руку. Для получения поперечных срезов бритву следует вести вдоль границ годовичных колец. Тонкие поперечные срезы нередко закручиваются в трубочку. Перед приготовлением препарата их необходимо осторожно развернуть.

Срезы рассматривают в воде или глицерине. Можно также перед заключением их в глицерин провести реакцию на одревеснение с флороглюцином и соляной кислотой.

СТРОЕНИЕ ОДНОЛЕТНЕГО
И МНОГОЛЕТНЕГО СТЕБЛЕЙ
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ —
PINUS SYLVESTRIS L.

(рис. 30)

Сосна характеризуется моноподиальным ветвлением, при котором на увеличивающейся в длину оси первого порядка ежегодно из пазушных почек образуются боковые побеги следующего порядка ветвления. Для изучения пригодны побеги, развившиеся из верхушечных почек в течение одного вегетационного периода, и более старые части ветвей, возраст которых нетрудно определить по числу имеющихся на них мутовок боковых побегов.

Срезы обрабатывают флороглюцином, соляной кислотой и рассматривают в глицерине.

Однолетний стебель (рис. 30, 1) в поперечном сечении лопастной. Эпидермис состоит из клеток с толстыми наружными стенками; хорошо развита кутикула. Под эпидермисом располагается паренхимная первичная кора, 2—3 субэпидермальных слоя которой часто содержат вещества, придающие содержимому их клеток бурый цвет. Эти клетки обычно соединены более плотно, чем глубже лежащие клетки, и имеют несколько более утолщенные стенки. В одном из периферических слоев клеток первичной коры очень рано закладывается пробковый камбий (феллоген). Его клетки вычлняются из клеток коровой паренхимы

вследствие их делений тангентальными перегородками. На срезах однолетних стеблей можно видеть не только феллоген, но и молодую, образованную им пробку.

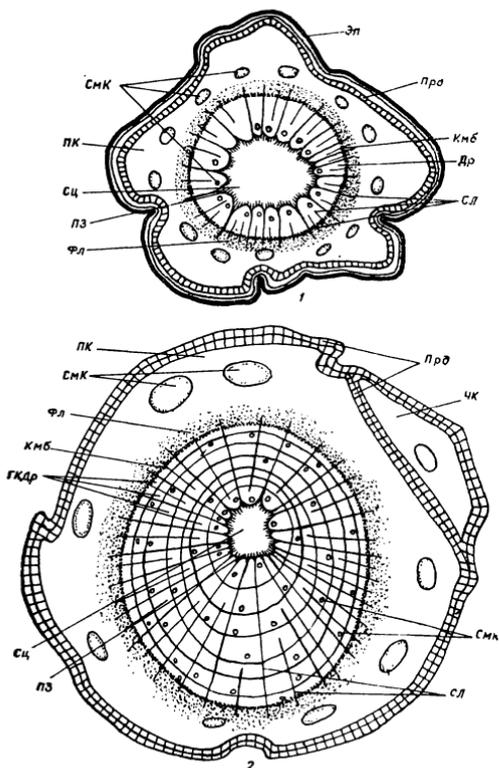


Рис. 30. Строение однолетнего (1) и многолетнего (2) стеблей сосны.

ГКДр — годовичные кольца древесины, Др — древесина, Кмб — камбий, ПЗ — перимедулярная зона, ПК — паренхимная первичная кора, Прд — перидерма, СЛ — сердцевинные лучи, СмоК — смоляные каналы, Сц — сердцевина, Фл — флоэма, ЧК — чешуя корки, Эп — эпидермис

Во внутренней зоне первичной коры вокруг коры центрального цилиндра находятся идущие вдоль стебля схизогенные смоляные каналы (см. с. 81); в поперечном сечении они овальные или округлые.

К паренхиме первичной коры примыкает первичная флоэма, которая распознается с трудом. С внутренней стороны она граничит с узкой зоной вторичной флоэмы, состоящей из мелких тонкостенных элементов. Флоэма отделена от древесины несколькими слоями клеток камбиальной зоны. Древесина сложена клетками более или менее многоугольных очертаний с толстыми одревесневшими стенками, в которых можно видеть окаймленные поры. Большая часть древесины вторичная. Мелкоклеточная сильно одревесневшая первичная древесина небольшими лопастями вдаётся в сердцевину.

Все элементы проводящих тканей расположены радиальными рядами. В древесине довольно много мелких смоляных каналов, окруженных паренхимными клетками. Центральный цилиндр пересечен узкими лучами. Наиболее длинные из них, начинающиеся от сердцевины между лопастями первичной древесины и заканчивающиеся на периферии флоэмы, называют первичными. Они существуют уже на ранней стадии развития

стебля, когда в нем начинается дифференциация из прокамбиальных тяжей первичных проводящих тканей. В стеблях со вторичным утолщением эти лучи нарастают в радиальном направлении в результате работы камбия, который образует также и более короткие вторичные лучи.

Сердцевина состоит из паренхимных клеток. Наружные клетки — более мелкие, имеют утолщенные стенки и составляют перимедуллярную зону (от греч. «пери» — около, «медулла» — сердцевина).

Рассмотрев общий план строения поперечного среза однолетнего стебля, следует перейти к изучению структуры 3—4-летних или более старых стеблей, в мощно развитой древесине которых можно различить несколько слоев приростов в виде концентрических или эксцентрических колец. Границы между кольцами хорошо заметны потому, что в конце вегетации образуются сжатые в радиальном направлении элементы, более толстостенные, чем элементы, возникающие в начале следующего года. Зона вторичной флоэмы шире, чем в однолетних стеблях. В проведении веществ участвует только самая внутренняя, прилегающая к камбию ее часть, называемая проводящей флоэмой. В периферических слоях этой ткани правильность расположения элементов радиальными рядами может быть нарушена; эти слои составляют непроводящую флоэму. Переход между ними постепенный. Некоторые лучи, находящиеся во флоэме, на концах головчато расширены из-за образования замкнутых смоловместилищ.

Вокруг центрального цилиндра довольно долго сохраняется первичная кора со смоляными каналами. У 7—9-летних и более старых веток наружная часть первичной коры отделена от внутренней ее зоны перидермами, которые на поперечном срезе располагаются отдельными дугами, соединяющимися с наружной перидермой, окружающей весь стебель. Таким образом, у сосны рано формируется чешуйчатая корка.

Задание. При малом увеличении микроскопа зарисовать схемы расположения тканей на поперечных срезах однолетнего и многолетнего стеблей, возраст которых можно определить по кольцам прироста древесины.

СТРОЕНИЕ ДРЕВЕСИНЫ
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ —
PINUS SYLVESTRIS L.

(рис. 31)

Древесина сосны состоит из продольных и лучевых трахеид и небольшого числа паренхимных клеток, входящих в состав лучей, обкладки и эпителия смоляных каналов.

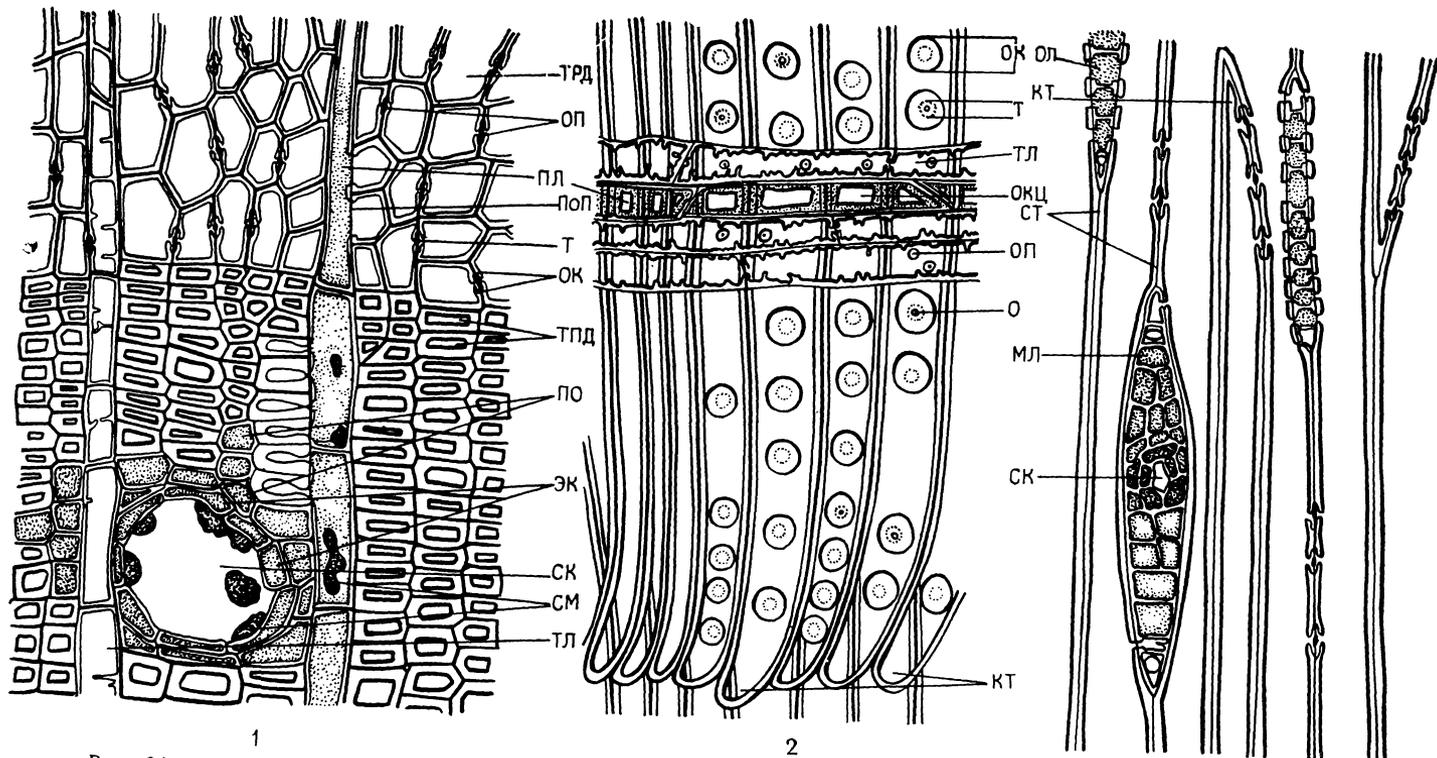
Поперечный срез (рис. 31, 1). На срезе хорошо заметны границы между кольцами прироста древесины, обусловленные различиями в размерах, очертаниях поперечного сечения и толщине стенок трахеид, входящих в состав слоя прироста и составляющих более или менее правильные радиальные ряды.

Трахеиды, образованные камбием весной, обычно многоугольные, широкопросветные с крупными окаймленными порами на радиальных стенках. Они составляют раннюю, или весеннюю древесину слоя прироста. Основная ее функция — проведение водных растворов. Трахеиды, формирующиеся позднее, играют главным образом механическую роль. В поперечном сечении они почти прямоугольные, более толстенные, узкопросветные, сжатые в радиальном направлении; пор в их стенках нет или они очень редки. Эти трахеиды слагают позднюю, или летнюю древесину слоя прироста.

Пара окаймленных пор трахеид имеет торус — линзовидное утолщение средней части поровой мембраны. У функционирующих элементов мембрана с торусом находится посередине, что обеспечивает возможность фильтрации растворов через мельчайшие отверстия в краевой зоне мембраны. Если полость одной из трахеид заполняется газом, торус, благодаря эластичности поровой мембраны, втягивается в полость соседней, заполненной водой трахеиды, закрывая отверстие камеры поры, что предотвращает проникновение газа в эту трахеиду. На срезах древесины торусы в парах окаймленных пор обычно находятся не посередине, а смещены в сторону.

В поздней, а нередко и в ранней древесине можно видеть перерезанные поперек вертикальные смоляные каналы — крупные межклетники, выстланные мелкими тонкостенными эпителиальными клетками, выделяющими смолу. Смоляные каналы окружены обкладкой из небольшого числа паренхимных клеток.

Между рядами трахеид проходят обычно однорядные тяжи узких, вытянутых в радиальном направлении клеток. Это лучи. Они состоят из двух типов клеток. На поперечных срезах лучи могут оказаться разрезанными на разных уровнях и поэтому выглядят по-разному. В одних лучах клетки имеют гладкие стенки. С соседними трахеидами эти клетки сообщаются с помощью пор, окаймленных только со стороны трахеиды. В других лучах внутренняя поверхность клеточных стенок неровная, с многочисленными выростами. Наличие в стенках мелких окаймленных пор позволяет считать эти клетки проводящими, осуществляющими перемещение водных растворов в радиальном направлении.



1

2

3

Рис. 31. Строение древесины сосны на поперечном (1), радиальном (2) и тангентальном (3) срезах: КТ — концы трахеид, МЛ — многорядный луч, О — отверстие порового канала, ОП — окаймленные поры, ПЛ — паренхимные клетки лучей, ПО — паренхимная обкладка смоляного канала, ПОП — полуокаймленная пора, СК — смоляной канал, СМ — капли смолы, СТ — ранней древесины, Т — торус, ТЛ — лучевые трахеиды, ТПД — трахеиды поздней древесины, ТРД — трахеиды

Радиальный срез (рис. 31, 2). На этом срезе трахеиды, обеспечивающие перемещение воды в вертикальном направлении, видны как очень длинные клетки с закругленными и слегка изогнутыми концами. Как и на поперечном срезе, трахеиды ранней древесины более широкопросветные, чем трахеиды поздней древесины. На их радиальных стенках, которые на этом срезе видны в плане, хорошо заметен один ряд пор с округлыми очертаниями окаймления, внутреннего отверстия камеры поры и находящегося между ними торуса. Таким образом, в плане окаймленная пора представляет собой 3 концентрические окружности.

Лучи имеют вид довольно широких лент, расположенных перпендикулярно по отношению к продольным осям трахенд. В середине луча находятся паренхимные клетки с тонкими гладкими стенками. Клетки лучевой паренхимы заполнены содержимым, в котором можно видеть зерна крахмала и отдельные капли смолы. В местах соприкосновения с каждой из продольных трахенд в стенке паренхимной клетки образуется по крупной простой поре, имеющей в плане округло-прямоугольные или квадратные очертания. Из-за больших размеров эти поры называют оконцевыми или оконцевидными. Краевые клетки луча более мелкие, часто неправильных очертаний. Их стенки образуют различного рода выросты, увеличивающие внутреннюю поверхность клеточной полости. Связь краевых клеток между собой, а также между ними и продольными трахеидами осуществляется с помощью мелких окаймленных пор, которые могут быть видны и в плане, и в разрезе. Такие, клетки луча, расположенные в один или несколько слоев, называют лучевыми трахеидами. Они осуществляют горизонтальный ток водных растворов. Лучи, состоящие из разных типов клеток, называют гетерогенными.

Тангентальный срез (рис. 31, 3). На этом срезе обнаруживается, что концы продольных трахенд клиновидно заострены. На радиальных стенках трахенд хорошо видны многочисленные поры в разрезе. Лучи перерезаны поперек. Они представляют собой однорядную цепочку более или менее округлых клеток, вклинивающуюся между двумя продольными трахеидами. Лучи могут быть очень высокими, но они всегда короче трахенд. Клетки, расположенные в средней части луча, паренхимные, с крупными оконцевыми порами в смежных с трахеидами стенках. Каревые клетки, самые конечные из которых клиновидно заострены, — это лучевые трахеиды.

Наряду с однорядными встречаются также многорядные, веретеновидные лучи; в средней части такого луча находится смоляной канал, окруженный паренхимными клетками. Нередко на продольных срезах кроме горизонталь-

ных можно видеть и разрезанные вертикальные каналы. Если срез прошел через стенку вертикального канала, канал имеет вид многорядной полосы, состоящей из тонкостенных коротких клеток. Если канал разрезан строго посередине, срез распадается на две части.

Задание. Зарисовать при большом увеличении микроскопа:

1) участок поперечного среза на границе двух колец прироста, отметив трахеиды ранней и поздней древесины, окаймленные поры в стенках трахеид, лучи и смоляные каналы;

2) участок радиального среза, показав продольные трахеиды с окаймленными порами в плане, луч, состоящий из двух типов клеток;

3) участок тангентального среза, обратив внимание на окончания трахеид, окаймленные поры, однорядные и многорядные лучи с горизонтальными смоляными каналами.

Строение, сходное с описанным, имеет древесина ели, лиственницы.

**СТРОЕНИЕ ВТОРИЧНОЙ ФЛОЭМЫ
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ —
PINUS SYLVESTRIS L.
(рис. 32)**

Если для изучения древесины были использованы не отдельные ее кусочки, а ветки с корой, то на сделанных с них поперечных и радиальных срезах будет видна и флоэма, состоящая из тонкостенных элементов: ситовидных и паренхимных клеток.

Близ камбия, в проводящей зоне флоэмы, ситовидные клетки в поперечном сечении почти прямоугольные (рис. 32, 1). В более периферических слоях они деформируются под давлением ежегодно образуемых камбием элементов, их радиальные стенки, на которых находятся участки с ситовидными прободениями, становятся извилистыми. В таких клетках нет содержимого. Паренхимные клетки в проводящей флоэме по очертаниям поперечного сечения сходны с ситовидными элементами, но они часто заполнены бурым содержимым. В непроводящей флоэме эти клетки сильно разрастаются, округляются, заполняются крахмальными зернами. На поперечных срезах хорошо видны лучи, продолжающие лучи древесины. В непроводящей флоэме они обычно изогнуты, некоторые из них местами расширены вследствие формирования замкнутых смолеместиллищ. На периферии поперечного среза толстой ветки можно видеть чешуи корки.

На радиальных срезах (рис. 32, 2) обнаруживается, что ситовидные элементы сильно вытянуты в длину, концы их тупые. На радиальных стенках хорошо видны округлые ситовидные поля с многочисленными мелкими прободения-

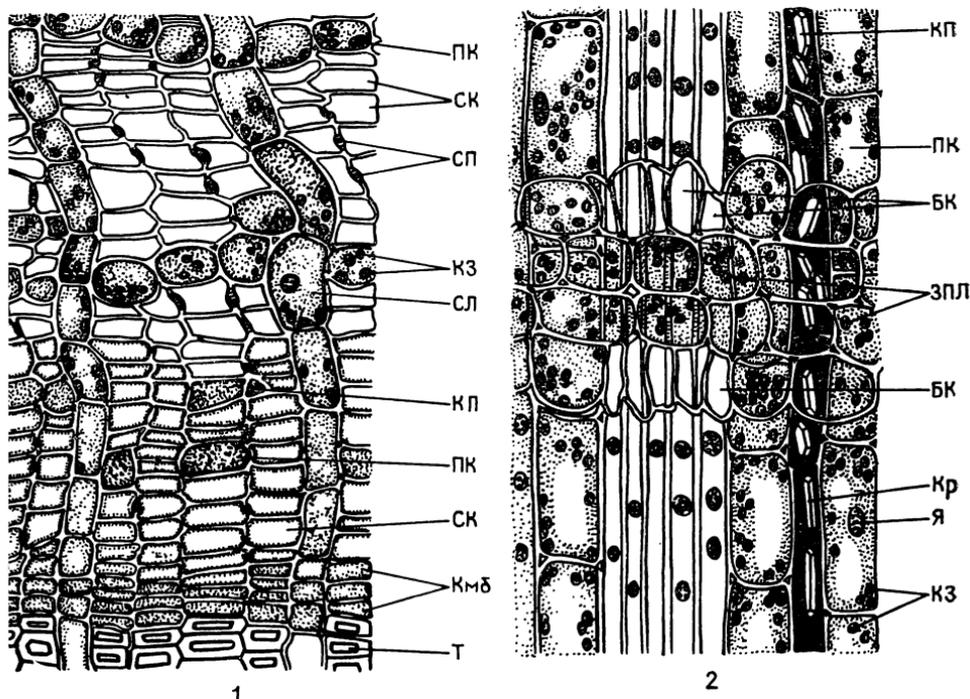


Рис. 32. Строение вторичной флоэмы сосны на поперечном (1) и радиальном (2) срезах:

Б К — «белковые» клетки, З П Л — запасные клетки лучевой паренхимы, К З — зерна крахмала, К м б — камбиальная зона, К П — клетки кристаллоносной паренхимы, К р — кристалл оксалата кальция, П К — клетки тяжевой паренхимы, С К — ситовидные клетки, С Л — сердцевинные лучи, С П — ситовидные поля, Т — трахеиды, Я — ядро

ми. Как и окаймленные поры в трахеидах, ситовидные поля расположены в один ряд. Между ситовидными клетками находятся тяжи из паренхимных клеток. В проводящей флоэме они имеют почти прямоугольные очертания, в непроводящей — бочонковидные. Клетки заполнены крахмальными зернами. Наряду с запасными, во флоэме встречаются и кристаллоносные паренхимные клетки, содержащие одиночные призматические кристаллы щавелевокислого кальция, включенные в бурый смолистый матрикс.

Лучи состоят только из живых паренхимных клеток; одни из них — только запасающие. Краевые клетки, соприкасающиеся с ситовидными элементами, по функции аналогичны сопровождающим клеткам цветковых растений; их называют «белковыми», «альбуминовыми» клетками, или клетками Страсбургера. В периферической части флоэмы, в которой ситовидные клетки уже не функционируют, клетки Страсбургера отмирают и сдавливаются разрастающимися и заполняющимися крахмалом паренхимными клетками луча.

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать общий вид ситовидной клетки в продольном радиальном сечении, отметив на радиальной стенке ситовидные поля.

СТРОЕНИЕ МНОГОЛЕТНЕЙ ВЕТКИ

ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ —

TILIA CORDATA MILL.

(рис. 33—35)

Поперечные и продольные радиальные срезы 3—4-летней ветки липы обрабатывают флороглюцином, соляной кислотой или раствором йода в водном растворе йодистого калия и заключают их в глицерин.

Периферическая зона поперечного среза (рис. 33) представлена перидермой, большую часть которой составляет темно-бурая пробка. Клетки перидермы расположены радиальными рядами. Первичная кора сложена пластинчатой колленхимой и паренхимой, к которой примыкают группы толстостенных одревесневших волокон первичной флоэмы.

Вторичная кора разделена на трапециевидные и треугольные участки. Она представлена твердым и мягким лубом. Твердый луб состоит из одревесневших толстостенных волокон, расположенных в трапециевидных участках тангентальными слоями. По внешнему виду они сходны с волокнами первичного происхождения, составляющими узкое основание трапеции. Слои твердого луба чередуются с группами тонкостенных элементов мягкого луба. Трапециевидные участки пересечены узкими не доходящими до первичной коры лучами, продолжающимися в древесине, но не достигающими сердцевины. Эти лучи называют вторичными. Первичные лучи, соединяющие сердцевину с первичной корой, в древесине узкие, входя во вторичную кору, они постепенно расширяются к периферии вследствие деления паренхимных клеток. Поэтому на поперечных срезах лубяная часть этих лучей имеет вид треугольника, расположенного между трапециевидными участками.

Вторичная кора отделена от древесины камбиальной зоной. В древесине хорошо выражены кольца прироста, в которых заметны широкопросветные сосуды, сосредоточенные главным образом в весенней древесине. Ближе к наружной границе кольца прироста число сосудов и их размеры постепенно уменьшаются. Такую древесину называют рассеяннососудистой. Внутренняя часть древесины, граничащая с сердцевинной, представлена первичной древесиной, состоящей из узкопросветных элементов.

Сердцевина паренхимная, с мелкоклеточной перимедулярной зоной, примыкающей к первичной древесине. Внутренняя часть сердцевины сложена тонкостенными паренхимными клетками, наиболее крупные из которых заполнены слизью.

Ознакомившись с анатомической топографией поперечного среза, необходимо более детально рассмотреть элементы, слагающие вторичные проводящие ткани, по очере-

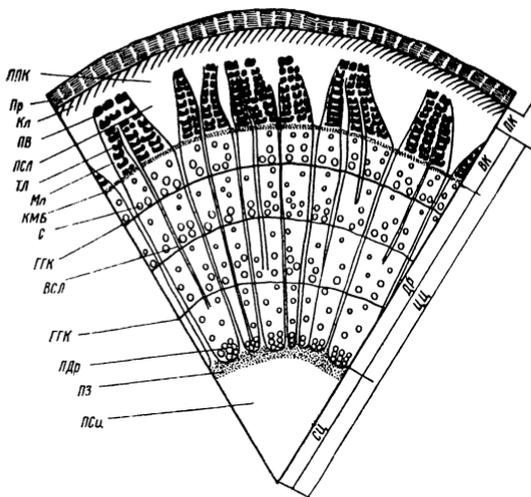


Рис. 33. Схема строения четырехлетней ветки липы на поперечном срезе: ВК — вторичная кора, ВСЛ — вторичный сердцевинный луч, ГГК — границы годичных колец древесины, Др — древесина, Кл — колленхима, Кжб — камбиальная зона, МЛ — мягкий луб, ПВ — протофлоэмные волокна, ПДр — первичная древесина, ПЗ — перимедулярная зона, ПК — первичная кора, ПМК — паренхима первичной коры, Пр — перидерма, ПСЛ — первичный сердцевинный луч, ПСк — паренхима сердцевины, С — сосуды, Сц — сердцевина, ТЛ — твердый луб, ЦЦ — центральный цилиндр

ди исследуя при большом увеличении микроскопа поперечные и продольные срезы.

Строение вторичного луба (рис. 34). Твердый луб состоит из длинных мертвых волокон с заостренными концами. В поперечном сечении волокна многоугольные. Клеточные полости в них очень малы из-за сильного утолщения вторичной оболочки, в которой имеются тонкие поровые каналы. Группы этих одревесневших элементов на попереч-

ном срезе часто имеют очертания широких, несколько угловатых дуг с концами, обращенными к периферии. Такое расположение обеспечивает защиту от деформации тонкостенных элементов мягкого луба, наиболее широкопросветные из которых представляют собой ситовидные трубки. Близ камбиальной зоны в них можно видеть свернувшееся от фиксации содержимое, в наружных участках вторичной коры полости ситовидных трубок пусты.

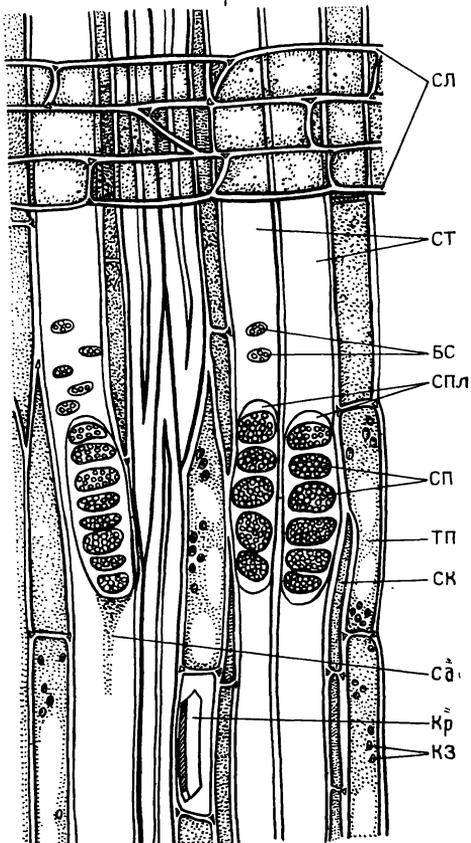
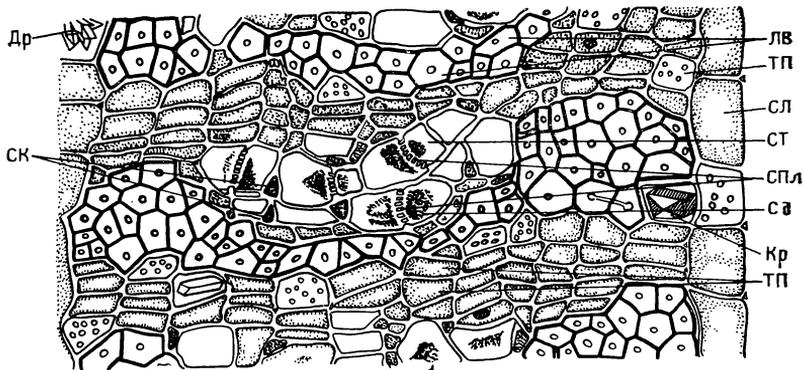
Ситовидные трубки состоят из вытянутых в длину члеников. Их скошенные конечные стенки представляют собой ситовидные пластинки с несколькими овальными ситовидными полями каждая. Такие ситовидные пластинки называют сложными; в плане они видны на радиальных срезах. Перерезанную ситовидную пластинку можно рассмотреть на поперечном срезе между двумя соседними по вертикали члениками ситовидной трубки.

Сопровождающие клетки, примыкающие к ситовидным трубкам, очень мелкие, с плотным зернистым содержимым. В состав мягкого луба входят также паренхимные клетки. На продольных срезах видно, что они слегка вытянуты в вертикальном направлении и составляют однорядные тяжи; конечные клетки тяжей клиновидно заострены. Такую паренхиму называют тяжевой. Паренхимные клетки содержат запасной крахмал, иногда капли масла. В некоторых клетках образуются крупные октаэдрические кристаллы щавелевокислого кальция. На срезах, обработанных соляной кислотой при проведении реакции на одревеснение, кристаллов обычно уже нет, так как щавелевокислый кальций, взаимодействуя с соляной кислотой, переходит в водорастворимый хлористый кальций.

Клетки лучевой паренхимы вытянуты горизонтально. Они заполнены зернами крахмала или содержат друзы оксалата кальция.

Строение вторичной древесины (рис. 35). На поперечном срезе хорошо видны многочисленные округлые или угловатые очертания широкопросветных сосудов с окаймленными порами в стенках. Наиболее обильны сосуды в ранней древесине. Кроме сосудов в древесине липы имеются трахеиды, однако на поперечном срезе их трудно отличить от сосудов.

По всему слою прироста располагаются сравнительно тонкостенные паренхимные клетки, часто заполненные содержимым. Они либо одиночные (диффузная паренхима), либо собраны в короткие тангентальные цепочки, состоящие из 2—3 клеток (метатрахеальная паренхима — от греч. «мета» — вне и трахея), не соприкасающихся с трахеями. Остальную часть древесины составляют древесинные волокна (либриформ). В поперечном сечении они многоугольные



или таблитчатые. У большинства древесных пород древесинные волокна — наиболее толстостенные элементы, обуславливающие твердость и механическую прочность древесины. У липы стенки волокон слабо утолщены, поэтому ее древесина мягка и имеет небольшой удельный вес. Больше всего либриформа в поздней древесине слоя прироста.

Для получения более полного представления о структуре элементов, слагающих древесину, следует обратиться к изучению продольного среза.

Сосуды состоят из удлиненных члеников с простыми округлыми перфорациями. Стенки сосудов имеют многочисленные мелкие окаймленные поры и спиральные утолщения, образованные третичными слоями оболочки. Такие сосуды называют спирально-пористыми.

Трахеиды отличаются от члеников сосудов отсутствием перфораций, меньшим диаметром и хорошо выраженной прозенхимной формой клеток. Их стенки имеют спиральные утолщения и немногочисленные поры.

Древесинные волокна (либриформ) также представляют собой прозенхимные клетки с заостренными концами. Стенки их гладкие, с щелевидными порами. Если в поле зрения микроскопа попадают непорезанные смежные стенки соседних клеток, в каждой из которых щелевидные отверстия порового канала по-разному ориентированы по отношению к продольной оси волокна, то пары пор выглядят крестовидными. Работая микрометрическим винтом, можно увидеть перекрещивающиеся отверстия пары пор.

Древесинная паренхима, выполняющая запасающую функцию, состоит из более или менее прямоугольных в продольном сечении клеток, которые значительно короче всех остальных элементов древесины. Паренхимные клетки располагаются вертикальными тяжами (тяжевая паренхима). Как и в лубе, клетки, находящиеся на концах тяжа, клиновидно заострены. В стенках клеток много простых пор.

Лучи на радиальном срезе имеют вид широких горизонтальных полос. Луч состоит из однородных паренхимных клеток с пористыми стенками. Такие лучи называют гомогенными. В клетках лучевой паренхимы откладываются запасные вещества.

Рис. 34. Строение вторичной флоэмы липы на поперечном (1) и радиальном (2) срезах:

Б С — боковые ситовидные поля, *Др* — друза, *К З* — зерна крахмала, *Кр* — кристалл оксалата кальция, *Л В* — лубяные волокна (твердый луб), *Сд* — содержимое клеток, *С К* — сопровождающие клетки, *С Л* — сердцевинный луч, *С П* — ситовидные поля, *С. Пл* — сложные ситовидные пластинки, *С Т* — ситовидные трубки, *Т П* — клетки тяжевой паренхимы

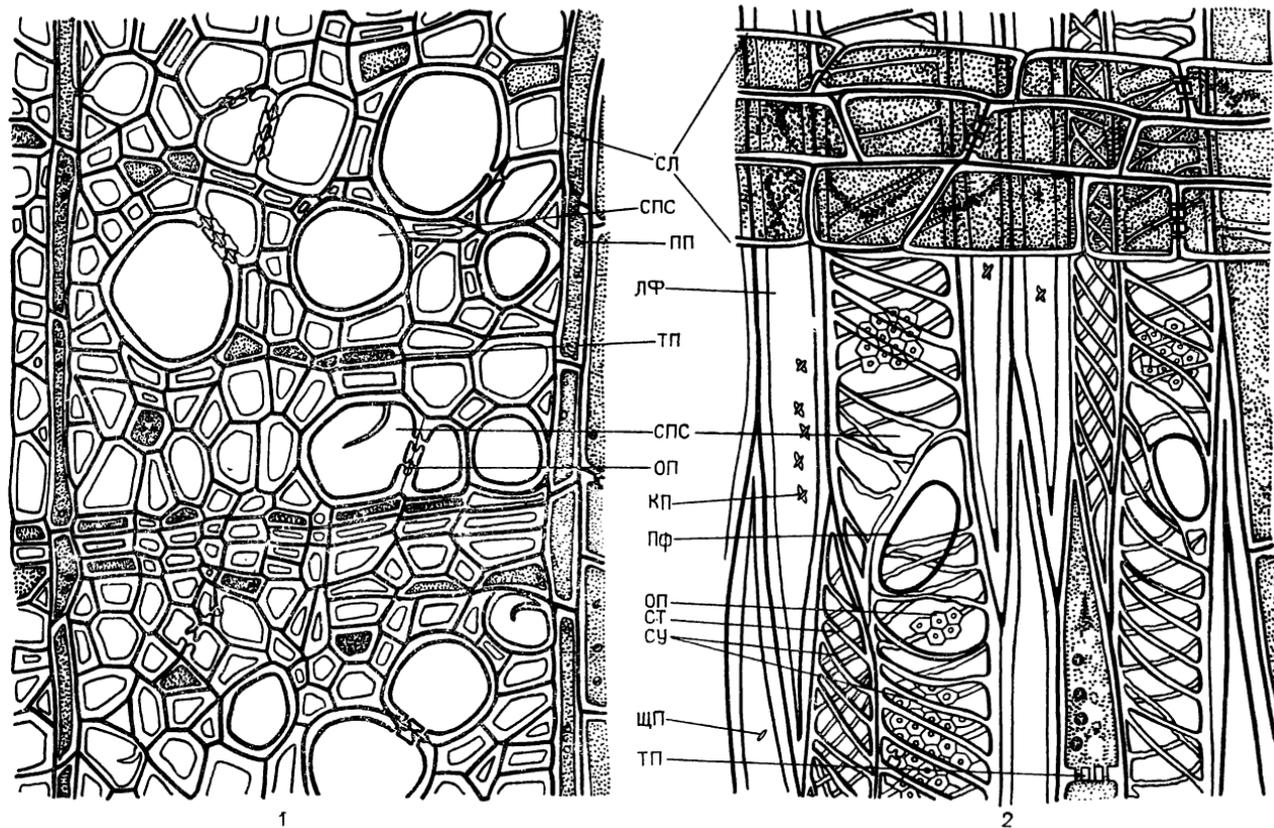


Рис. 35. Строение древесины липы на поперечном (1) и радиальном (2) срезах:
 К П — крестовидные пары пор, ЛФ — либриформ, О П — окаймленные поры, П П — простые поры, Пф — перфорации сосудов, С Л — сердцевинный луч, СПС — спирально-пористые сосуды, С Т — спиральная трахеида, С У — спиральные утолщения стенок, Т П — клетки тяжевой паренхимы, Щ П — щелевидные поры

Задание. 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения поперечного среза многолетнего стебля, отметив топографические зоны и слагающие их ткани.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать строение элементов вторичного луба и древесины на поперечном срезе.

3. При большом увеличении микроскопа зарисовать общий вид элементов, слагающих луб и древесину, в продольном сечении.

ПРОВОДЯЩИЕ ТКАНИ
В СТЕБЛЕ ВИНОГРАДА КУЛЬТУРНОГО —
VITIS VINIFERA L.
(рис. 36, 1—9)

Для знакомства с разнообразием структурных элементов вторичных флоэмы и ксилемы и их расположением пригодны также 2—3-летние побеги виноградной лозы, которые изучают на поперечных и продольных срезах, обработанных раствором флороглюцина и соляной кислотой. Элементы древесины можно рассматривать также на мацерированном материале.

Большую часть поперечного среза занимает древесина с округло-угловатыми очертаниями сосудов, наиболее крупные из которых видны даже невооруженным глазом. Кольца прироста хорошо выражены. Древесину окружает узкая зона вторичной коры. Слои тонкостенных элементов мягкого луба чередуются со слоями одревесневших толстостенных волокон, составляющих твердый луб. Лучи у винограда широкие, многорядные, лишь слегка расширяющиеся в коре. Отсутствие активной дилатации лучевой паренхимы объясняется ранним образованием и сбрасыванием кольцевой корки.

Строение вторичного луба. Мягкий луб состоит из ситовидных трубок и паренхимных элементов. Ситовидные трубки имеют сложные ситовидные пластинки, находящиеся на скошенных концах вытянутых в длину члеников. Число ситовидных полей в ситовидных пластинках варьирует не только в разных трубках, но и на разных концах одного и того же членика. На вертикальных стенках члеников нередко встречаются мелкие боковые ситовидные поля.

Сопровождающие клетки расположены короткими тяжами, концы которых обычно не доходят до ситовидных пластинок. Клетки тяжевой и лучевой паренхимы запасают питательные вещества. В клетках лучей нередко образуются крупные одиночные многогранные кристаллы щавелевокислого кальция.

иглой. Так как стенки мацерированных элементов очень прозрачны, то для получения более контрастного их изображения под микроскопом, оттянув воду, можно нанести на предметное стекло каплю 1%-ного водного раствора конго красного и затем накрыть покровным стеклом. Элементы древесины будут лучше заметны на красном фоне. Приготовленный препарат следует рассматривать при малом и большом увеличениях микроскопа. Мацерированная древесина состоит из члеников сосудов, трахеид, либриформа и паренхимных клеток.

Членики сосудов наиболее широкие. Они представляют собой удлиненные клетки с более узкими оттянутыми концами (клювиками) и простыми овальными или округлыми перфорациями. Многочисленные окаймленные поры находятся на вертикальных стенках. Они либо щелевидные, вытянутые в горизонтальном направлении и расположенные в один ряд, одна под другой (лестничная поровость), либо более мелкие, овальные, составляющие несколько вертикальных рядов (супротивная поровость), или они смещены одна относительно другой и образуют косые ряды (очередная поровость).

Трахеиды — прозенхимные клетки с клиновидно суженными слегка притупленными концами. Они обычно длиннее члеников сосудов, но более узкопросветны. На их вертикальных стенках нередко можно видеть окаймленные поры; поровость стенок трахеид лестничная или супротивная.

Прозенхимные клетки с более толстыми стенками и острыми концами представляют собой древесинные волокна, или либриформ. Их стенки имеют немногочисленные мелкие щелевидные простые поры. Клетки древесинной паренхимы собраны в вертикальные тяжи. Конечные клетки тяжа клиновидно заострены. Стенки клеток с простыми порами. При полной мацерации элементов тяж распадается на отдельные клетки. Более широкие короткие элементы, которые встречаются в препарате, представляют собой паренхимные клетки, слагающие лучи.

Задание 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения поперечного среза стебля, обратив внимание на узкую зону вторичной коры и кольцевую корку, если она не сброшена.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать строение ситовидных трубок в продольном радиальном сечении и тяж сопровождающих клеток.

3. Взяв мацерированный материал, при большом увеличении микроскопа зарисовать отдельные элементы древесины, обращая внимание на их форму и поровость стенок.

СТРОЕНИЕ СОСУДОВ СМОРОДИНЫ —

RIBES L.

(рис. 36, 10)

На мацерированной древесине стебля смородины можно познакомиться с другим типом строения члеников сосудов, у которых на каждой из конечных стенок возникают не одиночные перфорации, а по одному ряду узких перфораций. Стенки с такими множественными перфорациями называют лестничными перфорационными пластинками.

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать членик сосуда с лестничными перфорационными пластинками на концах.

Кроме смородины сосуды с такими перфорациями характерны для лещины, ольхи, березы, тюльпанного дерева и др.

РАСПОЛОЖЕНИЕ ЭЛЕМЕНТОВ В ДРЕВСИНЕ ЯСЕНЯ ОБЫКНОВЕННОГО — *FRAXINUS EXCELSIOR L.*

(рис. 37)

С особенностями расположения элементов можно познакомиться на поперечных срезах древесины толстых ветвей и стволов ясеня.

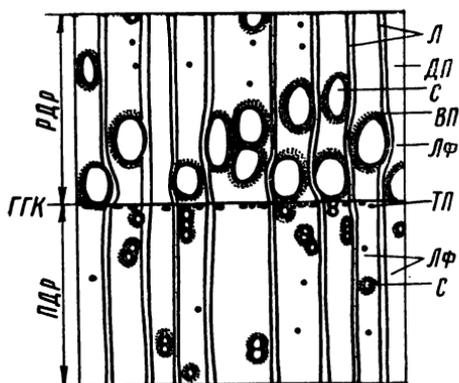


Рис. 37. Расположение элементов в древесине ясеня:
ВП — вазисентрическая паренхима, ГГК — граница годичных колец, ДП — диффузная паренхима, Л — лучи, ЛФ — либриформ, ПДр — поздняя древесина, РДр — ранняя древесина, С — сосуды, ТП — терминальная паренхима

Древесина ясеня кольцесосудистая. Широкие сосуды, которые можно видеть невооруженным глазом, составляют кольцо в ранней древесине годичного прироста. В поздней древесине сосуды очень мелкие, одиночные или собранные в короткие радиальные цепочки. Сосуды окружены обклад-

кой из клеток древесинной паренхимы. Такую паренхиму называют вазичентрической (от лат. «ваз» — сосуд, «центрум» — центр). Древесинная паренхима может располагаться также диффузно и терминально (от лат. «терминалис» — находящийся на конце), в конце прироста. Остальную часть древесины слагают волокна либриформа с очень толстыми гладкими стенками, и паренхимные клетки лучей, вытянутые в радиальном направлении.

Задание. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему расположения сосудов, древесинной паренхимы и лучей в годичном кольце древесины.

*

Кольцесосудистая древесина характерна также для дуба, вяза, многих древесных бобовых.

СТРОЕНИЕ ПЕРИДЕРМЫ И ЧЕЧЕВИЧКИ БУЗИНЫ КРАСНОЙ — *SAMBUCUS RACEMOSA* L.

(рис. 38)

Функцию покровной ткани в многолетних стеблях древесных растений выполняет пробка, образованию которой предшествует заложение феллогена, или пробкового камбия. Он закладывается в эпидермисе, субэпидермальном слое или в более глубоких слоях коры уже у однолетних, не закончивших рост побегов. Делясь тангентальными перегородками, клетки феллогена откладывают наружу клетки пробки, или феллемы (от греч. «феллос» — пробка), внутрь — клетки феллодермы («феллос» — пробка, «дерма» — кожа). Комплекс этих тканей (феллемы, феллогена, феллодермы) называют перидермой.

Особенность пробки состоит в том, что в оболочках ее клеток появляется суберин, состоящий из жироподобных веществ и воска. Суберин откладывается в виде постенного слоя между первичной и вторичной оболочками. Так как опробковевшие стенки непроницаемы для жидких и газообразных веществ, протопласты этих клеток отмирают. В органах, покрытых пробкой, газообмен осуществляется через чечевички, в образовании которых также участвует феллоген. Чечевички у большинства растений выглядят как небольшие овальные бородавки.

Развитие чечевички у бузины начинается с деления находящихся под устьищем клеток первичной коры. При этом возникает небольшой бугорок. Под ним в виде вогнутой пластинки закладывается феллоген чечевички. Вскоре после этого феллоген формируется по всей окружности стебля,

вычлняясь из клеток субэпидермального слоя. Наружу феллоген чечевички образует клетки, которые скоро округляются, между ними возникают крупные межклетники, оболочки клеток опробковывают. Эти клетки составляют заполняющую ткань чечевички. Разрастаясь, она давит на эпидермис, он разрывается, заполняющая ткань выступает наружу. Внутри от себя феллоген отчленяет клетки феллодермы. Между клетками феллогена и феллодермы имеются небольшие межклетники, соединенные с системой межклетников внутренней части стебля. Осенью чечевичка закрывается замыкающим слоем, состоящим из более плот-

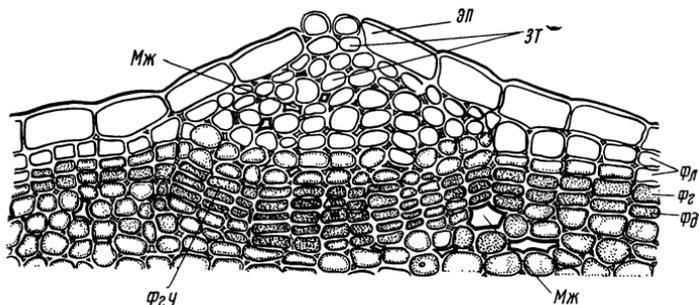


Рис. 38. Строение чечевички бузины:
 З Т — заполняющая ткань, Мж — межклетники, Фг — феллоген, Фг Ч — феллоген чечевички, Фд — феллодерма, Фл — феллема, Эп — эпидермис

но соединенных клеток также образованных феллогеном. Весной замыкающий слой разрывается под давлением новых слоев клеток заполняющей ткани.

Феллоген, формирующийся между чечевичками, образует многослойную пробку; ее клетки в поперечном сечении обычно таблитчатые. Часто полости их заполнены дубильными веществами, придающими пробке бурый цвет. Внутри феллоген отделяет клетки феллодермы, сохраняющие содержимое и внешне почти не отличающиеся от клеток феллогена. Все элементы сформировавшейся перидермы располагаются радиальными рядами, что позволяет отличить клетки феллодермы от находящихся глубже клеток первичной коры.

Наружные слои клеток пробки со временем деформируются под давлением клеток, нарастающих изнутри, их радиальные стенки становятся извилистыми.

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать строение перидермы с чечевичкой.

* *

У некоторых растений пробка состоит из разнородных клеток. У березы слои тонкостенных клеток чередуются со слоями толстостенных клеток. Пробку березы обычно назы-

вают берестой. Цвет бересты обусловлен наличием в полостях клеток белого порошкообразного вещества — бетулина. Чечевички у березы очень длинные, щелевидные, вытянутые поперек ствола.

Более сложное строение пробки характерно для сосны, ели, лиственницы. Пробка у этих растений состоит из трех типов элементов: 1) обычных клеток с утолщенными опробковевшими стенками; 2) очень тонкостенных и поэтому быстро деформирующихся клеток, составляющих так называемую губчатую пробку; 3) клеток-феллоидов, с толстыми слоистыми одревесневшими (но не опробковевшими) стенками, пересеченными многочисленными поровыми каналами.

ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА

Лист — боковой двустороннесимметричный орган побега, выполняющий в типичных случаях функции фотосинтеза и транспирации. Листья располагаются на стебле в определенном порядке. В пазухе листа, как правило, сидит почка.

Типичный лист состоит из листовой пластинки, черешка, основания и прилистников (рис. 39, 7). Если основание листа расширяется, охватывая стебель и прирастая к нему по большей части его периметра, образуется влагалище.

Листья закладываются на конусе нарастания побега в виде боковых бугорков в определенном порядке, что обуславливает и определенное же размещение на стебле сформировавшихся листьев, называемое

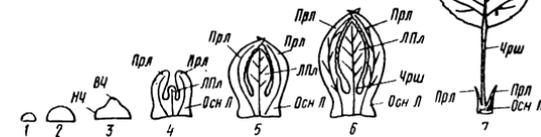


Рис. 39. Развитие листа (из И. Г. Серебрякова, 1952):

В Ч — верхняя часть листового зачатка, Л П л — листовая пластинка, Н Ч — нижняя часть листового зачатка, Осн Л — основание листа, Прл — прилистники, Чрш — черешок

мировавшихся листьев, заложившиеся на конусе нарастания листовые бугорки разрастаются в ширину и длину. Нижняя часть бугорка дает начало основанию листа, верхняя — листовой пластинке. На основании зачатка листа в виде двух бугорков закладываются прилистники. Обычно они быстро растут, перерастая верхнюю часть листового зачатка. Вследствие верхушечного роста сначала формируется срединная часть пластинки, затем — ее боковые стороны. Черешок развивается вследствие вставочного роста, происходящего в основании пластинки, на последней стадии внутрипочечного развития листа.

СОЕДИНЕНИЕ ЛИСТА СО СТЕБЛЕМ

Лист, соединенный со стеблем основанием черешка, называют черешковым, а соединенный с ним основанием листовой пластинки — сидячим. Если основание листовой пластинки широкое и охватывает примерно половину окружности стебля, листья считают полустеблеобъемлющими, в отличие от стеблеобъемлющих, у которых основание либо полностью охватывает стебель, либо края его заходят на противоположную сторону, почти соприкасаясь. Если при этом края на другой стороне стебля срастаются между собой, лист называют пронзенным. У полустеблеобъемлющих сидячих листьев пластинка может частично срастаться с нижерасположенным междуузлем, такой лист называют низбегающим, а стебель — крылатым. У влагалищных листьев основание охватывает расположенное выше междуузлие полностью или частично на большем или меньшем протяжении. В образовании влагалища может участвовать и черешок (рис. 40).

У чемерицы, банана и некоторых других растений влагалища листьев, вложенные одно в другое, образуют полый ложный стебель. Генеративный побег у этих растений проходит в полости ложного стебля, вынося над листьями соцветие. У многих однодольных растений влагалища защищают от высыхания и повреждения зоны интеркалярного роста, находящиеся в основании междуузлий, и помогают длинному стеблю удерживаться в вертикальном положении.

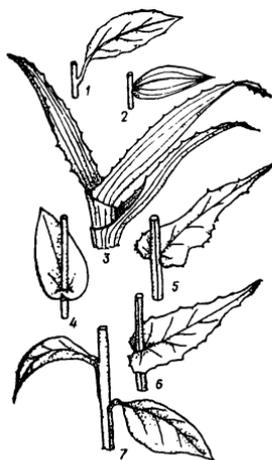


Рис. 40. Соединение листа со стеблем:

1 — лист черешковый, 2 — сидячий, 3 — влагалищный, 4 — пронзенный, 5 — полустеблеобъемлющий, 6 — стеблеобъемлющий, 7 — низбегающий

ПРИЛИСТНИКИ

Прилистники представляют собой парные боковые выросты, возникающие на основании листа (см. рис. 39) и защищающие его на ранних стадиях развития. Их размеры и форма различны. Они могут быть мелкими, едва заметными и очень крупными листовидными. Прилистники существуют в течение всей жизни листа или опадают после развертывания листа на побеге.

У одних растений прилистники свободные (боярышник, ива), у других — приросшие к черешку (шиповник, клевер). В некоторых случаях прилистники охватывают стель и сростаются между собой, образуя раструб: он встречается у представителей семейства гречишных, причем у разных растений он имеет разную форму (см. рис. 51).

ЛИСТОВАЯ ПЛАСТИНКА

Листовая пластинка выполняет основную функцию листа — функцию фотосинтеза и транспирации. Очертания листовых пластинок очень разнообразны. Они в первую очередь характеризуются определенным соотношением дли-

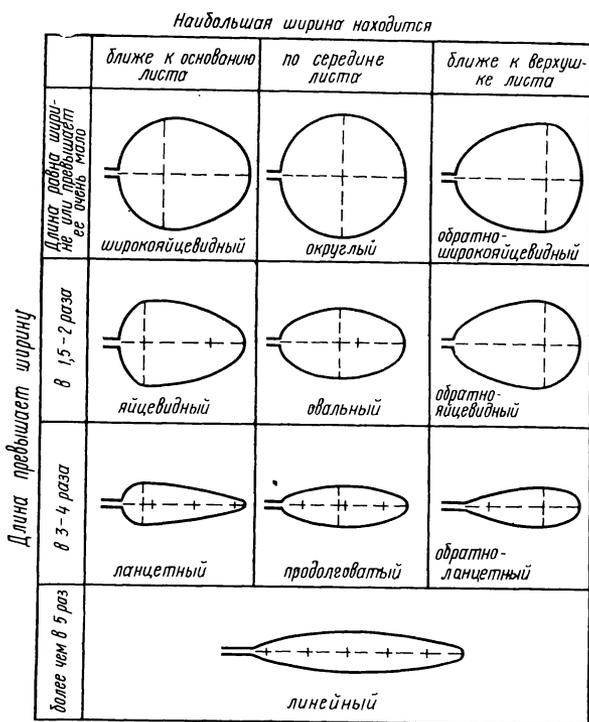


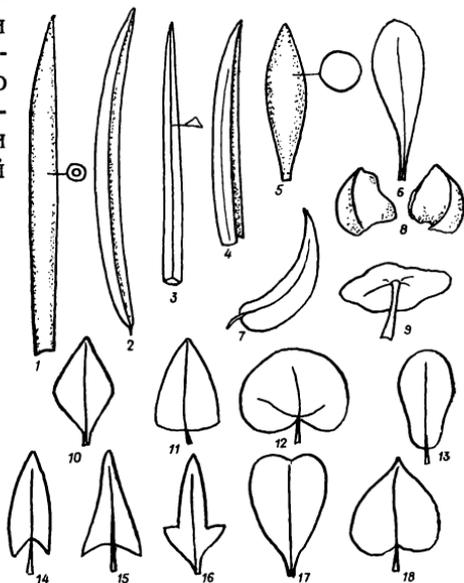
Рис. 41. Основные формы листовых пластинок

ны и ширины и положением наиболее широкой части пластинки (рис. 41): пластинки бывают округлые, овальные, продолговатые, обратноширокояйцевидные, обратнойцевидные, обратноланцетные, широкояйцевидные, яйцевидные,

ланцетные, линейные; кроме того, различают лопатчатые, серповидные, почковидные листья. По очертанию, форме, консистенции и некоторым другим признакам выделяют листья чешуйчатые, игловидные, щетинистые, дудчатые, мечевидные, тесьмовидные, щитовидные (рис. 42), названия которых специальных объяснений не требуют. При морфологических описаниях листьев очень важно учитывать также особенности основания, верхушки и края пластинки. Край

Рис. 42. Формы листовых пластинок (из Ал. Федорова и др., 1956):

1 — лист дудчатый, 2 — саблевидный, 3 — игловидный, 4 — мечевидный, 5 — вальковатый, 6 — лопатчатый, 7 — серповидный, 8 — чешуйчатый, 9 — щитовидный, 10 — ромбовидный, 11 — треугольный, 12 — почковидный, 13 — скрипковидный, 14, 15 — стреловидный, 16 — копьевидный, 17 — обратнoсердцевидный, 18 — сердцевидный



листа может иметь вырезки разной глубины. В тех случаях, если они не заходят глубже $1/4$ ширины полупластинки, лист называют цельным, а край его — изрезанным. Край может быть также волнистым, выемчатым, городчатым, зубчатым, пильчатым, двоякозубчатым, двоякопильчатым, завернутым (рис. 43).

Листья, у которых вырезы края глубже $1/4$ ширины полупластинки, называют расчлененными. Расчленение может быть тройчатым, пальчатым и перистым. Если вырезы не глубже $1/2$ ширины полупластинки, листья считают лопастными, если они глубже $1/2$ ширины полупластинки, но не доходят до средней жилки — раздельными, если они доходят до средней жилки или до основания пластинки — рассеченными. Выступающие части у лопастных листьев называют лопастями, у раздельных — долями, у рассеченных — сегментами (рис. 44, А).

Встречаются и некоторые типы расчленения листовых пластинок, которым даны специальные названия. Так, перисторассеченные листья с узкими параллельными сегментами называют гребневидными; листья перистораздельные

или перисторассеченные с треугольными долями или сегментами, имеющими расширенное основание — струговидными; перистораздельные листья с округлой продолговатой крупной конечной долей и более мелкими тупыми треуголь-

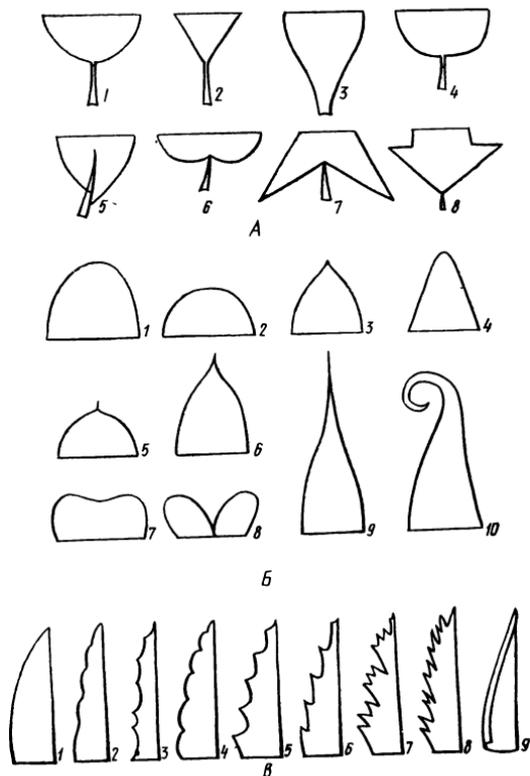


Рис. 43. Основание, верхушка и край листовой пластинки (из Ал. А. Федорова и др., 1956):

А — основание:

1 — округлое, **2** — клиновидное, **3** — суженное, **4** — усеченное, **5** — неравнобоковое, **6** — сердцевидное, **7** — стреловидное, **8** — копьевидное;

Б — верхушка:

1 — округлая, **2** — усеченная, **3** — острая, **4** — притупленная, **5** — остроконечная, **6** — заостренная, **7** — выемчатая, **8** — двулопастная, **9** — остистая, **10** — усиковидная;

В — край:

1 — цельный, **2** — волнистый, **3** — выемчатый, **4** — городчатый, **5** — зубчатый, **6** — пильчатый, **7** — двоякозубчатый, **8** — двоякопильчатый, **9** — завернутый

ными боковыми долями называют лировиднораздельными; перисторассеченные листья, у которых крупные сегменты чередуются с мелкими, определяют как прерывчато перисторассеченные.

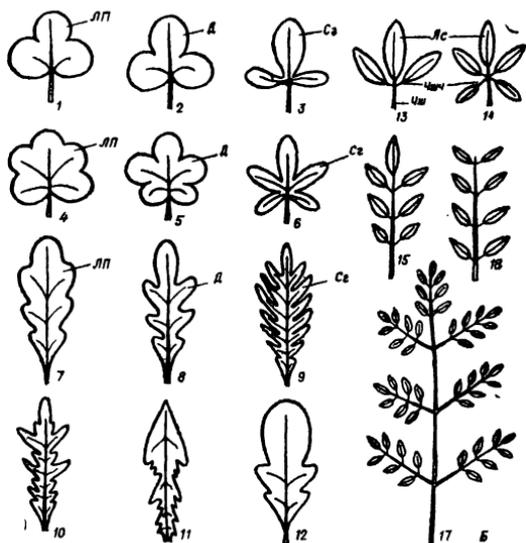


Рис. 44. Расчлененные и сложные листья
(из Ал. А. Федорова и др., 1956):

А — расчлененные листья:

1 — трехлопастной, 2 — трехраздельный, 3 — тройчаторассеченный, 4 — пальчатолопастной, 5 — пальчатораздельный, 6 — пальчаторассеченный, 7 — перистолопастной, 8 — перистораздельный, 9 — перисторассеченный, 10 — прерывчато-перистораздельный, 11 — струговидный, 12 — лировидный;

Б — сложные листья:

13 — тройчатосложный, 14 — пальчатосложный, 15 — непарноперистосложный, 16 — парноперистосложный, 17 — дваждынепарноперистосложный; Д — доля, Лп — лопасть, Лс — листочек, Сз — сегмент, Чш — черешок, Чшч — черешочек

СЛОЖНЫЕ ЛИСТЬЯ

Если лист состоит не из одной, а из нескольких листовых пластинок, каждая из которых имеет небольшой черешок, называемый черешочком, его называют сложным. В сложном листе листовые пластинки обычно опадают независимо одна от другой. Листья могут быть тройчато-, пальчато- и перисто-сложными (рис. 44, Б). Если общий черешок разветвлен, образуются многократносложные листья: дваждыперистосложные, триждыперистосложные, триждыпальчатосложные и т. д.

ЖИЛКОВАНИЕ ЛИСТЬЕВ

В листовой пластинке имеется сильно разветвленная система проводящих пучков, называемых жилками, совокуп-

ность которых определяет жилкование листа (рис. 45). Оно может быть открытым и закрытым. В первом случае жилки оканчиваются возле краев листовой пластинки, не соединяясь между собой. По характеру ветвления жилок такое жилкование может быть дихотомическим, или веерным. При закрытом жилковании жилки многократно соединяются между собой и образуют сильно переплетенную сеть. Такое жилкование называют сетчатым. Оно бывает перистым, если от главной (средней) жилки в стороны отходят боковые, более тонкие многократно ветвящиеся жилки. При пальчатом жилковании в основании листовой пластинки лучеобразно расходятся более или менее одинаковые жилки. Однодольным растениям свойственно параллельное и дуговидное жилкование. В первом случае вдоль листовой

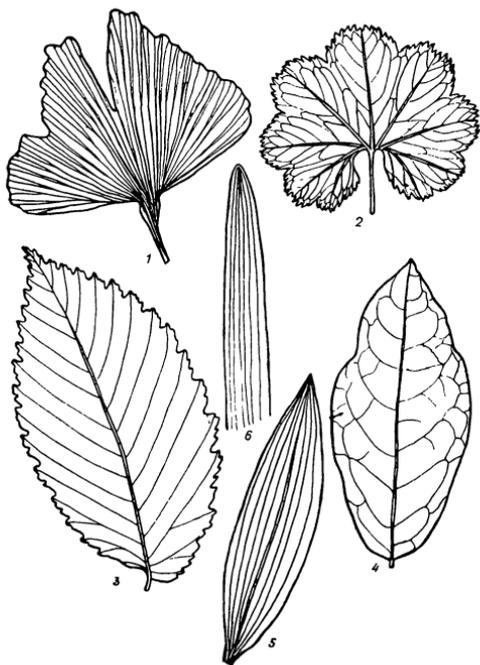


Рис. 45. Жилкование листьев:
1 — дихотомическое, 2 — пальчатое, 3 — перистое открытое, 4 — перистое закрытое, 5 — дуговидное, 6 — параллельное

пластинки от основания до верхушки проходят несколько параллельных жилок, кое-где соединяющихся анастомозами. Во втором случае жилки в основании пластинки постепенно расходятся, дуговидно изгибаются и затем сближаются на верхушке.

— ЛИСТОСЛОЖЕНИЕ

В связи с малым объемом почки листа в ней оказываются, как правило, свернутыми или сложенными определенным образом. Различают несколько типов листосложения (рис. 46, Б).

Если листовая пластинка не сложена, листосложение называют *плоским*; часто при этом листья двухрядные или

супротивные (сосна, омела, подснежник белоснежный). Листовые пластинки, сложенные вдоль средней жилки, характерны для *сдвоенного*, или *сложенного* листосложения (липа, черемуха, ежа сборная, многие растения со сложными листьями, например клевер, кислица). При *складчатом* листосложении пластинка образует складки чаще всего по основным жилкам пластинки (манжетка, клен, ольха, чемерица, многие пальмы). Листосложение называют *свернутым*, или *трубчатым*, если пластинка закручена по всей длине в трубочку вокруг одного из краев (ландыш, белокрыльник,

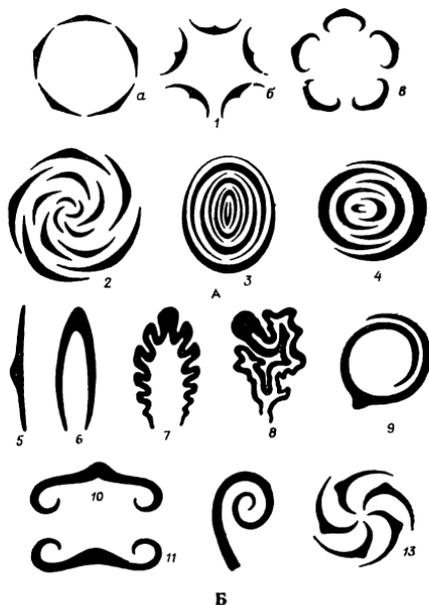


Рис. 46. Типы почкосложения и листорасположения (из Ал. А. Федорова и др., 1956):

A — почкосложение: *1a, б, в* — типы створчатого почкосложения, *2* — черепитчатое, *3* — объемлющее, *4* — полуобъемлющее; *B* — листорасположение: *5* — плоское, *6* — сдвоенное, *7* — складчатое, *8* — скомканное, *9* — трубчатое, или свернутое, *10* — завернутое, *11* — отвернутое, *12* — улиткообразное, *13* — скрученное

вейник, фикус), *завернутым*, если края листовой пластинки завернуты на верхнюю сторону (тополь, груша, фиалка), и *отвернутым*, если края листовой пластинки завернуты на нижнюю сторону (некоторые виды ивы, горец, щавель, подснежник складчатый). *Улиткообразное* листосложение возникает в тех случаях, если средняя жилка и черешок листа свернуты наподобие логарифмической спирали (папоротник, саговник), а *смятое*, или *скомканное*, — если широкая пластинка смята и полностью прикрывает внутренние листья, как листья в кочане капусты (ревен, лопух).

ПОЧКОСЛОЖЕНИЕ, ИЛИ ЛИСТОСМЫКАНИЕ

Под почкосложением, или листосмыканием, понимают характер взаимного расположения листьев в почке и кроющих почечных чешуй. Различают три основных типа почкосложения: створчатое, черепитчатое и объемлющее, или охватывающее (рис. 46, *A*).

При створчатом почкосложении листья в почке или чешуи соприкасаются или сближены, но их края не налегают один на другой.

При черепитчатом почкосложении один край каждого листа или чешуи бывает прикрыт краем другого листа или чешуи, а второй край, в свою очередь, прикрывает край соседнего листа или чешуи. При объемлющем (охватывающем) почкосложении каждый лист полностью охватывает все листья, заложившиеся позднее, а при полуобъемлющем — каждый лист охватывает почку лишь наполовину.



ЛИСТОРАСПОЛОЖЕНИЕ

Определенный порядок расположения листьев на стебле называют листорасположением, или филлотаксисом (от греч. «филлон» — лист, «таксис» — расположение в порядке); оно может быть очередным (спиральным) и мутовчатым (рис. 47).

При очередном листорасположении в каждом узле находится по одному листу. От основания побега к его верхушке места прикрепления листьев в соседних узлах можно мысленно соединить спиральной линией, называемой генетической спиралью. Если проследить за расположением листьев на генетической спирали, оказывается, что через определенное число витков спирали какой-то лист будет располагаться строго над тем, с которого начат отсчет. Воображаемые прямые линии, соединяющие листья, находящиеся строго один над другим, называют ортостихами (от греч. «ортос» — прямой, «стихос» — линия). Совокупность листьев, расположенных на спирали между двумя листьями, находящимися на одной ортостихе, включая лишь один лист, сидящий на этой ортостихе, составляет листовой цикл. В пределах одного листового цикла

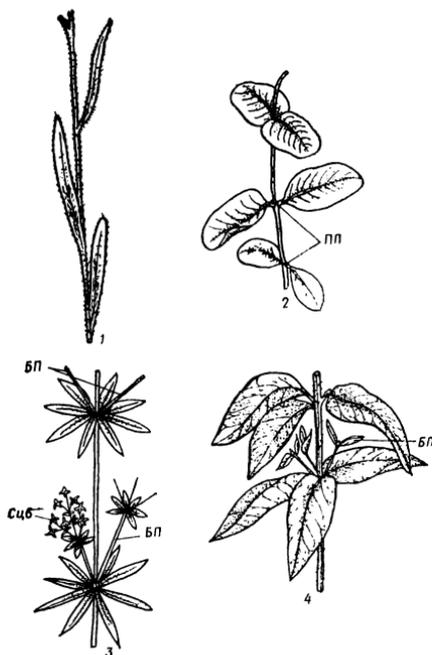


Рис. 47. Листорасположение: 1 — очередное, 2 — накреступротивное, 3 — ложномутовчатое, 4 — мутовчатое; Б П — боковой побег, П П — пазушная почка, Сцв — соцветие

включая лишь один лист, сидящий на этой ортостихе, составляет листовой цикл. В пределах одного листового цикла

спираль может сделать 1, 2, 3 или большее число оборотов вокруг стебля. Спиральное листорасположение можно выразить дробью, числитель которой обозначает число витков спиралей в листовом цикле, знаменатель — число листьев в листовом цикле.

При филлотаксисе $\frac{1}{2}$ листовой цикл имеет 2 листа, при этом отрезок генетической спирали делает 1 оборот вокруг стебля. Листья в этом случае сидят на противоположных сторонах стебля, т. е. двурядно (например, у злаков). При филлотаксисе $\frac{1}{3}$ листовой цикл содержит 3 листа, а спираль делает 1 виток вокруг стебля (осоковые, многие лилейные и другие однодольные), при $\frac{2}{5}$ спираль делает 2 оборота вокруг стебля, в листовом цикле 5 листьев.

При мутовчатом листорасположении каждый узел несет больше одного листа. Частный случай мутовчатого листорасположения — супротивное, при котором в каждом узле располагается по 2 листа, один против другого. Каждая пара листьев смещена на 90° по отношению к листьям соседнего узла; поэтому на побеге можно провести 4 ортостихии. Такое листорасположение называют накрестсупротивным, оно характерно для представителей семейств губоцветных, гвоздичных и др.

Типичное мутовчатое листорасположение характеризуется наличием в каждом узле 3 или более листьев. Оно встречается у вербейника обыкновенного, вероники длиннолистной и некоторых других растений. От мутовчатого следует отличать ложномутовчатое листорасположение; обычно при этом узел несет 2 листа, каждый из них имеет по 2 прилистника, не отличающихся по размерам и форме от листовых пластинок (многие мареновые). В этом случае в каждом узле развивается по 2 пазушных почки (или по 2 побега), сидящие, как и листья, супротивно.

ЯРУСНЫЕ КАТЕГОРИИ ЛИСТЬЕВ И ГЕТЕРОФИЛЛИЯ

Не все расположенные на побеге листья имеют одинаковое строение и размеры (рис. 48). Нередко листья, находящиеся в основании годичного побега, бывают пленчатыми или чешуевидными, бледно-зелеными или буроватыми и, как правило, не имеют листовых пластинок и представляют собой только разросшиеся основания листа. Такие листья, приуроченные к нижней части побега, называют низовыми. К ним относятся чешуйки в основании травянистых побегов, почечные чешуи, чешуи луковиц, семядоли.

Один (у однодольных) или два (у двудольных) низовых листа пазушного побега называют предлистьями. У одно-

дольных предлист возникает на адаксиальной (от лат. «ад» — к, «аксиалис» — осевой), т. е. обращенной к материнскому побегу стороне пазушной оси. Предлистья у двудольных сидят по бокам пазушной

оси в трансверсальной (от лат. «трансверсалис» — поперечный) плоскости. Эта плоскость проводится через ось пазушного побега перпендикулярно срединной плоскости, проходящей через ось материнского побега, ось пазушного побега и среднюю жилку кроющего листа.

Зеленые листья с хорошо развитыми пластинками развиваются, как правило, в средней части побега, поэтому их и называют срединными. Строение срединных листьев — очень важный диагностический признак растения. Именно этой ярусной категории листьев в морфологии уделяется основное внимание.

Мелкие, пленчатые, зеленые или окрашенные в другой цвет листья, расположенные в верхней части побега в области соцветия, называют верховыми. Переход от срединных листьев к верховым у большинства растений более или

менее постепенный. Как и низовые, верховые листья часто представляют собой только разросшиеся основания. Листья этих двух ярусных категорий либо совсем не участвуют в фотосинтезе, либо участвуют в этом процессе в очень слабой степени, а в основном защищают развивающийся побег и цветок.

Хотя листья разных ярусов отличны один от другого по форме, величине и внутреннему строению, ярусность не следует смешивать с собственно гетерофиллией (от греч. «гетерос» — другой, «филлон» — лист), под которой понимается

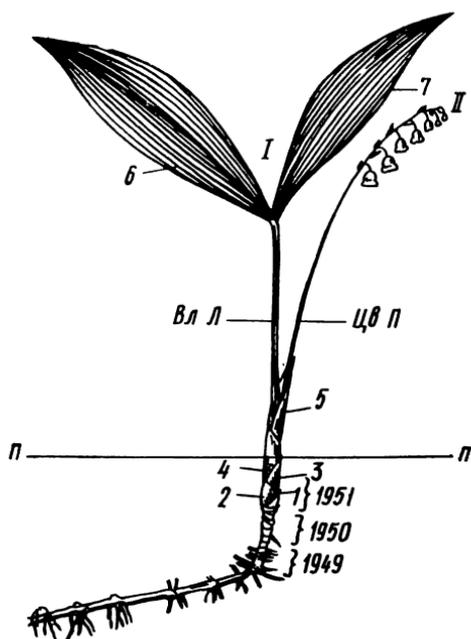


Рис. 48. Ярусные категории листьев у ландыша (из И. Г. Серебрякова, 1952): 1—5 — низовые чешуйчатые листья, 6, 7 — срединные ассимилирующие листья, 1949, 1950, 1951 — годовичные приросты побега; I — главная, остающаяся постоянно вегетативной ось, II — цветоносный пазушный побег; Вл. Л — влагалища листьев, образующие ложный стебель, П—П — уровень почвы, Цв П — цветоносный побег

различие между листьями, как правило, одного побега лишь по форме листовых пластинок.

Гетерофиллия часто связана с неодинаковыми условиями развития и жизни листьев и одновременным появлением их на побеге.

Так, у лютика кашубского (*Ranunculus cassubicus* L.) прикорневые листья (фактически предлистья) длинночерешковые, с крупной, цельной, округлопочковидной, зубчатой по краю листовой пластинкой. Листья, развивающиеся позднее на генеративном побеге, более мелкие, сидячие или короткочерешковые, рассеченные на ланцетные или ромбически-ланцетные сегменты с пильчато-зубчатыми краями.

У колокольчика круглолистного (*Campanula rotundifolia* L.), растущего в сухих сосновых лесах и на открытых сухих склонах на песчаных почвах, прикорневые листья цветоносных побегов и листья укороченных вегетативных побегов длинночерешковые, с сердцевидно-яйцевидной или почти округлой пластинкой, листья в средней и верхней частях цветоносного стебля — линейные или линейно-ланцетные (рис. 49).

У стрелолиста обыкновенного (*Sagittaria sagittifolia* L.), обитающего на мелководьях пресных водоемов, подводные листья влагалищные, линейные, длинные, плавающие листья длинночерешковые с продолговатой пластинкой, надводные — также длинночерешковые, но со стреловидной пластинкой. Гетерофиллия выражена и у многих других водных растений.



Рис. 49. Гетерофиллия у колокольчика круглолистного (из И. Г. Серебрякова, 1952):
Цв — цветоносный побег

Практическая часть

Для изучения морфологии листа необходимо весной и летом собрать гербарий травянистых и древесных растений с листьями разной формы и смонтировать их на отдельные листы картона.

Для изучения листо- и почкосложения почки следует зафиксировать в спирте или использовать свежий материал.

ЛИСТЬЯ С ПРИЛИСТНИКАМИ

(рис. 50)

Свободные прилистники можно рассмотреть на листьях многих видов боярышника, часто встречающихся в декоративных посадках, например боярышника черного (*Crataegus nigra* Waldst. et Kit.). Лист у него черешковый, перистораздельный. Пластинка листа в очертании яйцевидная, с пятью яйцевидными или ланцетными крупнопильчатыми острыми долями, с узкими острыми вырезками между ними.

Прилистники, равные половине длины черешка, обратноланцетно-серповидные, острые, зубчатые.

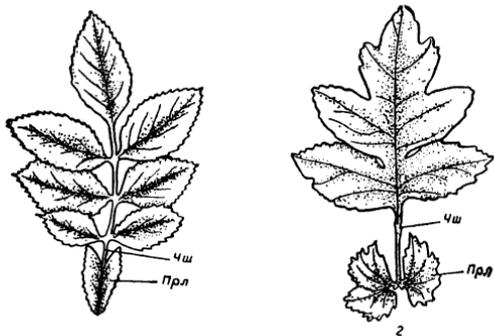


Рис. 50. Листья с прилистниками:

1 — непарноперистосложный лист шиповника с прилистниками, приросшими к черешку, 2 — перистораздельный лист боярышника со свободными прилистниками:

Прл — прилистник, Чш — черешок

Вместо боярышника для рассмотрения прилистников можно воспользоваться молодыми побегами ивы козьей (*Salix caprea* L.) — обычного растения лесов европейской части СССР. Листья у нее с небольшими ушковидными рано опадающими мелкозубчатыми прилистниками, короткочерешковые, часто

обратнояйцевидные, острые, мелкопильчатые, с перистым жилкованием и сильно выступающими снизу жилками.

Прилистники, сросшиеся с черешком, характерны для листьев шиповника морщинистого (*Rosa rugosa* Thunb.) — дальневосточного кустарника, широко распространенного в декоративных посадках. Линейные, острые прилистники прирастают на $\frac{2}{3}$ — $\frac{3}{4}$ своей длины к черешку непарноперистосложного листа, состоящего из 3—5 пар листочков; листочки овальные, тупые или острые, крупнопильчатые с ширококлиновидным или округлым основанием, с перистым жилкованием, сверху слегка морщинистые, с немногочисленными слабыми шипами на общем черешке.

Прилистники, приросшие к черешку, характерны также для листьев клевера лугового (*Trifolium pratense* L.). Листья у него черешковые, тройчатосложные, листочки обратнояйцевидные, тупые, мелкопильчатые, с перистым жилкованием. Прилистники пленчатые, полуяйцевидные, прирастающие к черешку на $\frac{2}{3}$ своей длины.

Листья с прилистниками, сросшимися в раструб, характерны для растений из семейства гречишных (рис. 51). У горца змеиногo (*Polygonum bistorta* L.), широко распространенного по сыроватым лугам по всей европейской части СССР, нижние листья побега с небольшим влагалищем и довольно длинным пленчатым кососрезанным светло-бурым раструбом.

У листа спорыша, или горца птичьего (*P. aviculare* L.), раструб короче черешка, пленчатый, наверху разорванный. Листовая пластинка более или менее продолговатая.

У черешкового, влагалищного листа горца восточного (*P. orientale* L.) раструб блюдцевидный, пластинка цельная, продолговатая, острая, с клиновидным основанием, цельнокраяняя.

Задание. Зарисовать листья со свободными и приросшими к черешку прилистниками и листья с раструбом; составить подробные морфологические описания листьев.

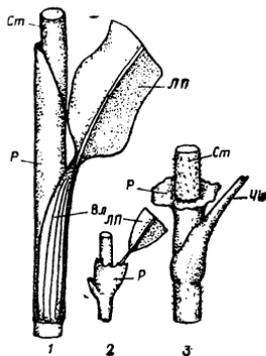


Рис. 51. Листья с раструбами (из Ал. А. Федорова и др., 1956): 1 — горец змеиный, 2 — горец птичий, 3 — горец восточный; Вл — влагалище, Л П — листовая пластинка, р — раструб, Ст — стебель, Чш — черешок

ЛИСТЬЯ С ВЛАГАЛИЩАМИ

(рис. 52)

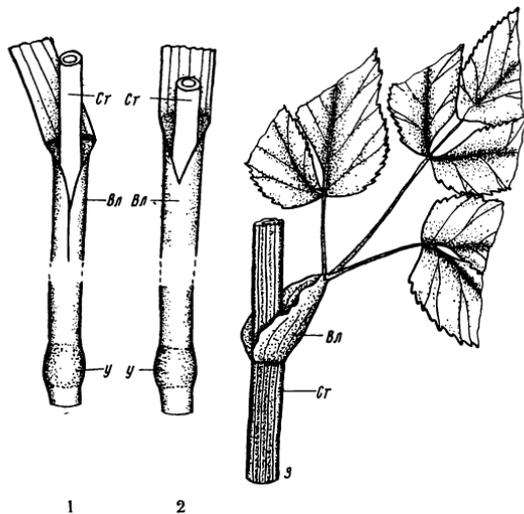
Наличие длинных влагалищ, охватывающих стебель на значительном протяжении, характерно для злаков. Если края влагалища налегают один на другой не срастаясь, оно называется открытым (незамкнутым), если же края срастаются, образуя замкнутую трубку, — закрытым (замкнутым).

Длинное незамкнутое влагалище имеется у ржи (*Secale cereale* L.). В месте перехода влагалища в линейную листовую пластинку находится короткий пленчатый вырост — язычок.

Для рассмотрения замкнутого влагалища пригоден лист ковра безостого (*Brimus inermis* (Leys.) Holub), широко распространенного на лугах почти по всей стране. Влагалище у ковра длинное, замкнутое почти до самого верха, язычок около 2 мм длиной.

Влагалища, замкнутые на $\frac{2}{3}$ — $\frac{4}{5}$ длины, характерны для манника большого (*Glyceria maxima* (Hartm.) Holmb.), растущего на мелководьях рек, прудов и озер.

У растений из семейства зонтичных влагагища возникают из основания листа и черешка. Они хорошо видны у верхних стеблевых листьев обыкновенной (*Aegopodium podagraria* L.). Основание черешка обрастает стебель почти по всей его окружности, а нижняя расширенная его часть образует открытое влагагище. Листовая пластинка сныти дважды-тройчаторассеченная, с продолговато-яйцевидными острыми пильчатыми сегментами, прикрепляющимися короткими черешочками к общему черешку.



1 2
 Рис. 52. Листья с влагагищами:
 1 — лист ржи с незамкнутым влагагищем,
 2 — лист костра с замкнутым влагагищем,
 3 — лист сныти; Вл — влагагище, Ст —
 стебель, У — узел

Вместо листа сныти можно зарисовать лист другого зонтичного, например дудника лесного (*Angelica sylvestris* L.).

Задание. Зарисовать листья злаков с открытым и замкнутым влагагищами и лист растения из семейства зонтичных с открытым черешковым влагагищем. Обратить внимание на строение листовых пластинок.

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ЛИСТА

Анатомическое строение типичного листа подчинено выполнению им функции фотосинтеза, обуславливающего образование необходимых для жизни растения органических веществ. В фотосинтезе участвуют и молодые стебли, периферические слои которых обычно состоят из хлорофиллоносных клеток. Однако только в листе, точнее в листовой

пластинке, хлорофиллоносная ткань (мезофилл; от греч. «мезос» — средний, «филлон» — лист) достигает высокой степени дифференциации.

Снабжение клеток мезофилла водой, необходимой для ассимиляции, и отток синтезированных ими веществ осуществляются проводящими тканями, ксилемой и флоэмой, расположение которых создает сложную систему жилкования. Роль посредника в перемещении этих веществ между листовой пластинкой и стеблем играет черешок, с помощью которого достигается и определенная ориентация пластинки по отношению к солнечному свету. В проводящих пучках ксилема обращена к морфологически верхней (адаксиальной) стороне листовой пластинки, флоэма — к нижней (абаксиальной). Каждый пучок листового следа, пройдя по черешку и войдя в стебель, изгибается, при этом флоэма оказывается снаружи от ксилемы. Проводящие пучки в листьях, как правило, закрытые. Лишь у некоторых растений с листьями, не опадающими в течение нескольких лет, в наиболее крупных пучках может закладываться камбий.

С фотосинтезом неразрывно связаны процессы дыхания и транспирации (испарения воды). Газообмен с внешней средой осуществляется через устьица. Вместе с этим возникает и необходимость защиты внутренних тканей листа от излишней потери влаги. Это достигается не только регуляцией физиологических процессов в клетках листа, но и структурными особенностями покровной ткани: сильным утолщением и кутинизацией наружных стенок ее клеток, образованием воскового налета, погружением устьиц в глубь листовой пластинки, формированием волосков, создающих разные типы опушения. Эти признаки присущи и стеблевому эпидермису, но у покровной ткани листа они выражены сильнее.

Наличие толстых оболочек у клеток эпидермиса и развитие системы механических тканей обуславливают упругость листовой пластинки и ее способность противостоять неблагоприятным внешним воздействиям (порывам ветра, ударам дождя, града и т. д.).

Нередко в листьях образуются специализированные вместилища выделений разного происхождения или одиночные клетки, служащие для удаления продуктов клеточного метаболизма, среди которых немало веществ, повышающих устойчивость растений против резких температурных колебаний и других факторов внешней среды.

Расположение тканей в листе, степень их развития, структурные особенности их клеток сильно варьируют, что обусловлено как наследственными факторами, так и условиями обитания растений.

Анатомическая структура листа чрезвычайно пластична и реагирует на изменения условий внешней среды, особенно на световой и водный режимы. Недостаток освещения вызывает формирование рыхлой структуры листовой пластинки, так как между клетками мезофилла появляются многочисленные межклетники. В этих листьях слабее развивается проводящая система, эпидермальные клетки более тонкостенные, чем у растений солнечных местообитаний. По отношению к водному фактору растения делят на три основные группы: мезофиты, развивающиеся в нормальных условиях увлажнения, гигрофиты, приуроченные к влажным местообитаниям, и ксерофиты — растения сухих мест, приспособленные также к перенесению резких температурных колебаний. Во влажной среде у растений образуется система межклетников и воздухоносных полостей. У гигрофитов механических тканей и ксилемы обычно немного. Листья ксерофитов плотные, жесткие, с хорошо развитыми проводящими и механическими тканями. Изучение листа следует начать с рассмотрения эпидермиса и устьичного аппарата растений.

СТРОЕНИЕ ЭПИДЕРМИСА ЛИСТЬЕВ
У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ СЕМЕЙСТВА
КАСАТИКОВЫХ, ИЛИ ИРИСОВЫХ,—
IRIDACEAE
(рис. 53)

Для изучения пригодны длинные мечевидные листья любых культурных сортов гладиолуса (*Gladiolus* L.) или ириса германского (*Iris germanica* L.). Эпидермис рассматривают на поперечных и поверхностных срезах листовой пластинки. Срезы кладут в каплю воды или глицерина и накрывают покровным стеклом. Для выявления кутикулы поперечные срезы можно в течение нескольких минут окрасить спиртовым раствором судана IV, а затем заключить их в глицерин. Кутикула, содержащая жироподобные вещества, окрашивается в розовый цвет.

На поверхностном срезе листа гладиолуса (рис. 53, 2) видно, что эпидермис состоит из клеток с неровными стенками, имеющими простые поры. Так как срез проходит в плоскости, параллельной наружной стенке, она видна в плане. На этой стенке в один ряд расположены порозовевшие от судана куполообразные, округлые в очертании выросты кутикулы. Между клетками, выполняющими собственно покровную функцию, находятся довольно мелкие овальные устьица. Устьице представляет собой две замыкающие клетки, каждая из которых имеет форму семени фасоли. Клетки содержат хлоропласты, что свидетельствует

об их участии в фотосинтезе. Внутренние вогнутые, сильно утолщенные стенки этих клеток ограничивают межклетник — устьичную щель. На срезах, сделанных с фиксированного спиртом материала, устьица закрыты, замыкающие клетки плотно прижаты одна к другой.

Работа устьичного аппарата регулируется осмотическими процессами, происходящими в замыкающих клетках.

Увеличение концентрации веществ клеточного сока усиливает сосущую силу клетки, в которую поступает вода, повышая тургорное давление. При этом тонкие наружные эластичные стенки клеток растягиваются, а толстые внутренние стенки, слегка прогибаясь, отходят одна от другой, устьичная щель при этом расширяется — устьице открывается. Уменьшение концентрации клеточного сока замыкающих клеток обуславливает потерю клетками воды, падение тургорного давления и сокращение растянутых стенок, влекущее за собой сближение внутренних стенок замыкающих клеток. Устьичная щель постепенно сужается, устьице закрывается. В регуляции осмотических процессов большое значение имеют по-видимому, поступление и выход из клеток ионов калия, а углеводы, образующиеся в замыкающих клетках вследствие фотосинтеза, играют вспомогательную роль как источник химической энергии, необходимой для активного поглощения клеткой катионов.

На поперечном срезе листа видно, что эпидермис состоит из табличчатых плотно соединенных клеток с очень толстыми наружными стенками, покрытыми кутикулой (рис. 53, 1). Над серединой клетки кутина выделяется больше. Затвердевая, он образует возвышение, которое в плане было видно на поверхностном срезе. Между покров-

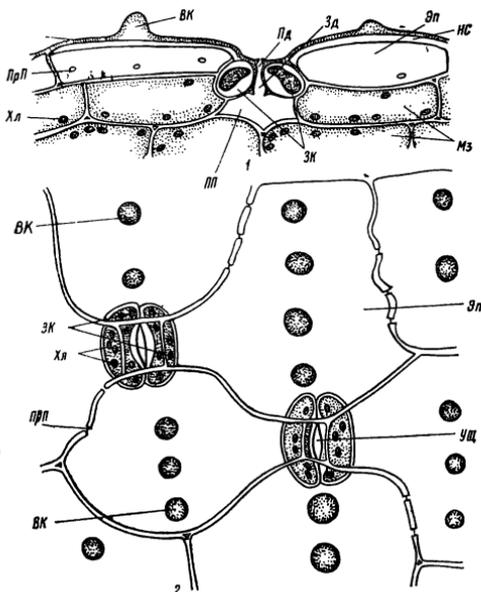


Рис. 53. Строение эпидермиса гладиолуса в разрезе (1) и в плане (2):

В К — выросты кутикулы, З Д — задний дворик, З К — замыкающие клетки устьица, К — кутикула, Мз — мезофилл, Н С — наружная стенка клетки, П Д — передний дворик, П П — подустьичная полость, Пр П — простые поры, У Щ — устьичная щель, Хл — хлоропласты, Эп — эпидермальные клетки

ными клетками встречаются устьица. Замыкающие клетки мелкие, в разрезе они овальные. Верхняя стенка и часть нижней стенки такой клетки сильно утолщены. Стенка, удаленная от устьичной щели, и небольшой участок примыкающей к ней внутренней стенки — тонкие. Верхние и внутренние стенки замыкающих клеток покрыты кутикулой, которая образует на обоих концах устьичной щели две пары выростов. Центральная часть устьичной щели наиболее узкая. В нее открывается воронкообразный передний дворик, ограниченный снаружи парой кутикулярных выростов. К ее внутреннему концу примыкает задний дворик с кутикулярными выростами на границе с крупной подустьичной полостью, окруженной клетками хлорофиллоносной паренхимы.

Эпидермис листа ириса отличается от описанного эпидермиса листа гладиолуса отсутствием кутикулярных выростов у покровных клеток.

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать клетки эпидермиса в плане и в разрезе, обратив внимание на строение клеточных стенок и особенности устьичного аппарата.

СТРОЕНИЕ ЭПИДЕРМИСА

ЛИСТА КУКУРУЗЫ —

ZEA MAYS L.

(рис. 54, 4)

Строение замыкающих клеток, подобное описанному у гладиолуса, свойственно большинству растений. Особый тип строения устьичного аппарата характерен для злаков и осок. На поверхностных срезах эпидермиса листа кукурузы видно, что замыкающие клетки узкие, вытянутые по длине листа. В закрытом устьице они почти прямоугольные, с закругленными концами. В каждой замыкающей клетке большая часть внутренней и наружной стенок утолщена настолько, что между ними остается очень узкий канал, соединяющий тонкостенные концы клеток. На каждом конце имеются одинаковое число органоидов и половина ядра, соединенная тонким, проходящим по каналу мостиком с другой его половиной, находящейся на противоположном конце клетки. При увеличении тургорного давления замыкающие клетки на концах сильно вздуваются и толстостенные средние участки клеток расходятся — устьице открывается. К каждой замыкающей клетке с наружной стороны примыкает по одной треугольной или трапециевидной в очертании околоустьичной клетке.

Покровные клетки эпидермиса вытянуты по длине листа, боковые стенки их сильно извилисты, в них можно

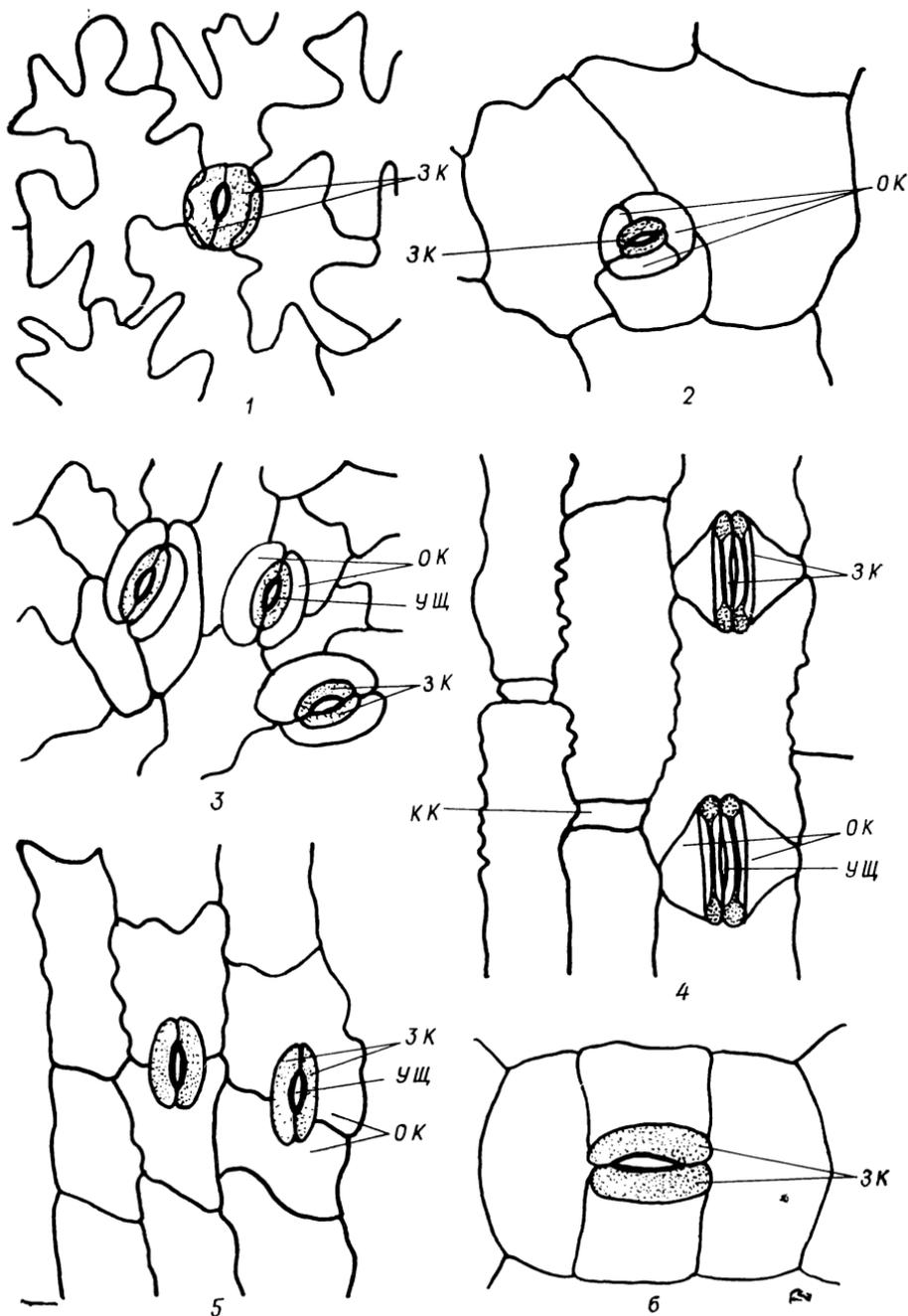


Рис. 54. Типы строения устьичных аппаратов:

1 — лютик кашубский, 2 — очиток пурпуровый, 3 — подмаренник сесерный, 4 — кукуруза, 5 — гвоздика Фишера, 6 — традесканция вирджинская; З К — замыкающие клетки, К К — короткие клетки эпидермиса, О К — околоустьичные клетки, У Щ — устьичная щель

видеть простые поры. Между длинными встречаются очень мелкие короткие клетки. У некоторых злаков, например у тростника, они заполнены кремневыми тельцами. Эпидермальные клетки листа кукурузы образуют мягкие простые волоски.

Задание. При большом увеличении зарисовать клетки эпидермиса и устьичного аппарата, обратив внимание на строение замыкающих клеток.

ТИПЫ СТРОЕНИЯ УСТЬИЧНЫХ АППАРАТОВ

(рис. 54)

Клетки, окружающие устьице, по форме и размерам часто отличаются от остальных клеток эпидермиса. По отношению к замыкающим клеткам они могут быть сестринскими, если образуются из одной с ними материнской клетки, и могут быть не связаны с ними своим происхождением. В расположении этих клеток наблюдаются определенные закономерности, что используется в качестве таксономического признака.

Для изучения строения устьичного аппарата пригодны представители семейств лютиковых (*Ranunculaceae*), крестоцветных (*Cruciferae*, или *Brassicaceae*), гвоздичных (*Caryophyllaceae*), мареновых (*Rubiaceae*), коммелиновых (*Commelinaceae*). Лучше выбирать растения с широкими листовыми пластинками, с которых легче сделать поверхностные срезы. Срезы рассматривают в воде или глицерине. Можно рекомендовать и другой способ приготовления препарата, при котором изучают не срез эпидермиса, а его отпечаток. Кисточкой по поверхности листа (лучше нижней, так как на ней чаще встречаются устьица) делают тонкий мазок коллодием или синтетическим клеем БФ-6. Через несколько минут, когда клей застынет, препаративной иглой осторожно снимают пленку и, положив ее на предметное стекло в воду, накрывают покровным стеклом. Пленка сохраняет очертания эпидермальных клеток.

Беспорядочноклетный (аномоцитный, от греч. «аномос» — беззаконный, «китос» — сосуд) тип устьичного аппарата распространен в семействе лютиковых, поэтому его часто называют ранункулоидным. Он характеризуется наличием неопределенного числа околоустьичных клеток, со всех сторон окружающих замыкающие клетки. Околоустьичные клетки по очертаниям сходны с остальными клетками эпидермиса. В широких листьях, например, у борца высокого (*Aconitum excelsum* Rchb.), лютика кашубского (*Ranunculus cassubicus* L.) оболочки этих клеток обычно извилисты.

Неравноклетный (анизоцитный, от греч. «анизос» — неравный) тип устьичного аппарата имеет 3 околоустьичные клетки разных размеров. Они образуются из общей с замыкающими материнской клетки округло-треугольных очертаний. Клетка последовательно делится 3 раза параллельно каждой из сторон, отделяя околоустьичные клетки. Из внутренней клетки путем ее деления пополам образуются замыкающие клетки. Этот тип строения устьичного аппарата называют круцифероидным, он хорошо выражен у крестоцветных и представителей многих других семейств. Его можно рассмотреть у кочанной капусты (*Brassica oleracea* L.), причем на мелких внутренних листьях кочана можно проследить и все стадии его развития.

Параллельноклетный (парацитный, от греч. «пара» — возле) тип отличается от предыдущего наличием только двух околоустьичных клеток, расположенных вдоль замыкающих, параллельно устьичной щели. Он хорошо выражен у мареновых (у подмаренника северного (*Galium boreale* L.) и других видов рода); его часто называют рубiaceоидным. Этот тип устьичного аппарата встречается и у злаков.

Двуклетный (диацитный, от греч. «ди» — два) — кариофиллоидный тип тоже имеет две околоустьичные клетки, но расположенные перпендикулярно устьичной щели. Для изучения этого типа пригодны листья любых видов гвоздики (*Dianthus*), мыльнянки (*Saponaria*), дремы (*Melandrium*), смолки (*Viscaria*), звездчатки (*Stellaria*) и других гвоздичных.

Распространение каждого из этих типов не ограничено только названными семействами, они встречаются и у других семейств цветковых растений.

Четырехклетный (тетрацитный) тип хорошо выражен у разных видов традесканций, например у вирджинской (*Tradescantia virginiana* L.). Параллельно устьичной щели расположены две трапециевидные околоустьичные клетки. Две другие, более крупные, находятся в плоскости, перпендикулярной устьичной щели.

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать у разных растений типы строения устьичных аппаратов, обратив внимание на расположение околоустьичных клеток.

СТРОЕНИЕ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ
КАМЕЛИИ ЯПОНСКОЙ —
CAMELLIA JAPONICA L.

(рис. 55)

Из средней части довольно жесткой листовой пластинки вырезают продольную полоску шириной около 1 см и, сложив ее поперек, делают срезы, перпендикулярные средней

жилке. Срезы обрабатывают раствором флороглюцина, соляной кислотой и заключают в глицерин.

Лист камелии в области средней жилки значительно толще, чем в остальной части пластинки (рис. 55, 1). Под эпидермисом с толстыми, покрытыми кутикулой наружными стенками сверху и снизу от средней жилки располагаются по 1—2 слоя клеток уголковой колленхимы (иногда она не развивается). Средняя жилка представлена одним крупным коллатеральным проводящим пучком, окруженным тонкостенными паренхимными клетками с небольшим числом хлоропластов. Ксилема обращена к верхней стороне листа, флоэма, огибающая ее в виде желоба — к нижней. Флоэму облегает тяж склеренхимы из плотно соединенных многоугольных в очертании клеток с толстыми одревесневшими стенками. Со стороны ксилемы к пучку примыкают клетки одревесневшей паренхимы.

Специализированная ассимиляционная ткань (мезофилл) находится в более тонкой части пластинки. На верхней стороне листа клетки мезофилла слегка вытянуты перпендикулярно эпидермису и соединены плотно. Этот мезофилл называют столбчатым. Он играет наиболее активную роль в процессе фотосинтеза. Обилием в его клетках хлоропластов, приуроченных главным образом к вертикальным стенкам, объясняется более темная окраска верхней стороны листа по сравнению с нижней. Под столбчатым мезофиллом, называемым также палисадной тканью, располагается губчатый мезофилл, состоящий из округлых клеток, разделенных крупными межклетниками. У камелии переход от столбчатого к губчатому мезофиллу довольно постепенный. Клетки губчатого мезофилла также содержат хлоропласты, но их меньше, чем в клетках столбчатого. Обилие межклетников, заполненных воздухом, говорит об активном участии губчатого мезофилла в процессах газообмена, происходящих с помощью устьиц, находящихся в нижнем эпидермисе.

В мезофилл погружены мелкие проводящие пучки, некоторые из них на срезах оказываются перерезанными вдоль или косо. Они представляют собой ответвления средней жилки. Наиболее крупные пучки соединены с верхним эпидермисом с помощью тяжа колленхимы. Ответвления пучков сначала утрачивают механические ткани, тяжи проводящих тканей в них постепенно утончаются; заканчиваются такие пучки обычно несколькими трахеидами с кольчатыми и спиральными утолщениями стенок и вытянутыми в длину тонкостенными клетками флоэмы. Эти элементы непосредственно контактируют со стенками клеток губчатого мезофилла, осуществляя таким образом передачу им воды с минеральными солями и поглощая из них растворы синте-

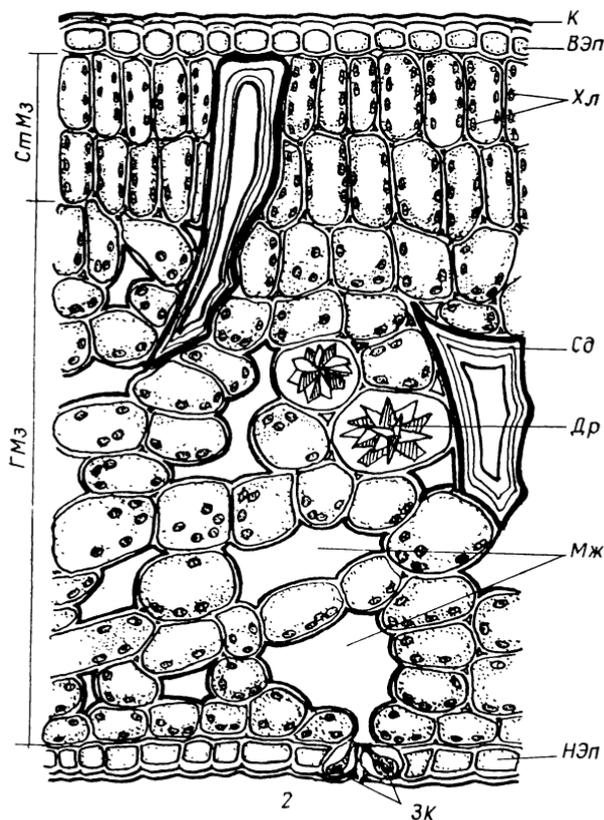
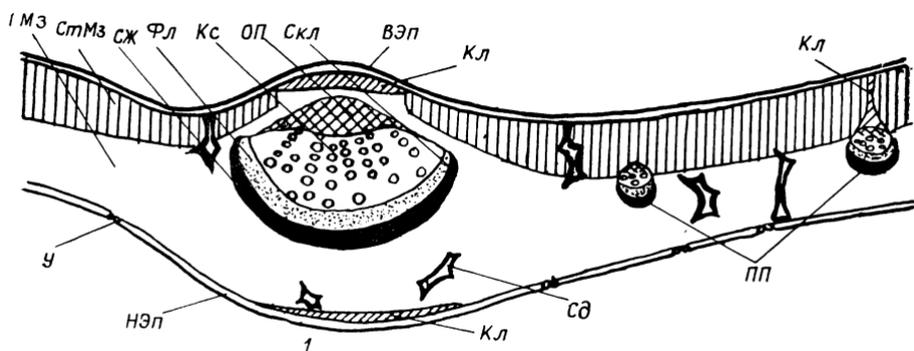


Рис. 55. Строение листовой пластинки камелии японской:
 1 — схема строения вертикального поперечного среза, 2 — клеточное строение листовой пластинки; В Эп — верхний эпидермис, Г Мз — губчатый мезофилл, Др — друза оксалата кальция, З К — замыкающие клетки устьица, К — кутикула, Кл — колленхима, Кс — ксилема, Мж — межклетники, Н Эп — нижний эпидермис, О П — одревесневшие паренхимные клетки, П П — проводящие пучки, Сд — склереиды, С Ж — средняя жилка, СкЛ — склеренхима, Ст Мз — столбчатый мезофилл, У — устьица, Фл — флоэма, Хл — хлоропласты

зированных органических веществ, поступающих затем в специализированные проводящие элементы флоэмы.

В разных местах среза можно видеть одиночные склереиды разнообразных очертаний. Стенки склереид очень толстые, слоистые, одревесневшие. В губчатом мезофилле нередко встречаются клетки, содержащие друзы щавелевокислого кальция. Склереиды и кристаллоносные клетки представляют собой идиобласты.

Задание 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения листовой пластинки, отметив проводящие пучки, столбчатый и губчатый мезофилл и идиобласты.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать участок вертикального среза листовой пластинки, показав столбчатый и губчатый мезофилл, склереиды, клетки с друзами оксалата кальция.

СТРОЕНИЕ ЛИСТОВОЙ ПЛАСТИНКИ КАРТОФЕЛЯ — *SOLANUM TUBEROSUM* L.

(рис. 56. 1, 2)

Сегмент непарно-прерывчато-перисторассеченного листа картофеля свертывают в трубочку и перпендикулярно его средней жилке делают срезы. Можно зажать лист в сердцевину бузины или между двумя кусочками пенопласта. Срезы рассматривают под микроскопом после проведения реакции на одревеснение.

Лист покрыт эпидермисом с устьицами, расположенными преимущественно на нижней стороне, и многочисленными волосками (рис. 56, 1). Волоски, находящиеся на эпидермисе, двух типов: простые (однорядные, 2—3-клеточные) и железистые, состоящие из головки и короткой одноклеточной ножки.

Область средней жилки с нижней стороны листа сильно утолщена. Это валикообразное утолщение выстлано несколькими субэпидермальными слоями клеток уголкового колленхимы. Под верхним эпидермисом над средней жилкой также имеется тяж колленхимы. Строение средней жилки в разных частях сегмента листа неодинаково. На срезе она может быть представлена одним или несколькими (чаще тремя) сближенными биколлатеральными пучками. Паренхима, окружающая среднюю жилку, состоит из тонкостенных клеток, обычно бедных хлоропластами.

Мезофилл дифференцирован на столбчатый и губчатый. Столбчатый мезофилл состоит обычно из одного (редко двух) слоев узких, сильно вытянутых перпендикулярно поверхности листа и плотно сомкнутых клеток с многочисленными расположенными вдоль боковых стенок хлоропласта-

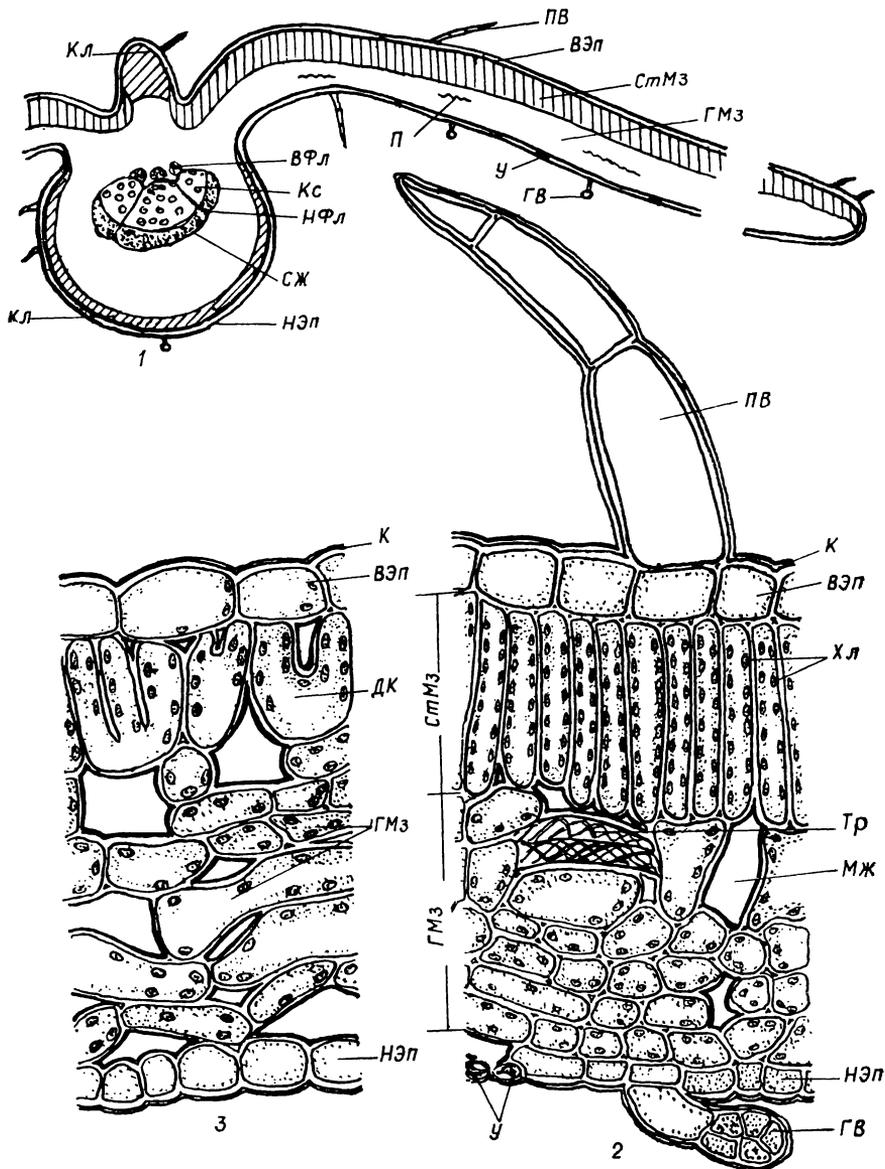


Рис. 56. Строение листовых пластинок картофеля (1, 2) и борца высокого (3):

1 — схема строения вертикального поперечного среза листа, 2, 3 — клеточное строение листьев; В Фл. — внутренняя флоэма, В Эп — верхний эпидермис, Г В — головчатый железистый волосок, Г Мз — губчатый мезофилл, Д К — дланевидные клетки, К — кутикула, Кл — колленхима, Кс — ксилема, Мж — межклетники, Н Фл — наружная флоэма, Н Эп — нижний эпидермис, П — разрезанные вдоль проводящие пучки, П В — простой многоклеточный волосок, С Ж — средняя жилка, Ст Мз — столбчатый мезофилл, Тр — спиральные трахеиды, заканчивающие от-
ветвление пучка, У — устьица, Хл — хлоропласты

ми. Снизу к столбчатому мезофиллу примыкают лопастные или более или менее воронковидные собирательные клетки, служащие посредником в передаче растворов органических веществ от столбчатого мезофилла к губчатому. Губчатый мезофилл состоит из округлых клеток, более мелких у нижней стороны листа. Между клетками имеются сравнительно небольшие межклетники. В губчатом мезофилле можно видеть окончания мелких пучков, состоящие из нескольких спиральных трахеид (рис. 56, 2).

Задание 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему анатомического строения листовой пластинки.

2. При большом увеличении микроскопа зарисовать участок среза листовой пластинки, отметив эпидермис, столбчатый и губчатый мезофилл.

СТРОЕНИЕ МЕЗОФИЛЛА ЛИСТА

БОРЦА ВЫСОКОГО —

ACONITUM EXCELSUM RCHB.

(рис. 56, 3)

Мезофилл дифференцируется на столбчатый и губчатый в листьях, развивающихся при хорошем освещении. У растений тенистых обитаний возникает так называемая теневая структура листа, характеризующаяся рыхлым строением мезофилла, наличием тонкостенных клеток эпидермиса и слабо выраженной кутикулой. С такой структурой можно познакомиться на поперечных (вертикальных) срезах крупных пальчатораздельных длинночерешковых листьев борца высокого — обычного растения лиственных лесов.

Особенность мезофилла листа борца заключается в том, что слой, расположенный под верхним эпидермисом, состоит из лопастных клеток с глубокими выемками между лопастями. Образованием лопастей достигается увеличение внутренней поверхности клеток, высланной постенной цитоплазмой с находящимися в ней хлоропластами. Такие клетки называют дланевидными. Остальная часть мезофилла сложена округлыми или вытянутыми параллельно поверхности листа клетками и очень крупными межклетниками.

Задание. При большом увеличении микроскопа зарисовать участок среза листовой пластинки, обратив внимание на дланевидные клетки мезофилла.

СТРОЕНИЕ ЛИСТА ОВСЯНИЦЫ ЛУГОВОЙ —

FESTUCA PRATENSIS HUDS.

(рис. 57)

По строению мезофилла, проводящих пучков, расположению механических тканей и особенностям эпидермиса

листья злаков сильно отличаются от листьев других растений. Для изучения их строения пригодны листья лугowych злаков, в том числе овсяницы луговой — типичного лугового растения.

Листовые пластинки овсяницы тонкие, узкие, линейные. Перед приготовлением среза их складывают несколько раз, зажимают между кусочками сердцевины бузины или пено-

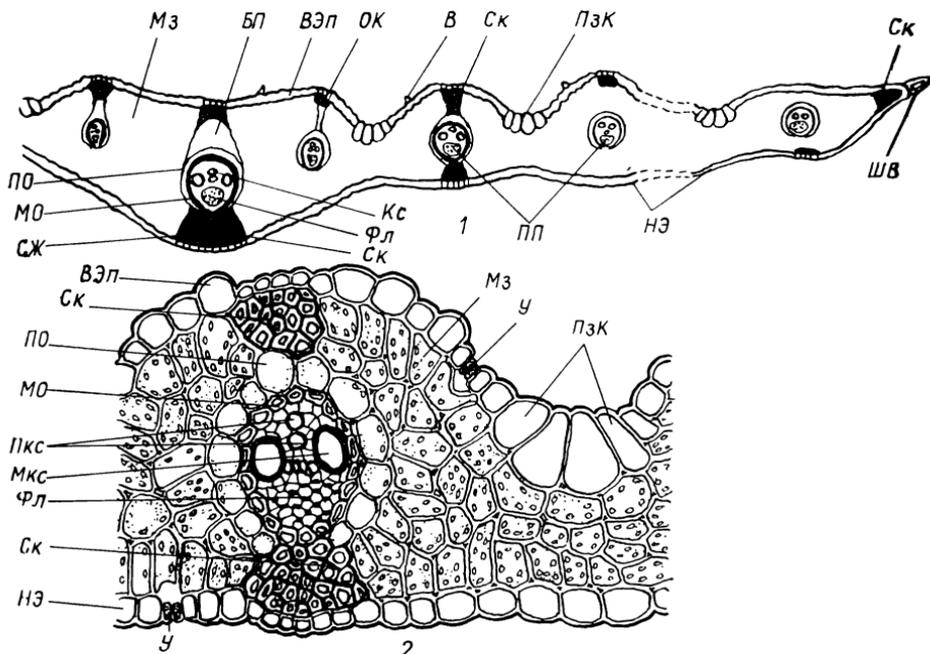


Рис. 57. Схема (1) и детализированный рисунок (2) строения листа овсяницы луговой:

Б П — бесцветная паренхима, *В* — волоски, *В Эп* — верхний эпидермис, *Мз* — мезофилл, *Мкс* — сосуды метаксилемы, *М О* — механическая (местомная) обкладка пучков, *Н Э* — нижний эпидермис, *О К* — одревесневшие клетки, *Пз К* — пузыревидные клетки, *Пкс* — сосуды протоксилемы, *П О* — паренхимная обкладка пучков, *П П* — проводящие пучки, *С Ж* — средняя жилка, *Ск* — склеренхима, *У* — устьица, *Фл* — флözема, *Ш В* — шиповидный волосок на краю листовой пластинки

пласта и режут поперек средней жилки. Срезы изучают после проведения реакции на одревеснение.

Верхняя сторона листа тупорребристая; под каждым из ребер находится проводящий пучок. Наиболее крупный пучок проходит в середине листовой пластинки. Пучки соединены с верхним и нижним эпидермисом склеренхимными тяжами. Иногда склеренхима развивается только с одной стороны пучка. На верхней стороне листа склеренхимные тяжи могут быть отделены от крупных пучков несколькими слоями бесцветных паренхимных клеток. Склеренхима рас-

положена также по краю листовой пластинки. Остальная часть листа занята мезофиллом.

Ознакомившись с общей топографией среза, следует более детально рассмотреть его строение при большом увеличении микроскопа. Эпидермис состоит из более или менее округлых в очертании клеток с толстыми наружными стенками; нередко в нем встречаются устьица. Некоторые клетки эпидермиса образуют шиповидные выросты. Клетки, прилегающие к склеренхимным тяжам, мелкие, с одревесневшими стенками. В ложбинках между ребрами веерообразно расположены (по 4—5) очень крупные грушевидные клетки. Эти клетки называют пузыревидными; на нижней стороне листа их нет.

Крупные проводящие пучки имеют типичное для пучков злаков строение (см. рис. 29, 2), но в них обычно не бывает водоносной полости. Пучок окружен двумя обкладками: наружной, паренхимной из одного ряда округлых клеток с немногочисленными пластидами, и внутренней, механической из одревесневших толстостенных клеток. С нижней стороны обкладка граничит со склеренхимным субэпидермальным тяжом. В мелких пучках не всегда развиты элементы метаксилемы, механическая обкладка в них выражена значительно слабее.

Мезофилл однородный, состоящий из тонкостенных многоугольных клеток, богатых хлоропластами. Между клетками имеются небольшие межклетники.

Задание 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему анатомического строения листа, отметив ребристость верхней стороны, расположение пузыревидных клеток, проводящих пучков, склеренхимы, мезофилла.

2. При большом увеличении зарисовать: а) пузыревидные клетки эпидермиса, б) один из крупных проводящих пучков с внутренней механической и наружной паренхимной обкладками.

СТРОЕНИЕ ЛИСТА ДАЗИЛИРИОНА —
DASYLIRION L.
(рис. 58)

Дазилирион — растение жарких, солнечных сухих местообитаний, часто встречается в оранжерейной культуре. Для его листьев характерно ксероморфное строение: листовые пластинки узкие, по краю колючие, жесткие от обилия механических тканей. Строение листа изучают на поперечных срезах после проведения реакции на одревеснение.

Верхняя сторона листовой пластинки плоская, нижняя — выпуклая (рис. 58, 1). В средней части пластинка утолщена. Клетки эпидермиса с очень толстыми, часто

кутинизированными наружными стенками, покрытыми мощной кутикулой. Сильно утолщены и стенки замыкающих клеток устьиц. Эти клетки, содержащие хлоропласты, располагаются ниже общего уровня эпидермальных клеток (рис. 58, 2). Участки мезофилла, состоящие из плотно

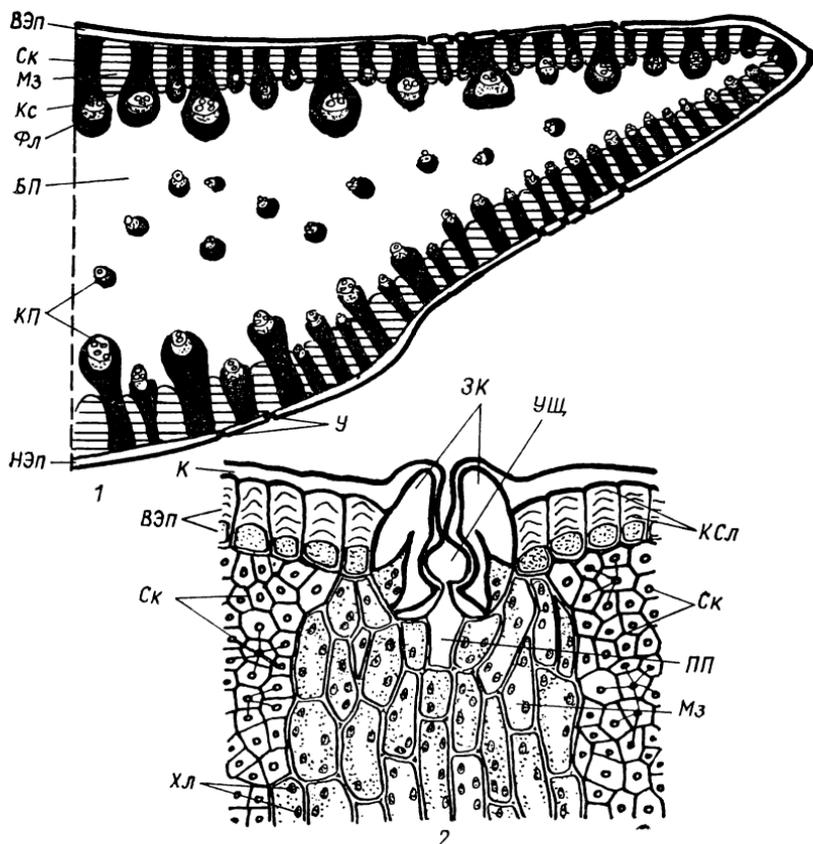


Рис. 58. Схема (1) и детализированный рисунок (2) строения поперечного среза листа дазилариона:

Б П — бесцветная паренхима, В Эп — верхний эпидермис, З К — замыкающие клетки, К — кутикула, К П — коллатеральные пучки, К с — ксилема, К С л — кутикулярные слои в наружной стенке клетки, М з — мезофилл, Н Эп — нижний эпидермис, П П — подустычная полость, Ск — склеренхима, У — устьица, У Щ — устьичная щель, Ф л — флоэма, Х л — хлоропласты

соединенных тонкостенных клеток, чередуются с тяжами склеренхимы, на которых «подвешены» закрытые коллатеральные проводящие пучки. Крупные пучки чередуются с мелкими. Кроме периферических имеются также внутренние пучки, погруженные в бесцветную паренхиму, выполняю-

щую, по-видимому, функции водозапасающей ткани. Со стороны флоэмы эти пучки армированы склеренхимой.

Задание. 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения поперечного среза, обратив внимание на расположение мезофилла, склеренхимы, проводящих пучков.

2. При большом увеличении зарисовать клетки эпидермиса и замыкающие клетки устьица.

СТРОЕНИЕ ЛИСТА СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ —
PINUS SYLVESTRIS L.
(рис. 59)

Многолетние листья хвойных растений характеризуются ксероморфной структурой, развитие которой связано и с резкими температурными колебаниями в течение года, и с недостаточным снабжением водой в зимнее время. Уменьшение испаряющей поверхности достигается образованием игольчатой формы листа. Листья изучают на поперечных срезах, обработанных раствором флороглюцина, соляной кислотой и заключенных в глицерин.

Игольчатые листья сосны располагаются по 2 на концах укороченных побегов. В поперечном сечении лист полукруглый; морфологически верхняя сторона плоская, а нижняя выпуклая (рис. 59, 1). Эпидермис состоит из почти квадратных клеток, покрытых кутикулой. Сильное утолщение, сопровождающееся одревеснением, затрагивает все стенки клеток. Внутри клетки остается маленькая полость, от которой по диагонали к углам клетки расходятся узкие поровые каналы. Под эпидермисом находится гиподерма из одного-двух слоев более или менее сплюснутых клеток с равномерно утолщенными одревесневшими стенками. В углах среза гиподерма более мощная. На уровне гиподермы по всему периметру среза расположены замыкающие клетки устьиц с одревесневшими стенками. Одревесневшие периферические слои клеток (эпидермис и гиподерма) обуславливают жесткость листьев (хвои) сосны.

К гиподерме примыкают схизогенные смоляные каналы, проходящие вдоль листа. Они выстланы тонкостенными эпителиальными клетками, окруженными снаружи обкладкой из округлых или овальных в поперечном сечении, толстостенных, слабо или совсем не одревесневших клеток.

Центральная часть листа занята проводящей системой, состоящей из двух коллатеральных пучков, соединенных тяжом механической ткани. Пучки окружены так называемой трансфузионной тканью (от лат. «трансфузио» — переливание). Она состоит из паренхимных и трахеидальных клеток. Трансфузионная ткань служит для перемещения

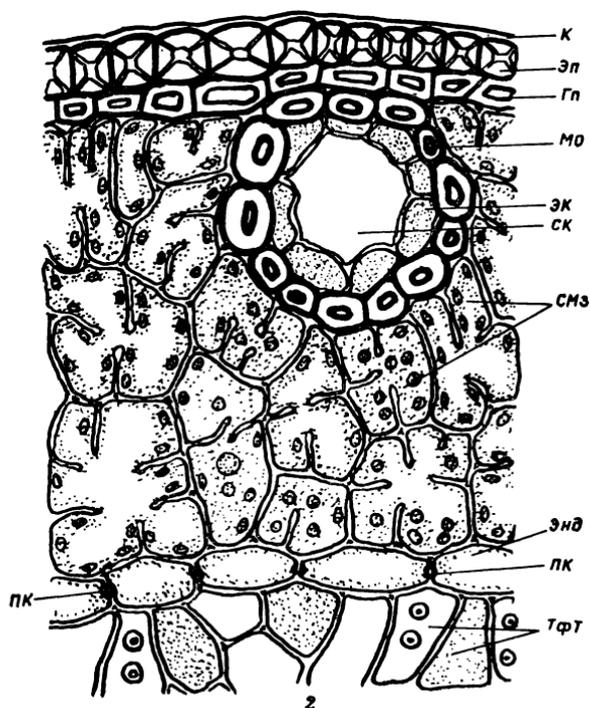
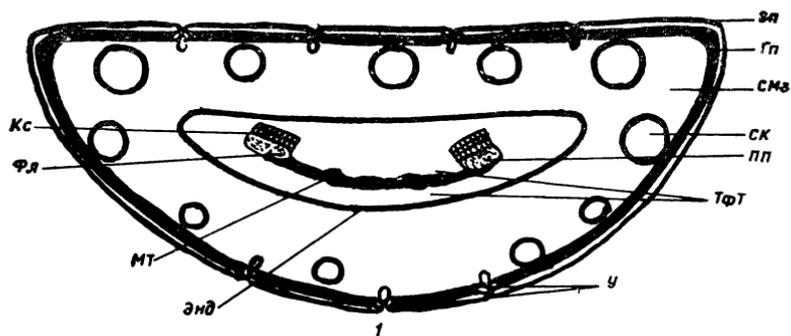


Рис. 59. Схема (1) и детализированный рисунок (2) строения поперечного среза хвоинки сосны:
Гп — гиподерма, *К* — кутикула, *Кс* — ксилема, *МО* — механическая обкладка смоляного канала, *МТ* — механическая ткань, *ПК* — пятна Каспари на радиальных стенках клеток эндодермы, *ПП* — коллатеральный проводящий пучок, *СК* — смоляные каналы, *СМз* — складчатый мезофилл, *ТФТ* — трансфузионная ткань, *У* — устьица, *Фл* — флоэма, *ЭК* — эпителиальные клетки, *Энд* — эндодерма, *Эп* — эпидермис

воды и растворов органических веществ между пучками и мезофиллом, от которого она отделена однорядной эндодермой. Клетки эндодермы слегка вытянуты параллельно поверхности листа. На их смежных радиальных стенках заметны небольшие одревесневшие участки (пятна Каспари).

Мезофилл складчатый; его клетки расположены довольно плотно, межклетники очень малы. Складки образуются в результате вставания и впячивания оболочки в полость клетки, что значительно увеличивает ее внутреннюю поверхность, выстланную цитоплазмой с многочисленными хлоропластами.

Задание 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения поперечного среза хвои, отметив гиподерму, смоляные каналы, мезофилл, эндодерму, проводящие пучки, трансфузионную ткань.

2. При большом увеличении зарисовать участок поперечного среза, включающий эпидермис, гиподерму, смоляной канал, мезофилл, эндодерму.

МЕТАМОРФОЗЫ ПОБЕГА И ЛИСТА

Кроме типичных побегов, характеризующихся описанными выше морфолого-анатомическими признаками, у растений нередко встречаются видоизмененные побеги. Эти видоизменения, или метаморфозы (от греч. «мета» — после, «морфе» — форма), могут затрагивать оба органа, составляющие побег (стебель и лист) или только один из них.

Метаморфозы возникают как следствие приспособления к особым условиям существования всего растения или изменения функций отдельных его органов.

Наиболее часто встречающиеся из видоизменений побега — корневища, клубни, луковичы, клубнелуковичы, кладодии, филлокладии, усы, усики, столоны, а из видоизменений целого листа или его частей — колючки, усики, филлодии.

КОРНЕВИЩЕ

Подземные многолетние побеги — корневища — свойственны многим травянистым растениям. Они разнообразны по толщине, длине, направлению роста, степени ветвистости. Их чешуевидные, не имеющие хлорофилла листья (чешуи) могут быть крупными (злаки, осоки) или мелкими. Иногда они мало заметны или рано исчезают, в таком случае от них остаются лишь небольшие рубцы. Запасы питательных веществ сосредоточены в стебле. Ежегодно корневище нарастает и образует надземные побеги. Они развиваются либо из верхушечной почки, либо из почек, находящихся в пазухах чешуевидных листьев, либо из тех и других. При моноподиальном нарастании корневище нарастает верхушечной почкой, а надземные побеги образуются из пазушных почек, как у вороньего глаза. При симподиальном нарастании верхушечная почка развивается в надземный побег, а из пазушных почек образуются новые участки корневища (например, у сечевичника). В конце вегетационного периода на корневищах формируются почки возобнове-

ния, из которых на следующий год отрастают новые надземные побеги, использующие отложенный в корневище запас питательных веществ. Таким образом корневища выполняют функцию размещения и сохранения почек возобновления и отложения запасных питательных веществ, а ветвящиеся корневища, старые части которых отмирают, служат и для вегетативного размножения растений.

СТРОЕНИЕ НАДЗЕМНОГО СТЕБЛЯ
И КОРНЕВИЩА ПЫРЕЯ ПОЛЗУЧЕГО —
ELYTRIGIA REPENS (L.) NEVSKI
(рис. 60)

Пырей ползучий — один из наиболее широко распространенных по всей стране луговых злаков и известный сорняк. Изучение его корневища полезно проводить в срав-

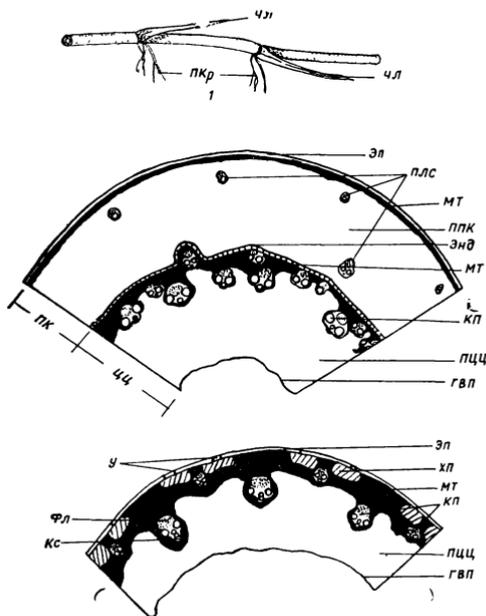


Рис. 60. Морфологическое (1) и анатомическое строение корневища (2) и надземного стебля (3) пырея: Г В П — граница воздушной полости, К П — коллатеральные пучки, Кс — ксилема, М Т — механическая ткань, П Л С — первичная кора, П Л С — пучки листовых следов, П П К — паренхима первичной коры, П П Кр — придаточные корни, П Ц Ц — паренхима центрального цилиндра, У — устьица, Фл — флоэма, Х П — хлорофиллоносная паренхима, Ц Ц — центральный цилиндр, Ч Л — чешуевидные листья, Энд — эндодерма, Эп — эпидермис

нении со стеблем. Молодые корневища с целыми чешуями и надземные побеги в период цветения фиксируют в спирте. Молодое корневище белое, с возрастом становящееся серовато-бурым, имеет хорошо развитые междоузлия и узлы, несущие придаточные корни и крупные чешуевидные листья, в пазухах которых находятся почки. Для рассмотрения почки чешую нужно отвернуть. Белые блестящие чешуи, закрывающие почти все междоузлие, представляют собой влагалища листьев. Стебель надземного побега пы-

рея — соломина с вздутыми плотными узлами и полыми трубчатыми междоузлиями. Анатомическое строение стебля и корневища изучают на поперечных срезах, обработанных раствором флороглюцина, соляной кислотой и заключенных в глицерин.

В стебле под эпидермисом, состоящим из клеток с одревесневшими стенками, ребристым кольцом расположена склеренхима. Периферическим положением механической ткани достигается прочность стебля на изгиб и излом. Наружные ребра склеренхимы разделены небольшими участками ассимиляционной ткани. В этих ребрах находятся мелкие проводящие пучки. Более крупные пучки типичного для злаков строения, с хорошо развитыми сосудами прото- и метаксилемы и водоносной полостью, включены во внутренние ребра склеренхимы. Остальная часть стебля состоит из крупных паренхимных клеток, стенки которых нередко одревесневают.

Корневище сохраняет общий план строения, присущий надземному стеблю, но имеет ряд особенностей, связанных с ростом в земле и запасанием питательных веществ. В корневище нет ассимиляционной ткани; первичная кора, практически отсутствующая в надземном стебле, очень широкая; центральная воздушная полость развита слабо. Два-три наружных слоя клеток первичной коры имеют одревесневшие стенки, как и клетки эпидермиса. В первичной коре расположены мелкие пучки листовых следов, идущих от чешуйчатых листьев. Они состоят либо только из нескольких одревесневших клеток, либо имеют небольшую группу элементов флоэмы и один-два сосуда протоксилемы, окруженных механической обкладкой. Самые крупные, расположенные близ центрального цилиндра пучки листовых следов, имеют более или менее типичное для злаков строение.

Внутренний слой первичной коры дифференцирован в эндодерму с утолщенными и одревесневшими боковыми и внутренними тангентальными стенками; на поперечном срезе эти утолщения выглядят подковообразными.

Наружная часть центрального цилиндра представлена механической тканью, окружающей проводящие пучки. В наружных пучках центрального цилиндра часто не бывает сосудов протоксилемы. В отличие от проводящих пучков надземного стебля в пучках корневища водоносная полость, развивающаяся вследствие разрушения элементов протоксилемы, развита слабо или ее нет совсем. Клетки примыкающей к пучкам паренхимы центрального цилиндра обычно имеют слегка одревесневшие стенки.

Задание. 1. Зарисовать участок корневища пырея, отметив на рисунке узлы с чешуевидными листьями, почки, находящиеся в их пазухах, придаточные корни.

типичные для эндодермы. Такие утолщения наблюдаются не в одном, а в двух-трех рядах клеток.

Наружная часть центрального цилиндра — перицикл — состоит из живых тонкостенных паренхимных клеток. Закрытые проводящие пучки разбросаны по всему поперечному сечению центрального цилиндра, как и в надземных стеблях однодольных растений. Наружные пучки, примыкающие к перициклу, коллатеральные, с U-образными очертаниями ксилемы, огибающей тяж тонкостенных элементов флоэмы. Внутренние пучки обычно концентрические амфиазальные: ксилема в них окружает флоэму.

Задание 1. зарисовать участок корневища с развившимися на нем надземными побегами.

2. зарисовать при малом увеличении микроскопа схему строения поперечного среза корневища, отметив топографические зоны, строение и расположение проводящих пучков.

КЛУБЕНЬ

Клубень представляет собой побег с сильно утолщенным стеблем, мелкими чешуевидными листьями и почками. У картофеля и земляной груши клубни формируются из верхушек удлинённых подземных побегов — столонов, концы которых сильно утолщаются. Такие клубни имеют верхушечную и несколько пазушных почек. У некоторых растений, как у цикламена, в образовании клубня участвует только подсемядольное колено, или гипокотиль. На верхушке имеются 1—2 почки, из них развиваются олиственные побеги. У некоторых орхидей одно или несколько междоузлий в основании побега утолщаются и образуются туберидий (от лат. «тубер» — клубень, греч. «эйдос» — вид). Обособляясь от материнской особи, клубни большинства растений образуют новые особи, которые на первых этапах развития используют вещества, накопленные паренхимными клетками клубня.

СТРОЕНИЕ НАДЗЕМНОГО СТЕБЛЯ И КЛУБНЯ ТОПИНАМБУРА — *HELIANTHUS TUBEROSUS* L.

(рис. 62)

Топинамбур (земляная груша, или подсолнечник клубненосный) культивируется как кормовое и пищевое растение. Его белые или розовые клубни развиваются на столонах.

На переднем конце клубня видна крупная верхушечная почка. Мелкие пазушные почки, выступающие на поверхности клубня, находятся в пазухах чешуевидных листьев с широкими основаниями. При опадении этих листьев на клубне остаются рубцы. От клубня отходят многочисленные придаточные корни.

Изучение анатомического строения клубня следует проводить в сравнении со строением надземного стебля. Поперечные срезы стебля и наиболее тонкой части клубня обрабатывают флороглюцином, соляной кислотой и заключают

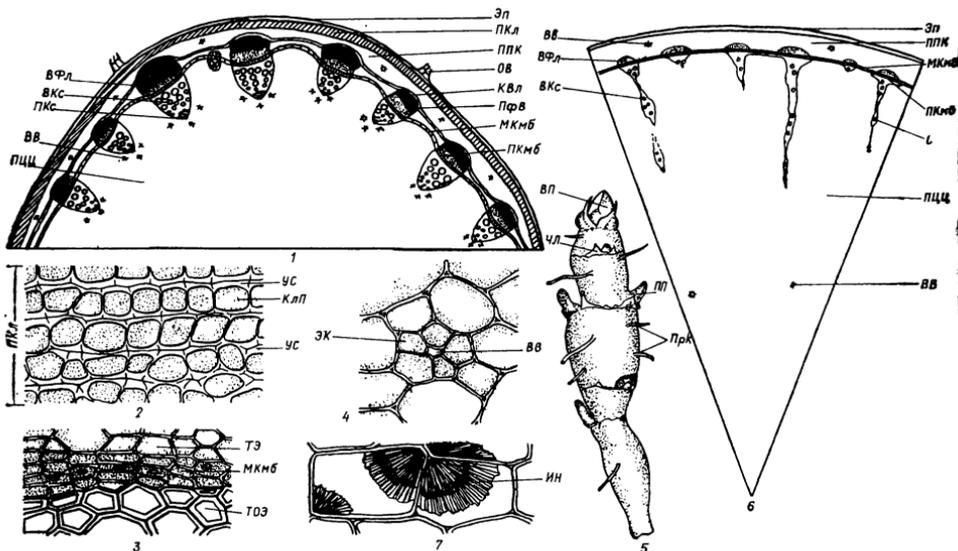


Рис. 62. Строение клубня (5—7) и надземного стебля (1—4) топинамбура:

1 — схема строения поперечного среза стебля, 2 — пластинчатая колленхима, 3 — межпучковый камбий и образованные им ткани, 4 — сизогенное вместилище выделений, 5 — общий вид клубня, 6 — схема строения поперечного среза клубня, 7 — паренхимные клетки клубня со сферокристаллами инулина; В В — вместилище выделений, В Кс — вторичная ксилема, В П — верхушечная почка, В Фл — вторичная флоэма, Ин — инулин, К Вл — крахмалоносное влагалище, Кл П — клеточная полость, М Кмб — межпучковый камбий, О В — основания волосков, П Кмб — пучковый камбий, П Кл — пластинчатая колленхима, П Кс — первичная ксилема, П П — пазушные почки, П П К — паренхима первичной коры, Пр К — придаточные корни, Пф В — протофлоэмные волокна, П Ц Ц — паренхима центрального цилиндра, С — сосуды, Т О Э — толстостенные одревесневшие элементы межпучковой ткани, Т Э — тонкостенные элементы межпучковой ткани, У С — утолщенные стенки клеток, Ч Л — чешуевидные листья, Э К — эпителиальные клетки, Эп — эпидермис

в глицерин. До проведения реакции на одревеснение срезы для обнаружения запасного крахмала можно обработать раствором йода в водном растворе йодистого калия.

Стебель в поперечном сечении округлый. Эпидермис состоит из плотно соединенных клеток с толстыми внешними стенками, покрытыми светлой кутикулой. Местами встречаются волоски на массивных подставках. Наружная часть первичной коры представлена колленхимой, расположенной под эпидермисом сплошным кольцом. В более или менее толстых стеблях колленхима пластинчатая: тангентальные стенки ее клеток значительно толще радиальных стенок. В молодых, тонких стеблях колленхима углово-пластинчатая. Иногда клетки этой ткани разделены небольшими межклетниками, наличие которых свойственно рыхлой колленхиме. Глубже находятся тонкостенные паренхимные клетки первичной коры, в ней встречаются схизогенные вместилища выделений. Крахмалоносное влагалище в виде изогнутого слоя клеток, вплотную примыкающего к проводящим пучкам, хорошо заметно после проведения на срезах йодной реакции, выявляющей содержащиеся в клетках зерна крахмала.

Перицикла в стебле нет. Открытые коллатеральные проводящие пучки расположены по кольцу. Наружная часть флоэмы представлена тяжом одревесневших протофлоэмных волокон, многоугольных в поперечном сечении. Внутри от них находятся тонкостенные элементы флоэмы, большая часть которых образована камбием. Камбиальная зона состоит из нескольких слоев клеток, расположенных радиальными рядами. Чем моложе стебель, тем шире камбиальная зона. В примыкающей к камбию вторичной ксилеме хорошо развиты не только проводящие, но и механические элементы с толстыми одревесневшими стенками. Первичная ксилема, находящаяся близ сердцевины, представлена короткими радиальными цепочками узкопросветных проводящих элементов, внутренние из которых нередко деформированы, и живыми тонкостенными паренхимными клетками. В некоторых пучках с внутренней стороны находятся толстостенные одревесневшие волокна, напоминающие по внешнему виду волокна протофлоэмы. Эти элементы возникают из прокамбия, поэтому их следует отнести к протоксилеме.

Проводящие пучки разделены широкими сердцевинными лучами. На уровне пучкового камбия в лучах формируется межпучковый камбий. Его клетки вычлняются из паренхимных клеток лучей вследствие их делений тангентальными перегородками. Делясь также тангентальными перегородками, клетки межпучкового камбия откладывают паренхимные элементы, образование которых обуславливает нарастание луча вслед за увеличением радиальных размеров

проводящих пучков, происходящее в результате деятельности пучкового камбия. Оболочки клеток, расположенных непосредственно под межпучковым камбием, очень быстро одревесневают. Таким образом, ксилемные части пучков оказываются соединенными одревесневшей межпучковой тканью. В некоторых местах между крупными проводящими пучками можно видеть мелкие добавочные пучки, не содержащие первичных проводящих тканей и не имеющие поэтому флоэмных волокон. Паренхима сердцевины, прилегающая к пучкам, более мелкоклеточная, чем паренхима, составляющая остальную часть сердцевины. Близ пучков заметны схизогенные вместилища выделений.

При сохранении общего плана строения, характерного для надземного стебля топинамбура, клубень отличается от него обилием паренхимы, слабым развитием проводящих и отсутствием механических тканей.

Под эпидермисом находится узкая зона паренхимной первичной коры со схизогенными вместилищами выделений, которые встречаются и в сердцевине. Большую часть клубня занимает центральный цилиндр. На его периферии расположены открытые узкие коллатеральные проводящие пучки с ксилемой, вытянутой в радиальном направлении. В пучках одревесневают только стенки сосудов, которые располагаются обычно поодиночке. Они окружены клетками ксилемной паренхимы. Между проводящими пучками на уровне пучкового камбия виден межпучковый камбий, образующий тонкостенные паренхимные клетки. Увеличение объема центрального цилиндра обусловлено мощным развитием паренхимной сердцевины, служащей для отложения запасных веществ. В качестве продукта запаса в паренхимных клетках откладывается инулин — полисахарид с относительно низким коэффициентом полимеризации глюкозных молекул. В материале, фиксированном в спирте, инулин образует в углах клеток игольчатые сферокристаллы, довольно быстро растворяющиеся в воде.

З а д а н и е 1. Зарисовать клубень, отметив на нем верхушечную и пазушные почки, чешуевидные листья, рубцы от них, придаточные корни.

2. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения: а) поперечного среза стебля, отметив на ней топографические зоны, показать строение и расположение проводящих пучков, межпучковый камбий, вместилища выделений; б) поперечного среза клубня, обратив внимание на слабое развитие в нем проводящих и механических тканей.

3. Со свежеприготовленного среза, помещенного в спирт, зарисовать при большом увеличении микроскопа сферокристаллы инулина в паренхимных клетках.

ЛУКОВИЦА

Луковица представляет собой обычно подземный укороченный побег с мясистыми чешуевидными листьями, отходящими от короткого стебля, называемого донцем. Луковицы бывают двух типов: пленчатые и чешуйчатые.

Пленчатые луковицы снаружи одеты сухими пленчатыми чешуевидными листьями, под которыми расположены мясистые листья; каждая чешуя охватывает все чешуи, расположенные внутрь от нее. В пазухах листьев на донце находятся пазушные почки, из которых вырастают боковые побеги — дочерние луковицы. Цветоносные побеги образуются либо из верхушечной почки (у симподиальных луковиц), либо из пазушных почек (у моноподиальных луковиц).

У чешуйчатых, или черепитчатых, луковиц все чешуевидные листья мясистые, узкие, не охватывающие внутренних. Листовые пластинки образуются лишь на самых внутренних чешуях. Из пазушных почек развиваются дочерние луковицы, а из верхушечной — цветоносный побег или луковица. Как и пленчатые, чешуйчатые луковицы нарастают моноподиально или симподиально.

СТРОЕНИЕ ПЛЕНЧАТОЙ ЛУКОВИЦЫ

ЛУКА РЕПЧАТОГО —

ALLIUM CEPA L.

(рис. 63, 1)

Лук репчатый — одно из самых распространенных огородных растений. Строение его луковиц изучают на живом материале. За 3—5 дней до занятий луковицу следует положить на баночку с водой так, чтобы донце касалось воды. Очень скоро на донце образуются придаточные корни, а на верхушке луковицы появляются зеленые трубчатые листовые пластинки. После внешнего осмотра луковицу разрезают вдоль посередине.

Сухие пленчатые чешуи, окружающие луковицу снаружи, расположены в 1—2 слоя. Они прикрывают мясистые чешуи, которые у разных сортов лука могут иметь разную окраску: белую, зеленоватую или фиолетовую. Чешуи отходят от ширококонического донца. Наружные мясистые чешуи отличаются от внутренних: у первых из них на верхушках заметны засохшие основания листовых пластинок (такие чешуи называют открытыми), а вторые оканчиваются верхушкой влагалища, имеющей вид колпачка (такие чешуи называют закрытыми). В пазухах некоторых чешуй обычно находятся дочерние луковицы, образовавшиеся из

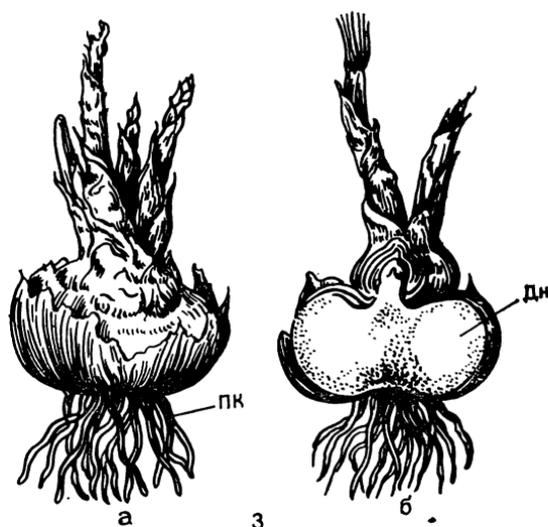
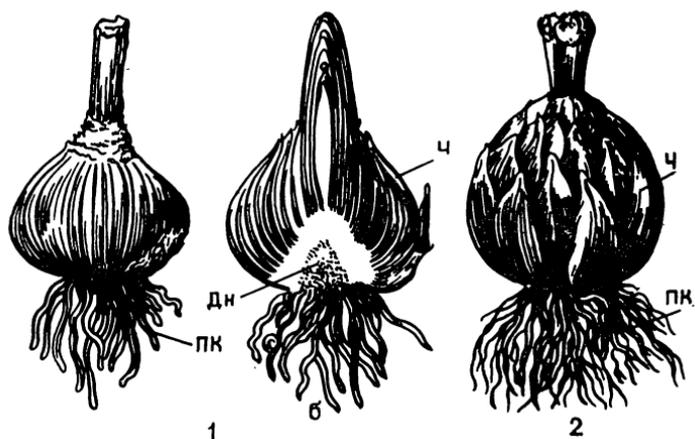


Рис. 63. Луковицы и клубнелуковица:
 1 — плечатая луковица, 2 — чешуйчатая луковица, 3 — клубнелуковица; а — внешний вид, б — продольный разрез, Дн — донце, П К — придаточные корни, Ч — чешуи

почек. Пазушные луковицы лучше заметны на поперечных разрезах луковиц, проведенных через их середину.

Задание. Зарисовать внешний вид прорастающей луковицы и луковицу в продольном разрезе, отметив сухие и мясистые (открытые и закрытые) чешуи, донце, придаточные корни.

СТРОЕНИЕ ЧЕШУИЧАТОЙ ЛУКОВИЦЫ ЛИЛИИ —

LILIUM L.

(рис. 63, 2)

Лилии широко культивируются как декоративные растения. Для изучения можно использовать живые или фиксированные в спирте луковицы. Фиксацию лучше проводить осенью.

Луковица лилии чешуйчатая. Небольшие узкие наружные чешуи доходят до $\frac{1}{2}$ — $\frac{2}{3}$ высоты луковицы. Внутренние чешуи более крупные. От донца отходят неразветвленные морщинистые придаточные корни. Для изучения внутреннего строения луковицу разрезают вдоль посередине.

Задание. Зарисовать внешний вид и продольный разрез луковицы, проведенный посередине ее, обратив внимание на различие в размерах между наружными и внутренними чешуями, их рыхлое расположение, донце с придаточными корнями.

КЛУБНЕЛУКОВИЦА

Клубнелуковица (рис. 63, 3) внешне похожа на пленчатую луковицу, но отличается от нее сильно разросшимся донцем, несущим тонкие чешуевидные небольшие листья, которые в сформировавшейся клубнелуковице пленчатые. В клубнелуковице хорошо развиты верхушечная и пазушные почки. Из почек вырастают генеративные побеги и дочерние клубнелуковицы — «детки». Клубнелуковицы характерны для шафрана, гладиполуса.

КЛАДОДИЙ, ФИЛЛОКЛАДИЙ, ФИЛЛОДИЙ

Эти образования выполняют функцию фотосинтеза и встречаются у растений, у которых листья или только листовые пластинки не развиваются или рано опадают. Кладодиями называют побеги с чешуевидными или рано опадающими листьями, стебель при этом нередко уплощается. Кладодий с ограниченным ростом, имеющий листовидную форму, называют филлокладием (от греч. «филлон» — лист, «кладос» — ветвь). Если филлокладий и кладодий представляют собой метаморфизированные побеги, то филлодий — это метаморфизированный лист, у которого не развиваются листовые пластинки, а функцию фотосинтеза выполняет сильно разрастающийся уплощенный черешок.

СТРОЕНИЕ КЛАДОДИЯ
ГОМАЛОКЛАДИУМА ПЛОСКОВЕТОЧНОГО —
HOMALOCCLADIUM PLATYCLADIUM
(F. MUELL.) BAILEY
(рис. 64)

Гомалокладнум, или мяуленбекия, — тропический листопадный кустарник; его часто разводят в оранжереях. На занятиях желателно использовать живые экземпляры растения. Кладодии плоские, тонкие, членистые. Узлы имеют вид небольших перетяжек. Листья двухрядные, короткочерешковые с небольшим плечатым, раструбом в основании черешка и овальными притупленными на верхушке пластинками; вскоре после появления они опадают и функцию фотосинтеза выполняет кладодий.

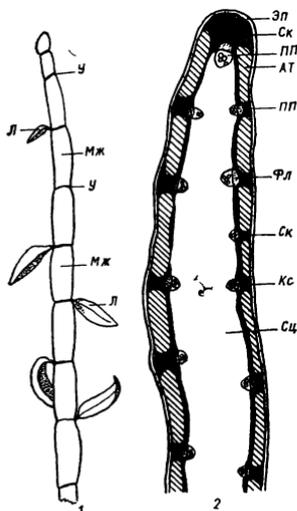


Рис. 64. Строение кладодия гомалокладнума:

1 — общий вид кладодия с листьями, 2 — схема строения поперечного среза кладодия; Ат — ассимиляционная ткань, Кс — ксилема, Л — лист, Мж — междуузлие, ПП — проводящий пучок, Ск — склеренхима, Сц — сердцевина, Уз — узел, Фл — флоэма, Эп — эпидермис

В анатомическом строении кладодия, которое можно рассмотреть на поперечных срезах, сохраняются характерные особенности стебля двудольного растения: расположение коллатеральных проводящих пучков вокруг мощно развитой сердцевины. Флоэма обращена к периферии кладодия, ксилема — внутрь органа. Обилие одревесневшей склеренхимы придает кладодию жесткость, а мощное развитие ассимиляционной ткани свидетельствует об его участии в процессе фотосинтеза.

Задание. Зарисовать внешний вид кладодия и схему строения поперечного среза.

СТРОЕНИЕ ФИЛЛОКЛАДИЯ
ИГЛИЦЫ ПОНТИЙСКОЙ —
RUSCUS PONTICUS G. WORON.
(рис. 65)

Иглица — вечнозеленый кустарник, широко распространенный в Крыму. Листья у иглицы редуцированы, их функцию выполняют небольшие (длиной 1,5—2 см) плотные листовидные яйцевидно-ланцетные филлокладии, каждый

из которых вытянут на конце в длинное колючее острие. Они располагаются в пазухах пленчатых, беловатых, чешуевидных, длиной около 1 см листьев. Эти листья заметны на растущих побегах, на двух-трехлетних побегах они засыхают и разрушаются, и от них остаются сухие пленчатые бахропки.

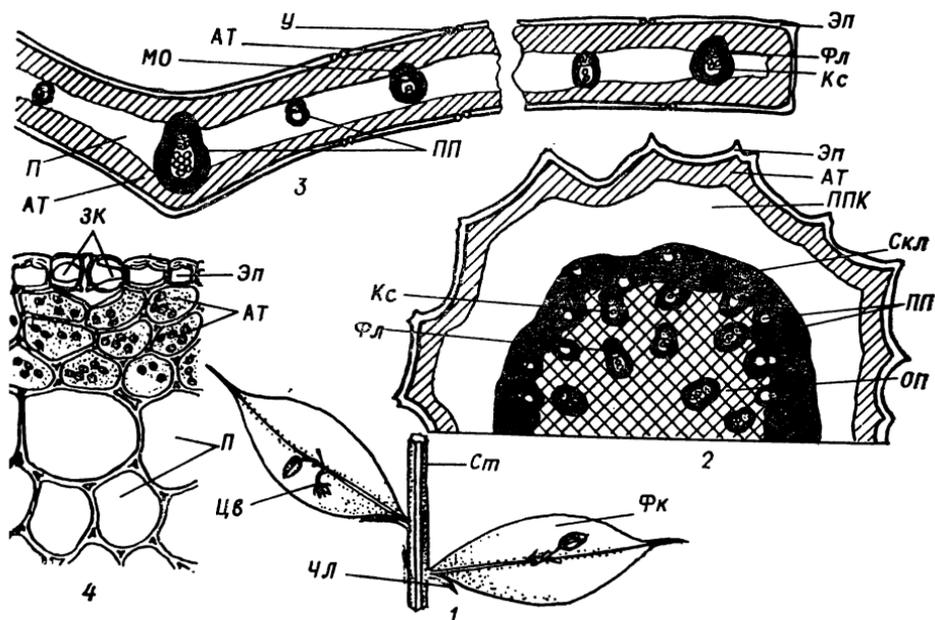


Рис. 65. Строение обычного стебля и филлокладия иглицы:

1 — общий вид побега с филлокладиями, 2 — схема строения поперечного среза стебля, 3 — схема строения поперечного среза филлокладия, 4 — детализированный рисунок части поперечного среза филлокладия; А Т — ассимиляционная ткань, Кс — ксилема, М О — механическая обкладка пучка, О П — одревесневшая паренхима центрального цилиндра, П — внутренняя паренхима, П П — проводящий пучок, П П К — паренхима первичной коры, Скл — склеренхима, Ст — стебель, У — устьице, Фк — филлокладий, Фл — флоэма, Цв — цветок, Ч Л — чешуевидный лист, Эп — эпидермис

На филлокладии в пазухе маленького пленчатого кроющего листа весной развиваются 1—2 мелких цветка с лиловатыми листочками околоцветника, а позднее осенью созревают красные ягоды.

Развитие филлокладия в пазухе чешуйчатого листа, наличие на нем цветков и плодов указывает на то, что он представляет собой видоизмененный боковой побег с ограниченным ростом.

Морфологическое изучение филлокладия можно дополнить сравнительно-анатомическим анализом филлокладия и типичного стебля. Поперечные срезы этих органов обрабатывают флороглюцином, соляной кислотой и заключают в глицерин.

Острорезистый стебель иглицы имеет строение, типичное для стеблей однодольных растений. Под клетками эпидермиса с толстыми, часто слоистыми наружными стенками находится широкая паренхимная первичная кора, наружная ее часть состоит из ассимиляционной ткани. Периккл представлен толстым кольцом склеренхимы, в которую погружены мелкие коллатеральные проводящие пучки. Более крупные пучки, окруженные склеренхимной обкладкой, разбросаны среди одревесневших паренхимных клеток центрального цилиндра.

Анатомическое строение филлокладия довольно сильно отличается от строения типичного стебля. Проводящие пучки в филлокладии, как и в листовой пластинке, расположены в один ряд между субэпидермальными слоями ассимиляционной ткани. Большая часть пучков погружена в паренхиму, слагающую внутреннюю часть филлокладия — его сердцевину. Пучки коллатеральные, с мощной склеренхимной обкладкой. Флоэма в пучках обращена к верхней стороне филлокладия.

Задание 1. Зарисовать внешний вид части побега с филлокладиями, отметив чешуевидные листья, а на филлокладии — цветки или плоды, расположенные в пазухе кроющего, также чешуевидного листа.

2. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения поперечного среза филлокладия.

СТРОЕНИЕ ФИЛЛОДИЯ
АКАЦИИ ЧЕРНОДРЕВЕСИННОЙ —
ACACIA MELANOXYLON R. Br.

(рис. 66)

Эта акация родом из влажных субтропических лесов Австралии. В СССР она растет в ботанических садах Черноморского побережья Кавказа в открытом грунте, в более северных районах ее разводят в теплицах.

У взрослых деревьев функцию фотосинтеза выполняют в основном филлодии (листовидные черешки), имеющие ланцетную форму и дуговидные жилки. На молодых растениях развиваются настоящие (неметаморфизированные) двуперистосложные листья с многочисленными мелкими листочками и более или менее округлым в поперечном сечении че-

решком, а также листья переходного типа — с расширенным черешком, от которого отходят несколько перистосложных листочков.

Для изучения анатомического строения следует сделать поперечные срезы относительно мало измененных черешков и филлодиев и рассматривать их после проведения реакций на одревеснение.

Анатомическая структура черешка сходна со структурой стебля двудольного растения, но коллатеральные пучки закрытые, без камбия. Проводящие пучки армированы одревесневшими протофлоэнными волокнами. Сердцевина состоит из одревесневших клеток. В первичной коре, большинство клеток которой также одревесневают, расположены субэпидермальные участки ассимиляционной ткани.

Черешок имеет ассиметрическое строение из-за наличия крыловидного выроста, разрастающегося у типичного филлодия в более или менее широкую пластинку с хорошо развитым столбчатым мезофиллом из 2—3 слоев плотно соединенных клеток. Эта пластинка отличается от листовой пластинки тем, что проводящие пучки располагаются в 2 ряда, ксилема обращена внутрь филлодия.

Задание. 1. Зарисовать общий вид листьев акации с нормальным и с расширенным черешком и филлодий.

2. Зарисовать схему строения поперечного среза филлодия, обратив внимание на расположение ассимиляционной ткани, строение и расположение проводящих пучков.

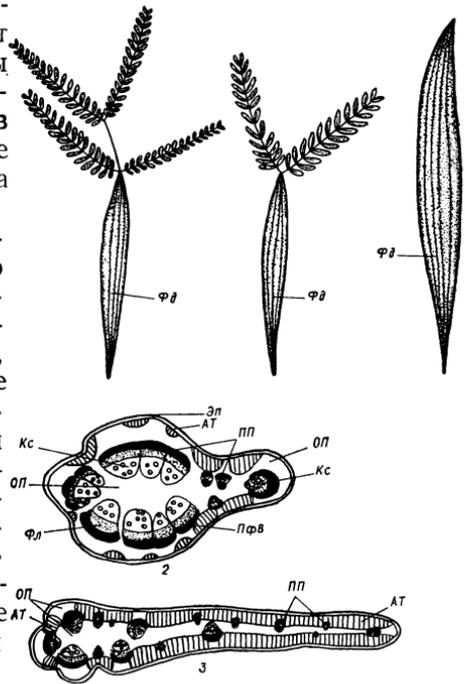


Рис. 66. Строение филлодиев чернодревесинной акации:

1 — общий вид листьев с филлодиями, 2 — схема строения поперечного среза черешка переходного к филлодию типа, 3 — схема строения поперечного среза типичного филлодия; А Т — ассимиляционная ткань, Кс — ксилема, О П — одревесневшая паренхима, П П — проводящие пучки, П ф В — протофлоэнные волокна, Ф д — филлодий, Ф л — флоэма, Э п — эпидермис



КОЛЮЧКИ

Колючки, часто встречающиеся у растений, представляют собой метаморфоз всего побега, целого листа или его частей (рис. 67).

Колючка побегового происхождения развивается в пазухе листа из находящейся там почки. Она скоро перестает расти и заканчивается твердым острием. На молодой колючке часто можно видеть мелкие недоразвившиеся листья, которые быстро отмирают и опадают, оставляя на стебле мелкие рубцы. У боярышника колючки неветвистые, у гледичии, коллечии, понцируса — разветвленные. В колючку

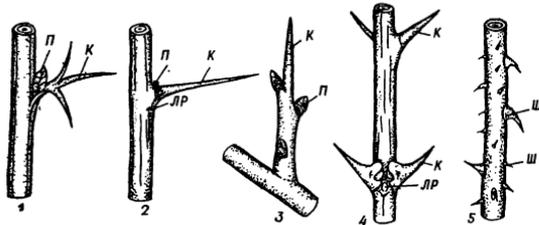


Рис. 67. Колючки (1—4) и шипы (5):

Колючка:

- 1 — листового происхождения у барбариса,
 2 — побегового происхождения у боярышника,
 3 — развившаяся из укороченного побега у груши,
 4 — возникшая из прилистников у белой акации;
 5 — шипы на стебле шиповника; К — колючка, Л Р — листовой рубец, П — почка, Ш — шип

может превращаться укороченный олиственный побег, он заканчивается острой почкой, как у груши. У дикой яблони такие прочные колючие укороченные побеги после отмирания долго сохраняются на ветвях.

Если колючка имеет листовое происхождение, то в ее пазухе находится укороченный олиственный побег или почка. У барбариса в одно-, трех- или пятираздельную колючку превращается весь лист, у трагакантовых астрагалов — черешок перистого листа, который после опадения листочков долго сохраняется на ветках, у робинии (белой акации) и караганы (желтой акации) колючки возникают из прилистников, они всегда парные и располагаются с боков от черешка.

В отличие от колючек побегового происхождения листовые колючки менее прочны и не очень долговечны.

Для рассмотрения колючек следует собрать побеги растений в гербарий или непосредственно перед занятием нарезать ветки с колючками разного происхождения. Для этого пригодны любые виды боярышника (*Crataegus*), бар-

барриса (*Berberis*), желтая акация (*Caragana arborescens* Lam.) или белая акация (*Robinia pseudoacacia* L.).

З а д а н и е. 1. Зарисовать общий вид побега боярышника с листьями и колючками в пазухах листьев. Если имеются безлистные побеги, обратить внимание на находящийся под колючкой листовой рубец.

2. Зарисовать общий вид побега барбариса с колючками и укороченными олиственными побегами в их пазухах.

3. Зарисовать часть побега белой акации с парными колючками в основании листа. Если лист опал, то отметить листовой рубец между колючками.

УСИКИ

У многих лиан усики, которыми они прикрепляются к опоре, представляют собой метаморфизированные побеги. На них иногда имеются мелкие рано опадающие чешуевидные листья (например, у девичьего винограда) (см. рис. 17,2). Происхождение таких усиков можно определить, обратив внимание на их расположение на побеге. Следует иметь в виду, что у некоторых растений усик в процессе развития побега смещается. В этих случаях он может располагаться на противоположной листу стороне стебля или сбоку от листа.

Усики могут развиваться также из листа или его частей. Так, у рябчика в усик превращается верхушка простого листа, у непентеса — черешок, у гороха и горошков — верхушка общего черешка (см. рис. 9, 1).

Для знакомства со строением и происхождением усиков растения необходимо собрать в гербарий.

З а д а н и е. Зарисовать общий вид побегов с усиками разных типов.

КОРЕНЬ

ОБЩЕЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ

Корень — орган, служащий в типичных случаях для поглощения почвенных растворов, передачи их в надземные органы и закрепления растения в почве. Он характеризуется радиальной симметрией, верхушечным ростом, наличием на конце чехлика и у большинства растений эндогенным ветвлением (от греч. «эндон» — внутри, «генос» — происхождение). Корень никогда не несет листьев и расположенных в определенном порядке почек.

Корень имеет ряд особенностей анатомического строения, отличающих его от стебля:

1. Верхушечная, апикальная меристема, деятельностью которой осуществляется рост корня в длину, занимает не самое концевое (терминальное, от лат. «терминалис» — находящийся на конце) положение, как в верхушке побега, а прикрыта снаружи корневым чехликом, предохраняющим нежные клетки меристемы от повреждения почвенными частицами и способствующим внедрению кончика корня в почву.

2. Поверхностная ткань молодого корня представлена ризодермой (от греч. «ридза» — корень, «дерма» — кожа), или эпibleмой (от греч. «эпibleма» — покрывка). Ее клетки образуют корневые волоски, поглощающие почвенные растворы. В более старых участках корня после отмирания эпibleмы из наружных слоев первичной коры дифференцируется первичная покровная ткань — экзодерма, стенки клеток которой опробковывают и частично одревесневают.

3. Внутренний слой клеток первичной коры дифференцирован в эндодерму. В зоне корневых волосков поперечные (горизонтальные) и радиальные стенки клеток эндодермы имеют «пояски» Каспари — слегка утолщенные участки оболочки, содержащие жироподобные вещества, сходные с суберином, и фенольные соединения, представленные лигнином. В поперечном сечении «пояски» Каспари видны как «пятна» Каспари.

В зоне отмирания корневых волосков суберин выстилает внутреннюю поверхность первичных оболочек клеток эндодермы. У многих однодольных растений на субериновую пластинку впоследствии откладывается вторичная оболочка, при этом наиболее сильно утолщается внутренняя тангентальная стенка клетки; наружная обычно остается неутолщенной. Такие утолщения на поперечном срезе корня выглядят подковообразными.

4. Перичикл в молодых корнях обычно состоит из живых клеток, способных к делению. Это обуславливает возможность заложения в нем зачатков боковых корней.

5. Тяжи проводящих тканей флоэмы и ксилемы располагаются не на одном радиусе (коллатерально), как в стебле, а на разных радиусах, чередуясь, что характерно для радиального пучка. Первые элементы протоксилемы и протофлоэмы формируются из самых периферических клеток единственного центрального прокамбиального тяжа, на границе с перичиклом. Такое заложение проводящих тканей называют экзархным (от греч. «экзос» — снаружи, «архе» — начало). Дальнейшая дифференциация первичных флоэмы и ксилемы происходит центростремительно. (В стебле первые элементы протоксилемы закладываются эндархно, в дальнейшем ксилема дифференцируется центростремительно; протофлоэма в стебле, как и в корне, экзархная).

У однодольных растений проводящие пучки полиархные, они состоят из большого числа (особенно у пальм) радиальных тяжей ксилемы и столько же чередующихся с ними тяжей флоэмы. В корнях хвойных и двудольных растений проводящие пучки обычно ди-, три-, тетра- или пентархные.

При формировании радиального пучка, по-видимому, не все клетки прокамбия дифференцируются в проводящие элементы. С внутренней стороны от каждого флоэмного тяжа между двумя тяжами ксилемы имеются удлинённые живые тонкостенные клетки. Делясь тангентальными перегородками, они образуют клетки пучкового камбия. На этой стадии развития камбий на поперечных срезах корня располагается вогнутыми дугами между лучами первичной ксилемы; концы дуг упираются в перичикл. Делясь тангентальными перегородками, клетки перичикла образуют клетки межпучкового камбия, соединяющего участки пучкового камбия. После образования нескольких крупных элементов вторичной ксилемы вогнутые дуги пучкового камбия выпрямляются и весь камбиальный слой, состоящий из пучкового и межпучкового камбия, на поперечном срезе корня располагается кольцеобразно. В результате деятельности пучкового камбия между радиальными тяжами первичной

ксилемы возникают открытые коллатеральные пучки (в отличие от пучков стебля они не имеют первичной ксилемы), разделение довольно широкими паренхимными лучами, нарастание которых в радиальном направлении осуществляется межпучковым камбием.

В перицикле дифференцируется также пробковый камбий (феллоген), образующий водо- и газонепроницаемые клетки пробки. Появление пробки нарушает физиологическую связь между первичной корой и центральным цилиндром корня, что приводит к отмиранию всей первичной коры.

Таким образом, перицикл корня представляет собой меристематически активную зону, участвующую в образовании боковых корней, а у растений со вторичным утолщением — также в образовании межпучкового камбия и феллогена.

* * *

По происхождению корни могут быть главными, боковыми и придаточными. Главный корень развивается из корешка зародыша, он обладает положительным геотропизмом и обычно по размерам превосходит другие виды корней. Главный корень у растений всегда один. Боковые корни представляют собой ответвления главного. В большинстве случаев зачатки боковых корней дифференцируются в перицикле против тяжей первичной ксилемы, поэтому боковые корни располагаются на главном корне продольными рядами. Придаточные корни возникают на гипокотиле, нижних междоузлиях стебля, реже — на листьях,

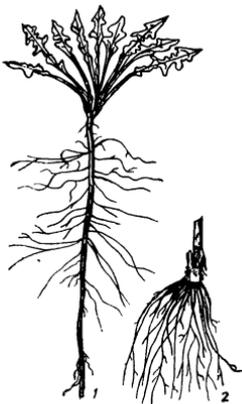


Рис. 68 — Стержневая (1) и мочковатая (2) корневые системы

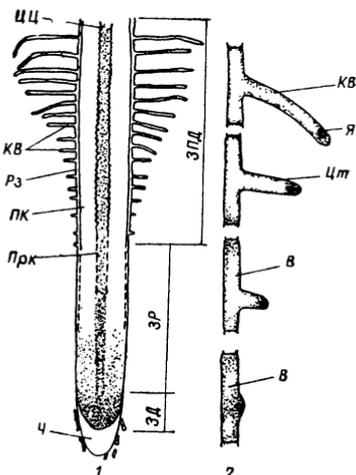
Некоторые авторы считают возможным называть придаточными боковые корни, возникающие на многолетних корнях, характеризующихся активной камбиальной деятельностью. Зачатки этих корней чаще всего закладываются в камбиальной зоне. Придаточные и боковые корни у семенных растений, как правило, не обладают положительным геотропизмом или обладают им в слабой степени, поэтому они могут расти в горизонтальном направлении и даже вертикально вверх.

Совокупность всех корней растения называют корневой системой. Она бывает стержневой и мочковатой (рис. 68). В стержневой корневой системе всегда имеется главный корень, который развит сильнее боковых и придаточных. Главный корень может вет-

виться в верхней, средней или нижней частях. Наиболее интенсивное ветвление наблюдается в тех горизонтах почвы, из которых корни поглощают воду. У многих растений развиваются двухъярусные корневые системы, извлекающие воду из верхних и нижних почвенных горизонтов.

Рис. 69. Строение молодого корня пшеницы:

1 — схема строения корня на продольном срезе, 2 — последовательные стадии развития корневых волосков: В — вакуоль, З Д — зона деления, З П Д — зона поглощения веществ и дифференциации постоянных тканей, З Р — зона растяжения, К В — корневые волоски, П К — первичная кора, Прк — прокамбий, Рз — ризодерма, Цт — цитоплазма, Ц Ц — центральный цилиндр, Ч — чехлик, Я — ядро



Мочковатая корневая система образуется из придаточных и боковых корней, отходящих от основания главного корня, который либо слабо развит, либо рано отмирает. Мочковатая корневая система, состоящая только из придаточных корней, характерна, в частности, для наземных видоизменений побега: корневищ, луковиц, столонов.

СТРОЕНИЕ МОЛОДОГО КОРНЯ
ПШЕНИЦЫ МЯГКОЙ —
TRITICUM AESTIVUM L.
(рис. 69)

Зерновки пшеницы проращивают в чашках Петри, дно и крышку которых выстилают сильно увлажненной бумагой. Для более быстрого прорастания зерновок чашки Петри можно поставить в теплое место (например близ отопительных батарей), но необходимо следить за тем, чтобы зерновки все время находились во влажной среде. Корни обычно появляются через 2—3 дня.

Для изучения пригодны корни длиной 1—2 см, на их поверхности близ зерновки невооруженным глазом хорошо

видны корневые волоски. Отрезанный скальпелем корень кладут в воду на предметное стекло и, накрыв его покровным стеклом, рассматривают при малом увеличении микроскопа.

Конусовидный кончик корня представляет собой корневой чехлик, который в виде колпачка окружает апикальную меристему. Клетки чехлика паренхимные, часто они содержат запасной крахмал. Периферические клетки чехлика со временем ослизняются и отделяются от поверхности корня. Эти клетки содержат ферменты, способствующие растворению некоторых почвенных частиц. Вместо утраченных клеток в центральной части чехлика вследствие деятельности апикальной меристемы постоянно возникают новые клетки, постепенно смещающиеся к периферии.

Прикрытая чехликом апикальная меристема представляет собой зону деления корня. Даже при малом увеличении микроскопа видно, что клетки этой зоны очень мелкие и расположены продольными рядами, как и в находящейся выше зоне, клетки которой сильно разрастаются в продольном направлении, что и обуславливает удлинение корня. Эту зону называют зоной роста, или растяжения. Обычно она выглядит более светлой, чем зона деления. Зона роста постепенно переходит в зону поглощения веществ и дифференциации постоянных тканей.

Прежде всего дифференцируются клетки ризодермы, или эпibleмы, — ткани поглощения почвенных растворов. Это — самый поверхностный слой клеток. Многие из них образуют боковые выросты — корневые волоски. Развитие корневого волоска начинается с появления небольшого бугорка, в который обычно перемещается ядро. Бугорок растет в длину, приобретая вид цилиндрического, тупого на конце выроста. Через тонкие стенки волосок активно поглощает почвенную влагу. В отличие от большинства волосков эпидермального происхождения корневые волоски не отделяются перегородкой от материнской клетки.

В зоне дифференциации первых корневых волосков, в центральной части корня начинается и формирование проводящей системы, в которую поступают поглощенные волосками почвенные растворы. Выше этой зоны находится зона ветвления; здесь образуются зачатки боковых корней.

Задание 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать строение корня, отметив чехлик со сдвигающимися периферическими клетками, зону деления, зону растяжения и зону поглощения веществ и дифференциации постоянных тканей.

2. Зарисовать при большом увеличении микроскопа несколько стадий развития корневых волосков.

ПЕРВИЧНОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ

Для изучения первичного строения пригодны корни любых однодольных растений — представителей семейств лилейных, касатиковых (ирисовых), амариллисовых и др. Классическим объектом служат корни ириса германского, широко распространенного в садовой культуре.

СТРОЕНИЕ КОРНЯ ИРИСА ГЕРМАНСКОГО *IRIS GERMANICA* L. (рис. 70)

Поперечные срезы корней ириса диаметром 2—3 мм обрабатывают раствором флороглюцина, соляной кислотой, заключают в глицерин и рассматривают при малом и большом увеличениях микроскопа.

В корне хорошо различимы первичная кора и центральный цилиндр. На поверхности тонких молодых корней не-

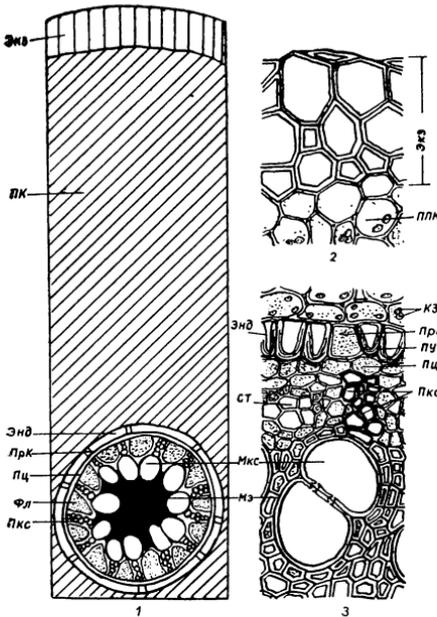


Рис. 70. Строение корня ириса: 1 — схема строения поперечного среза, 2, 3 — детализированные рисунки строения наружной (2) и внутренней (3) зон корня; К З — зерна крахмала, Мкс — метаксилема, М Э — механические элементы, П К — первичная кора, Пкс — протоксилема, П П К — ларенхима первичной коры, Пр К — пропускная клетка, П У — подковообразные утолщения клеток эндодермы, Пц — перицикл, С Т — ситовидные трубки, Фл — флоэма, Экз — экзодерма, Энд — эндодерма

редко можно видеть остатки ризодермы с корневыми волосками. На срезах более старых корней ризодермы уже нет, корни покрыты экзодермой — первичной покровной тка-

нюю, представляющей собой 2—3, реже большее число периферических слоев клеток первичной коры. Эти клетки имеют многоугольные очертания и расположены плотнее, чем лежащие глубже паренхимные клетки первичной коры. Оболочки клеток экзодермы несколько утолщены. В них откладывается суберин, вызывающий опробковение. Нередко оболочки также одревесневают.

Большую часть первичной коры составляют тонкостенные, обычно содержащие запасной крахмал паренхимные клетки, между которыми имеются межклетники. Внутренний однорядный слой клеток первичной коры дифференцирован в эндодерму. Клетки эндодермы в поперечном сечении почти квадратные, с подковообразными опробковевшими и одревесневшими утолщениями (утолщены боковые и внутренние тангентальные стенки, наружные стенки тонкие).

Так как суберин непроницаем для жидких и газообразных веществ, физиологическая связь клеток эндодермы с прилегающими к ней клетками первичной коры возможна только через наружную, неутолщенную стенку, а связь между первичной корой и центральным цилиндром осуществляется посредством находящихся в эндодерме живых клеток с тонкими целлюлозными стенками. Эти клетки называются пропусковыми. Обычно они находятся против радиальных тяжей первичной ксилемы.

С внутренней стороны к эндодерме примыкает центральный цилиндр, наружная часть которого — перицикл — состоит из одного ряда мелких тонкостенных паренхимных клеток.

Перицикл окружает расположенные в глубине корня проводящие ткани, составляющие радиальный проводящий пучок. Тяжей ксилемы и флоэмы в пучке ириса много (пучок полиархный). В каждом тяже ксилемы узкопросветные, обычно угловатые в поперечном сечении кольчатые и спиральные элементы протоксилемы граничат с перициклом. Более широкопросветные водопроводящие элементы метаксилемы составляют внутреннюю часть тяжа.

Экзархность протоксилемы корня вместе с сокращением перицикла до одного слоя имеют важное биологическое значение, так как почвенные растворы, поглощенные корневыми волосками, пройдя через первичную кору, более коротким путем достигают проводящей системы.

Внутреннюю часть проводящего пучка занимает механическая ткань, представленная клетками прозенхимной формы с толстыми одревесневшими стенками, имеющими мелкие щелевидные поры. По внешнему виду они сходны с волокнами либриформа и возникают вследствие диффе-

ренциации клеток прокамбия. Поэтому внутреннюю часть центрального цилиндра корня нельзя считать истинной сердцевинной. Центральным расположением механической ткани обуславливается прочность корня на растяжение.

Задание 1. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения поперечного среза корня, отметив топографические зоны и слагающие их ткани. Особое внимание обратить на строение проводящего пучка.

2. При большом увеличении зарисовать клетки экзодермы, эндодермы, перицикла и одного из радиальных тяжей ксилемы.

ВТОРИЧНОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ

СТРОЕНИЕ КОРНЯ ТЫКВЫ ОБЫКНОВЕННОЙ

CUCURBITA PEPO L.

(рис. 71)

Для изучения вторичных изменений, обусловленных деятельностью камбия, пригодны поперечные срезы не очень толстых (2—3 мм) корней тыквы. Срезы последовательно обрабатывают флороглюцином, соляной кислотой, закладывают в глицерин и рассматривают при малом и большом увеличении микроскопа.

При внимательном наблюдении в центре корня удастся заметить первичную ксилему, состоящую из крупного сосуда метаксилемы, от которого 4 (реже 3 и 5) лучами отходят многочисленные узкопросветные элементы протоксилемы. Между лучами первичной ксилемы сформированы крупные открытые коллатеральные пучки с обращенной внутрь корня вторичной ксилемой, состоящей из широкопросветных сосудов, толстостенных волокон и небольшого

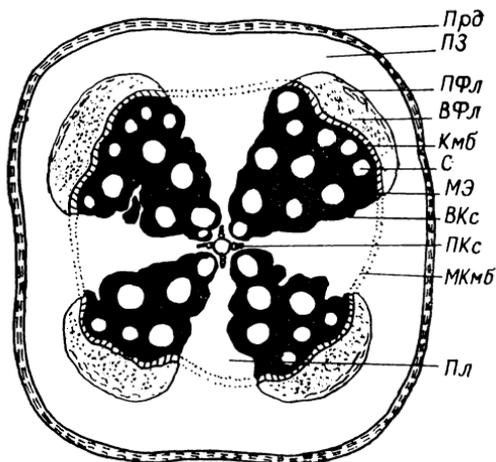


Рис. 71. Схема строения поперечного среза корня тыквы:

В Кс — вторичная ксилема, *В Фл* — вторичная флоэма, *Кмб* — камбиальная зона, *М Кмб* — межпучковый камбий, *М Э* — механические элементы, *П З* — паренхимная зона, *П Кс* — первичная ксилема, *П Л* — паренхимный луч, *Прд* — перидерма, *П Фл* — первичная флоэма, *С* — сосуды

числа parenхимных клеток с простыми порами в стенках. Камбиальная зона отделяет вторичную ксилему от вторичной флоэмы, в которой можно различить очертания поперечных сечений ситовидных трубок, сопровождающих и parenхимных клеток. Снаружи ко вторичной флоэме примыкают деформированные мелкие тонкостенные клетки первичной флоэмы.

Проводящие пучки отделены один от другого широкими полосами parenхимной ткани — лучами, расходящимися в радиальном направлении от лучей первичной ксилемы. Межпучковый камбий, образовавший parenхиму лучей, находится между участками пучкового камбия. На срезах он не всегда заметен, так как рано прекращает функционировать.

Первичной коры в корне, имеющем вторичное строение, нет, так как она отделяется от корня вскоре после образования заложившимся в перицикле феллогеном нескольких слоев клеток пробки. Вокруг проводящих пучков расположена зона, состоящая из parenхимных клеток, возникших вследствие многократных делений клеток феллодермы — внутренней части перидермы, ограничивающей корень снаружи.

З а д а н и е. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения поперечного среза корня.

СТРОЕНИЕ МНОГОЛЕТНИХ КОРНЕЙ ДРЕВЕСНЫХ РАСТЕНИЙ

В корнях древесных растений камбий функционирует в течение ряда лет, ежегодно образуя слои прироста древесины и луба.

По сравнению с древесиной стебля в древесине корня сосуды и трахеиды более широкопросветные, механических элементов сравнительно немного, запасаящая parenхима обильная. Во вторичной коре корня преобладают тонкостенные элементы мягкого луба. Твердый луб в корнях развит значительно слабее, чем в стебле, или совсем отсутствует.

Для изучения анатомического строения следует брать корни толщиной не менее 3—5 мм. Поперечные срезы этих корней обрабатывают либо раствором йода в водном растворе йодистого калия, либо проводят реакцию на одревеснение.

СТРОЕНИЕ
МНОГОЛЕТНЕГО КОРНЯ
СОСНЫ ОБЫКНОВЕННОЙ —
PINUS SYLVESTRIS L.
(рис. 72)

Центральную часть корня сосны занимает диархная первичная древесина, состоящая из нескольких трахед с сильно одревесневшими стенками. Против каждого из ее лучей находится по одному смоляному каналу, возникшему в перидерме.

Во вторичной древесине хорошо выражены кольца прироста, границы между которыми обусловлены различиями в строении трахед поздней и ранней древесины двух соседних колец. На поперечном срезе можно видеть перерезанные вертикальные смоляные каналы, окруженные обкладкой из паренхимных клеток.

Вторичный луб состоит только из тонкостенных элементов: ситовидных и паренхимных клеток.

Древесина и луб пересечены в радиальном направлении многочисленными лучами. Наиболее широкие лучи, формирование которых связано с деятельностью межпучкового камбия, расположены против радиальных тяжей первичной ксилемы. Эти лучи состоят преимущественно из паренхимных клеток. Остальные лучи, имеющие меньшую протяженность в радиальном направлении, узкие, главным образом однорядные. Они имеют такое же строение, как и лучи в стебле (см. с. 94).

Проводящая система окружена широкой паренхимной зоной, состоящей из клеток дилатированной лубяной паренхимы и производных феллодермы. Корень покрыт многослойной пробкой.

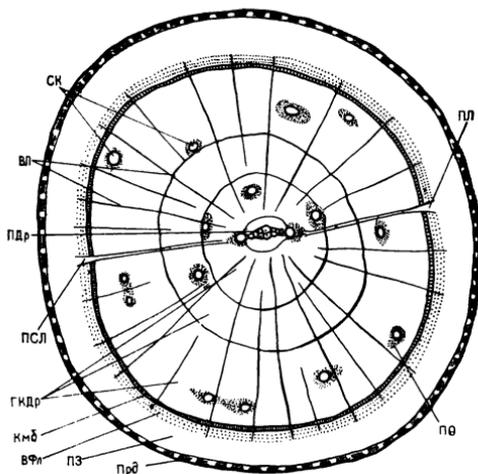


Рис. 72. Схема строения поперечного среза многолетнего корня сосны:

В Л — вторичные лучи, *В Фл* — вторичная флоэма, *Г К Др* — годовые кольца древесины, *Кмб* — камбиальная зона, *П Др* — первичная древесина, *П З* — паренхимная зона, *П Л* — первичный паренхимный луч, *П О* — паренхимная обкладка смоляных каналов, *Прд* — перидерма, *С К* — смоляные каналы

Задание. Зарисовать при малом увеличении микроскопа схему строения поперечного среза корня, отметив первичную ксилему, смоляные капалы, лучи, камбиальную зону, вторичную кору и перидерму.

СТРОЕНИЕ МНОГОЛЕТНЕГО КОРНЯ
ЛИПЫ МЕЛКОЛИСТНОЙ —
TILIA CORDATA MILL.

(рис. 73)

На первый взгляд схема строения поперечного среза корня липы очень сходна со схемой строения ее ветки. Однако при внимательном рассмотрении можно видеть в центральной части корня обычно 5 коротких радиальных тяжей первичной древесины, состоящих из более узкопросветных и сильнее одревесневших элементов, чем элементы вторичной древесины. Тяжи первичной древесины расположены звездой вокруг самой внутренней части корня, занятой клетками, значительно более мелкими, толстостенными и одревесневшими, чем клетки типичной сердцевины стебля.

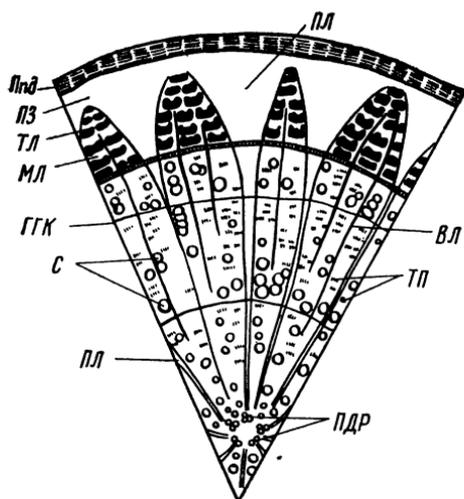


Рис. 73. Схема строения поперечного среза многолетнего корня липы:

В Л — вторичные лучи, *Г Г К* — границы годичных колец древесины, *М Л* — мягкий луб, *П Др* — первичная древесина, *П З* — паренхимная зона, *П Л* — первичные паренхимные лучи, *Пдр* — перидерма, *С* — сосуды, *Т Л* — твердый луб, *Т П* — тяжевая древесинная паренхима

Большую часть корня составляет вторичная древесина с хорошо выраженными кольцами прироста, в которых обращают на себя внимание многочисленные короткие тангентальные пепочки клеток древесинной паренхимы.

Лучи, находящиеся против тяжей первичной древесины, а также лучи, начинающиеся во вторичной древесине близ центральной части корня, к периферии постепенно

расширяются, приобретая треугольные очертания поперечного сечения, как и первичные лучи в стебле. Более короткие по протяженности лучи в коре корня почти не дилатируются.

Как и во вторичной коре стебля, между широкими лучами в корне расположены трапецевидные участки луба, состоящие из тангентальных полос лубяных волокон, чередующихся с тонкостенными элементами (ситовидными трубками, сопровождающими и паренхимными клетками). Первичной коры в корне нет, луб окружен зоной паренхимных клеток, возникших при делении клеток феллодермы. Покровная ткань представлена пробкой.

Задание. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения поперечного среза, обратив внимание на наличие в центральной части нескольких тяжей первичной древесины.

МЕТАМОРФОЗЫ КОРНЯ

У многих растений встречаются корни, выполняющие особые функции. Из интересных видоизменений корня можно упомянуть воздушные корни, развивающиеся у некоторых эпифитных тропических орхидей и обладающие способностью поглощать атмосферную влагу; дыхательные корни болотного кипариса, растущие вертикально вверх, в них хорошо развита аэренхима — ткань, имеющая систему крупных межклетников, заполненных воздухом; ходульные корни, приподнимающие стебли многих тропических растений (например у пандануса) над поверхностью субстрата; корни-«прицепки» плюща, с помощью которых он прикрепляется, а точнее приклеивается к опоре; зеленые ассимилирующие корни водяного ореха и т. п.

Хорошо известны мясистые корни («корнеплоды»), накапливающие питательные вещества. Весьма обычны у растений (например у георгины, спаржи) и утолщения придаточных корней, называемые корневыми шишками, или корневыми клубнями. У паразитных растений (у повилики, петрова креста) развиваются корни-присоски, представляющие собой гаустории (от лат. «гаустор» — пьющий), внедряющиеся в ткань растения-хозяина и поглощающие из нее питательные вещества.

На корнях ряда растений, особенно представителей семейства бобовых, образуются маленькие клубеньки вследствие неравномерного разрастания тканей корня, обусловленного внедрением в него клубеньковых бактерий из рода *Rhizobium*.

На корнях многих травянистых и большинства древесных растений часто поселяются грибы, образуя микоризу (от греч. «микос» — гриб, «ридза» — корень). Гифы гриба функционально сходны с корневыми волосками. Грибница может образовывать на поверхности коротких ответвлений

корня мощный чехол. Отдельные гифы внедряются в межклетники, а частично и в полости клеток корня. Такую микоризу называют эктоэндотрофной. Микоризные окончания корней обычно короткие, тупые, иногда коралловидные. У многих растений, например у орхидей, грибница распространяется во внутренней части коры корня, образуя в клетках клубки гиф, немногочисленные гифы остаются на поверхности корня — такую микоризу называют эндотрофной.

Корнеплоды

В образовании корнеплодов участвуют главный корень, гипокотиль и эпикотиль, однако у разных растений доля участия их в развитии корнеплода различна. У сахарной свеклы он образуется в основном из главного корня, у моркови и кормовой свеклы — из корня и гипокотила, у столовой свеклы, редиса, редьки, репы — преимущественно из гипокотила (рис. 74).

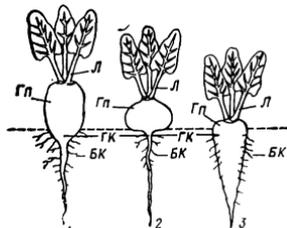


Рис. 74. Корнеплоды свеклы:

- 1 — сахарная свекла,
2 — столовая свекла,
3 — кормовая свекла;
Б К — боковой корень,
Г К — главный корень,
Гп — гипокотиль, Л — лист

Часть корнеплода, представляющую собой разросшийся несущий листья эпикотиль, обычно называют «головкой». Из гипокотила образуется «шейка», переходящая в собственно главный корень, обладающий многочисленными боковыми корнями, расположенными вертикальными рядами. По наличию боковых корней корневая часть корнеплода легко отличается от стеблевой (шейки и головки), которая не имеет их.

Для корнеплодов как органов запаса питательных веществ, используемых растением на следующий год для развития цветonoсного побега, характерно обилие в проводящих тканях тонкостенных паренхимных клеток, в которых и откладываются запасные вещества главным образом в виде водорастворимых сахаров.

Характерные черты анатомического строения корнеплода можно увидеть на поперечных срезах, сделанных с корневой его части, толщиной 3—5 мм. Для выявления одревесневших элементов можно провести реакцию на одревеснение.

СТРОЕНИЕ КОРНЕПЛОДА МОРКВИ —
DAUCUS SATIVUS (HOFFM.) ROEHL.

(рис. 75, 1)

Камбий в корне моркови закладывается в пучке с дидархной первичной ксилемой. Объем образованной им вторичной ксилемы меньше объема вторичной флоэмы, в которой главным образом и откладываются запасные вещества.

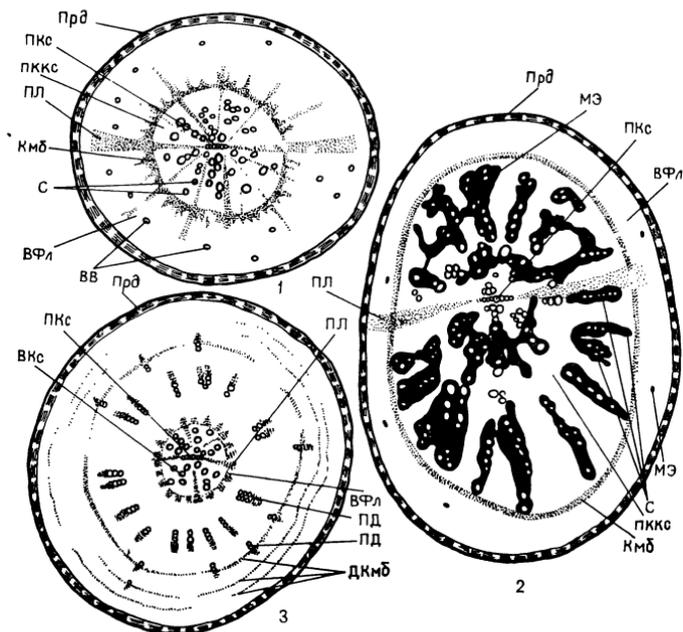


Рис. 75. Схемы строения поперечных срезов корнеплодов: 1 — морковь, 2 — редька, 3 — свекла; В В —местилища выделений, В Фл — вторичная флоэма, Д Кмб — добавочный камбий, Кмб — камбиальная зона, М Э — механические элементы, П Д — проводящие пучки, возникшие вследствие деятельности добавочных камбиев, П К Кс — паренхимные клетки ксилемы, П Кс — первичная ксилема, П Л — первичные паренхимные лучи, Прд — перидерма, С — сосуды

Во вторичной ксилеме можно различить одиночные или собранные в небольшие группы сосуды с одревесневшими оболочками и обильную паренхиму, состоящую из тонкостенных клеток. Во вторичной флоэме функцию проведения выполняет лишь сравнительно узкая зона, прилегающая к камбию. Она состоит из ситовидных трубок, сопровождающих и паренхимных клеток. Периферическая часть флоэмы сложена преимущественно паренхимными клетками, способными к делению. Среди этих клеток диффузно расположе-

ны схизогенные вместилища выделений. Паренхимные клетки содержат богатый углеводами клеточный сок и многочисленные хромопласты с крупными кристаллами каротина, придающего корнеплоду оранжевую окраску.

Проводящие ткани пересечены в радиальном направлении паренхимными лучами, из которых наиболее широкие лучи расположены против протоксилемных тяжей. Проводящие ткани окружены паренхимной зоной, возникшей, как полагают, при делении клеток феллодермы. Покровную тканью служит пробка, состоящая из тонкостенных клеток.

Задание. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения поперечного среза корня, обратив внимание на диархную первичную ксилему, слабое развитие одревесневших элементов и широкую зону вторичной флоэмы.

СТРОЕНИЕ КОРНЕПЛОДА

РЕДЬКИ ПОСЕВНОЙ —

RAPHANUS SATIVUS L.

(рис. 75, 2)

В корнеплоде редьки запасные вещества откладываются в клетках вторичной ксилемы, которая развита значительно сильнее, чем вторичная флоэма. Как и у моркови, первичная ксилема в корне редьки диархная. Вторичная ксилема состоит из одиночных или собранных в небольшие группы сосудов, окружающих их одревесневших элементов и многочисленных неодревесневших паренхимных клеток. Количество одревесневших элементов зависит от сортовых особенностей, а также от возраста растения. Чем хуже сорт, чем старше растение, тем больше в корнеплоде одревесневших клеток, снижающих его пищевую ценность. Единичные одревесневшие волокна встречаются и в узкой зоне флоэмы, окруженной паренхимными клетками феллодермального происхождения. Паренхимные лучи хорошо заметны лишь в молодых корнеплодах, в которых еще мало вторичных тканей. С возрастом мощно развитая паренхима, входящая в состав ксилемы, становится практически не отличимой от паренхимы лучей.

Задание. При малом увеличении микроскопа зарисовать схему строения корня редьки, отметив в его центре диархную первичную ксилему.

СТРОЕНИЕ КОРНЕПЛОДА

СВЕКЛЫ ОБЫКНОВЕННОЙ —

BETA VULGARIS L.

(рис. 75, 3)

У свеклы начальные этапы вторичного утолщения корня происходят обычным путем. Камбий закладывается в

диархном проводящем пучке, образуя 2 коллатеральных пучка вторичных проводящих тканей, содержащих проводящие и паренхимные элементы. Пучки разделены широкими лучами — производными межпучкового камбия. Деятельность пучкового камбия непродолжительна, и дальнейшее утолщение корня осуществляется работой нескольких добавочных камбиев, дифференцирующихся последовательно один за другим. Первый из них закладывается в перicycle, клетки которого делятся тангентальными перегородками. Наружный слой клеток превращается в феллоген, внутренний — в добавочный камбий. Добавочный камбий образует, вследствие деления клеток тангентальными перегородками, меристематическую ткань, наружный слой которой дает начало второму добавочному камбию, а внутренний, образовав несколько слоев паренхимных клеток, формирует затем редкие коллатеральные проводящие пучки с небольшим числом проводящих элементов и межпучковую паренхиму. После окончания деятельности первого добавочного камбия начинает работу второй добавочный камбий, также образующий новый слой камбия, паренхимную ткань и проводящие пучки. В зрелом корнеплоде обычно можно видеть результаты деятельности 7—8 добавочных камбиев, причем наиболее активными были камбии, заложившиеся раньше. Периферические камбии либо образуют только паренхимные элементы, либо совсем не приступают к деятельности.

Задание. При малом увеличении микроскопа зарисовать строение поперечного среза корня, обратив внимание на концентрические кольца тканей вторичного происхождения.

Корневые шишки

СТРОЕНИЕ КОРНЕВЫХ ШИШЕК

СПАРЖИ ШПРЕНГЕРА —

ASPARAGUS SPRENGERI RGL.

(рис. 76)

Спаржа Шпренгера представляет собой южноафриканский выющийся полукустарник, часто разводимый как комнатное растение. Морфологическая особенность спаржи состоит в наличии у нее мелких продолговато-линейных филлокладиев, развивающихся в пазухах слабо заметных чешуевидных листьев. На тонких разветвленных корнях этого растения формируются многочисленные корневые шишки длиной до 3—4 см, диаметром — 1—2 см.

На некоторых корневых шишках можно заметить мелкие придаточные почки, дающие впоследствии начало надземным побегам. Корневое происхождение шишек устанавливается по их положению на корнях и анатомическому строению.

Корневые шишки изучают на живом или фиксированном в спирте материале. Для выявления анатомических разли-

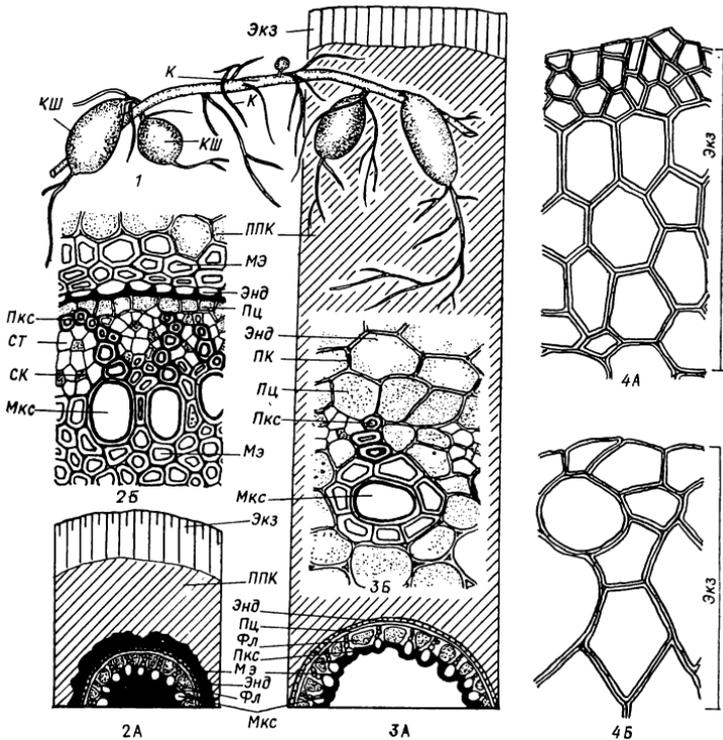


Рис. 76. Строение корня и корневой шишки спаржи Шпренгера: 1 — общий вид корней с корневыми шишками, 2 — схема строения поперечного среза (А) и детали строения внутренней зоны (Б) корня, 3 — схема строения поперечного среза (А) и детали строения внутренней зоны (Б) корневой шишки, 4 — детали строения поперечного среза наружной зоны корня (А) и корневой шишки (Б); К — корни, К Ш — корневые шишки, Мкс — метаксилема, М Э — механические элементы, П К — пятна Каспари, Пкс — протоксилема, П П К — паренхима первичной коры, Пц — перицикл, С К — сопровождающие клетки, С Т — ситовидные трубки, Фл — флоэма, Экз — экзодерма, Энд — эндодерма

чий между типичным корнем и корневой шишкой следует сделать поперечные срезы корня и молодой нетолстой шишки и рассмотреть их при малом и большом увеличении микроскопа после проведения реакции на одревеснение. Не-

которые срезы желательно обработать раствором йода в водном растворе йодистого калия.

Корень спаржи по анатомическому строению сходен с корнем ириса. Под экзодермой из нескольких рядов клеток находится крупноклеточная первичная кора, внутренние клетки которой имеют толстые одревесневшие стенки. Эндодерма с хорошо выраженными подковообразными утолщениями клеточных стенок. Перицикл состоит из одного слоя тонкостенных паренхимных элементов. Проводящий пучок полиархный. Внутренняя часть корня занята одревесневшей механической тканью.

Корневая шишка отличается от обычного корня мощно развитой первичной корой, в которой нет механических элементов, наличием пятен Каспари на радиальных стенках клеток эндодермы, небольшим числом проводящих элементов в каждом из радиальных лучей ксилемы. С внутренней стороны к тяжам флоэмы и ксилемы примыкает узкий слой одревесневших толстостенных клеток. Центральная часть корня состоит из тонкостенной паренхимы.

Обилие паренхимы, клетки которой заполнены зернами крахмала, хорошо заметными на срезах после проведения йодной реакции, характеризует корневую шишку как орган запаса питательных веществ.

Задание 1. Зарисовать корни с корневыми шишками.

2. При малом увеличении микроскопа зарисовать схемы строения поперечных срезов корня и корневой шишки, обратив внимание на ширину первичной коры, расположение и степень развития механических тканей.

ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ

Вегетативные органы высших растений — корень, стебель, лист, отличающиеся один от другого не только морфологическим и анатомическим строением, но и функциональными особенностями, обеспечивают индивидуальную жизнь растения, возможность его существования в разных условиях обитания, подготавливая в то же время переход растения к выполнению одной из важнейших функций любого живого организма — размножению. Размножением достигается увеличение числа особей, что способствует сохранению вида, его расселению.

Высшим растениям присущи разные способы размножения, из которых здесь мы остановимся только на вегетативном размножении, происходящем с помощью вегетативных органов.

Основу вегетативного размножения составляет способность растения к регенерации — восстановлению целого организма из отдельных частей материнского растения. Интенсивность размножения, судьба дочерних особей, сохраняющих все признаки материнского растения, в большой степени зависят от условий обитания растений.

Способность к регенерации в той или иной мере присуща всем клеткам и тканям, которые при известных условиях могут переходить в состояние, близкое к эмбриональному, и формировать зачатки корней и почек, дающих начало новым побегам. Размножение может происходить с помощью любого вегетативного органа, но в природных условиях оно осуществляется чаще всего не отдельными органами, а системой органов.

Наиболее простой способ вегетативного размножения состоит в обособлении любой части растения, происходящем вследствие отмирания более старых участков. Такой способ размножения свойствен, наряду с другими, например, маршанции. У многих полукустарников и травянистых многолетних растений, например у некоторых полыней, нередко отмирает и сгнивает центральная часть корневой системы, что приводит к обособлению оставшихся живых участков корневой системы вместе с относящимися к ним побе-

гами. В результате одно растение распадается на несколько самостоятельно живущих. Это явление называют партикуляцией (от лат. «партикула» — частица, кусочек).

Широко распространено в природе размножение с помощью надземных и подземных побегов. Так, у многих кустарников на лежащих нижних ветвях образуются придаточные корни. Отделившись от материнского растения, укоренившаяся ветвь, называемая отводком, дает начало новому растению.

У некоторых растений для вегетативного размножения служат специализированные надземные побеги. Они обычно тоньше нормальных побегов и имеют более длинные междоузлия. Стелющиеся побеги с хорошо развитыми листьями называют плетями. В узлах, соприкасающихся с почвой, появляются придаточные корни, а из пазушных почек развиваются побеги. После отмирания междоузлий этого укоренившегося побега развившиеся на нем растения начинают вести самостоятельный образ жизни. Так размножаются клевер ползучий, живучка ползучая и др.

Длинные тонкие побеги с редуцированными листьями называют усами. С помощью усов, также укореняющихся в узлах, размножаются земляника, костяника, некоторые ястребинки и другие растения.

Из подземных побегов для вегетативного размножения служат корневища, луковича, клубни. Из почек возобновления возникают новые участки корневища и молодые луковички, которые при соответствующих условиях могут дать начало новым растениям. Клубни обычно связаны с материнским организмом с помощью тонких подземных побегов — столонов; отрываясь от столонов, клубни прорастают в новые особи. Так как подземные побеги содержат большой запас питательных веществ, они имеют большое значение не только для размножения, но и сохранения растения в период неблагоприятных условий.

Вегетативное размножение с помощью корней обусловлено возможностью появления на них придаточных почек, которые могут закладываться в поверхностных и более глубоко расположенных тканях корня. Побеги, развившиеся из этих почек, называют корневыми отпрысками. Со временем они отделяются от материнского растения и живут самостоятельно. К корнеотпрысковым относятся многие древесные (розы, тополь, осина) и травянистые растения, в том числе осот и бодяк — злостные сорняки наших полей (рис. 77). Корни этих растений, образующие многочисленные придаточные почки, очень хрупки и легко разламываются на отдельные кусочки. При обработке почвы обломки корней с почками попадают в верхние слои почвы и образуются новые побеги. Придаточные почки развиваются



Рис. 77. Корневые отпрыски бодяка:
К — корень, *К О* — корневой отпрыск

и на утолщенных придаточных корнях — корневых шишках, или корневых клубнях, которые таким образом тоже способствуют размножению растений (орхидеи, чистяк весенний, спаржа).

Размножение листьями в естественных условиях встречается реже, чем размножение побегами и корнями. Из растительной зоны умеренного климата оно наблюдается у некоторых видов очитка. Легко укореняются листья бегонии, и на них развиваются молодые растения. Придаточные почки образуются на листьях зубчатого и топяного сердечников, жерухи лекарственной и некоторых других растений влажных местообитаний. При опадении листьев из почек вырастают укореняющиеся побеги.

У некоторых растений дочерние особи начинают развиваться непосредственно на материнском организме. Это явление называют живорождением, или вивипарией (от лат. «вивипарус» — живородящий). Различают истинную и ложную вивипарию. В первом случае новое растение начинает развиваться из зародыша семени, находящегося еще на материнском растении. Истинная вивипария присуща растениям мангров. Во втором случае дочерние растения развиваются на материнском из придаточных почек, сформировавшихся на надземных органах. Так, у лугового сердечника придаточные почки, формирующиеся на листочках прикорневой розетки, прорастают, не отрываясь от материнского листа. Укореняясь, молодые растеньица начинают жить самостоятельно.

Ложная вивипария наблюдается также и у некоторых растений, культивируемых в оранжереях. У бриофиллума — растения из семейства толстянковых — многочисленные придаточные почки закладываются по краям сочной листовой пластинки. Из них возникают миниатюрные растеньица, имеющие все сформировавшиеся вегетативные органы. Опадая, они укореняются в почве и быстро начинают расти (рис. 78). Вивипария присуща и некоторым папоротникам, например костенцу живородящему.

Зачатки растений в виде небольших луковичек или клубеньков могут формироваться и в соцветиях, что наблюдается у мятлика луковичного, горца живородящего и других растений. Придаточные почки, из которых развиваются

новые растения, нередко появляются в спороносных колосках плауна баранца.

У мохообразных, например у маршанции, на талломе, разрастающемся в виде неглубокой корзинки, возникают выводковые тела (которые часто неправильно называют выводковыми почками) — многоклеточные уплощенные образования, прикрепляющиеся ко дну выводковой корзинки ножкой. При их созревании ножки ослизняются в дождливую погоду выводковые тела легко вымываются из корзиночек и, попав в благоприятные условия, прорастают в новые особи.

Многие способы вегетативного размножения, встречающиеся в природе (размножение отводками, надземными и подземными побегами), применяются и в хозяйственной практике для размножения культурных растений. Очень часто прибегают к черенкованию, его можно рассматривать как частный случай размножения отводками. Черенком называют специально отсеченную часть растения, которая может укорениться и развить побеги. У одних растений побеговые черенки легко укореняются в безлистном состоянии (тополь, ива, виноград), у других — только при наличии на них листьев (боярышник, барбарис). Корневыми черенками размножают малину, ежевику, некоторые сорта яблони и вишни, а из травянистых растений — цикорий, ревеня и др. Листовые черенки используют для размножения очитков, молодила, «узумбарской фиалки» — сенполии.

Развитию на олистивном побеговом черенке корней предшествует формирование на поверхности разреза раневой пробки, защищающей от высыхания ткани, ближайшие к поверхности среза. Делясь, живые клетки этих тканей образуют наплыв (каллус), в котором появляются группы мелких меристематических клеток — зачатки будущих корней или придаточных почек. Степень развития каллуса у разных растений различна, но всегда он наиболее мощно развит на морфологически нижнем конце черенка, что следует рассматривать как проявление полярности.

Среди разных способов искусственного вегетативного размножения растений особое место занимают прививки, основанные на пересадке, трансплантации (от лат. «трансплантаре» — пересаживать) части одного растения (привоя) на другое растение (подвой) и последующем срастании обоих компонентов. Прививки, как правило, применяют

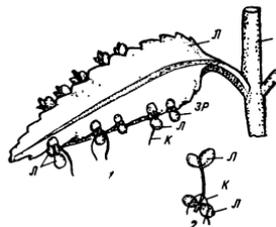


Рис. 78. Живорождение у бриофиллума:
1 — общий вид листа с зачатками растений, 2 — опавший зачаток растения; ЗР — зачаток нового растения, К — корень, Л — лист, С — стебель

в тех случаях, когда другие способы размножения культурных растений не обеспечивают сохранения их сортовых особенностей.

Все большее разнообразие способов прививки по существу сводится к трем основным:

1) прививке сближением, когда срастаются плотно прижатые ветви привоя и подвоя, с которых в местах их соприкосновения предварительно снимают часть коры;

2) прививке черенком, тем или иным способом прикрепляемым к подвою;

3) прививке глазком (окулировке), при которой подвой срастается только с одной почкой привоя, обычно вставляемой под кору подвоя вместе с кусочком коры и тонким слоем древесины.

Успех прививки зависит от плотности соединения поверхностей срезов подвоя и привоя, их физиологической совместимости, сходства анатомического строения.

Так как полного соприкосновения тканей подвоя и привоя обычно не бывает, из деформированных клеток, по которым прошел разрез, образуется изолирующая прослойка. Затем начинается прорастание, или пролиферация (от лат. «пролес» — отпрыск, «феро» — несу), клеток, находящихся близ места соединения компонентов прививки. Пролиферировать могут клетки первичной коры, сердцевинных лучей, тяжелой лубяной и древесинной паренхимы, камбия и др. Клетки увеличиваются и делятся.

Образовавшиеся клетки способствуют зарастанию щели между привоем и подвоем. Изолирующая прослойка постепенно рассасывается, заменяясь соединительной тканью. Затем из клеток этой ткани вычлняются клетки камбия, которые соединяют камбий подвоя с камбием привоя. Наиболее активное участие в процессах срастания обычно принимает подвой. Восстановленный камбий начинает функционировать, образуя элементы луба и древесины. Сначала возникают искривленные элементы, позднее камбий откладывает клетки типичного для данных растений строения.

Так же, как и при черенковании, при прививках учитывают явление полярности и морфологически верхний участок среза привоя соединяют с морфологически верхним участком среза подвоя.

С разными способами вегетативного размножения растений целесообразно познакомиться во время экскурсий в период летней ботанической практики, а также в оранжерее, на плодово-ягодные станции и питомники по разведению древесных растений.

Это не только поможет более глубокому освоению материала, но и даст возможность продемонстрировать практическое значение анатомии и морфологии растений.

ПРИЛОЖЕНИЕ

МАТЕРИАЛЫ И РЕАКТИВЫ

Материалы

Стекла предметные, покровные и препаровальные больших размеров
Препаровальные иглы
Пинцеты анатомические
Скальпели
Набор стеклянных капельниц для воды и реактивов
Чашки Петри или короткие цилиндры для хранения материала во время занятий
Кристаллизаторы или плошки с водой для мытья стекол
Чистые сухие тряпочки для вытирания стекол и протирания линз
Бритвы
Ремни для правки бритв
Камни для точки бритв
Паста для правки бритв
Фильтровальная бумага
Кисточки для переноса срезов
Стеклянные палочки, пипетки, пробирки

Реактивы

Азотная кислота — применяется для мацерации растительных объектов
Бензин химически чистый — для протирания линз, может быть заменен гексаном
Бертолетова соль — белый кристаллический порошок, применяющийся для ускорения мацерации с помощью азотной кислоты
Вода дистиллированная — для заключения срезов при изготовлении временных препаратов
Глицерин — употребляют для приготовления временных препаратов в качестве среды, в которую заключают срез. В смеси со спиртом используют для размягчения твердых объектов
Глицерин-желатин — среда для заключения срезов при изготовлении постоянных препаратов. Состав: 1 г пищевого желатина, 6 мл дистиллированной воды, 7 мл химически чистого глицерина; на 100 частей смеси 1 г карболовой кислоты (фенола).
Желатин кладут на 2 ч в воду для набухания, затем добавляют глицерин и карболовую кислоту, нагревают, помешивая, на водяной бане. Сняв с огня, смесь фильтруют через воронку горячего фильтра или обычным способом в термостате с температурой около 60°. После фильтрации разливают в пробирки или хранят в колбе с широким дном. Перед употреблением нагревают на водяной бане
Клей БФ-6 — применяется для тех же целей, что и коллодий
Коллодий — вязкая, прозрачная, быстро затвердевающая на воздухе жидкость. Применяется для приготовления отпечатков покровной ткани

Конго красный — кислый краситель. В виде 1%-ного водного раствора можно применять для исследования мацерированного материала

Лактофенол — прозрачная жидкость, применяется для просветления срезов. Состав: кристаллического фенола (карболовой кислоты) — 20 г, молочной кислоты — 20 г, глицерина — 40 г, воды дистиллированной — 20 мл

Масло машинное — для смазывания приборов и точки бритв

Раствор йода в водном растворе йодистого калия — реактив на крахмал, дает с ним сине-фиолетовое окрашивание. В небольшом количестве воды растворяют 0,5 г йодистого калия, затем вносят 1 г кристаллического йода и добавляют воды до 100 см³. На объект, находящийся на предметном стекле, наносят каплю реактива и накрывают покровным стеклом. Реактив действует моментально.

Серноокислый анилин — быстродействующий реактив на одревесневшую клетчатку, дает с ней желтое окрашивание. 1 г серноокислого анилина растворяют в 100 см³ воды и прибавляют к раствору 5 капель крепкой серной кислоты. Срез помещают в реактив и рассматривают под покровным стеклом. После проведения реакции на одревеснение срез из реактива можно перенести в глицерин

Соляная кислота концентрированная — применяется при проведении флороглюциновой реакции на одревеснение оболочки (см. флороглюцин)

Спирт этиловый 96° — применяется для фиксации материала и приготовления некоторых реактивов

Судан IV — краситель, применяется для обнаружения жироподобных веществ (жир, суберин, кутин). 0,1 г судана IV растворяют в 10 г 96° 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

Флороглюцин — желтоватый кристаллический порошок. Применяется в виде 0,5—1%-ного спиртового раствора. В сочетании с соляной кислотой представляет собой хороший реактив на одревесневшую оболочку, с лигнином дает малиново-красное окрашивание

Формалин — применяется для фиксации материала

Хлор—цинк—йод — реактив на чистую клетчатку, дает с ней синее или фиолетовое окрашивание в зависимости от рецепта приготовления. Рецепт по Хёнелю: в 14 см³ воды растворяют 5 г йодистого калия, затем 1 г кристаллического йода и 30 г хлористого цинка; реактив готов к употреблению через 10—14 дней. Рецепт по Новопокровскому (готовят два раствора):

- 1) 20 г хлористого цинка растворяют в 8,5 см³ воды при нагревании, затем раствор остужают;
- 2) 1,5 г кристаллического йода и 3 г йодистого калия растворяют в 60 см³ воды. Вторым раствором по каплям прибавляют в первый, встряхивают каждый раз до тех пор, пока не появится исчезающий осадок. Обычно достаточно 1,5 см³ второго раствора.

На срез наносят каплю реактива и накрывают покровным стеклом. Реактив действует очень быстро, вызывая некоторое набухание клеточных оболочек. Если реактив приготовлен по рецепту Хёнеля, оболочки принимают грязно-лиловый цвет, если по Новопокровскому — синий. Реактив следует хранить в темной посуде.

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ РУССКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ ¹

- Акация чернодревесинная 158, р. 66
Астрагал 160
- Багульник 43, 54
Бамбук 51
Банан 113
Барбарис 160, 183, р. 67
Бегония 182
Белая акация см. робиния
Белокрыльник 119
Береза 43, 46, 48, 54, 56, 108, 110,
р. 18
Бодяк 181, р. 77
Болотный кипарис 173
Борец высокий 132, 138, р. 56
Боярышник 114, 124, 160, 183, р. 50,
67
Б. черный 124
Бриофиллум 182, р. 78
Брусника 43, 54
Бузина красная 48, 109, р. 16, 38
Бук 54
Бурачок 60, р. 19
- Вейник 119
Вербейник обыкновенный 121
Вероника длиннолистная 121
Виноград 44, 183
В. культурный 105, р. 36
Вишня 183
Водяная сосенка 46, р. 14
Водяной орех 173
Вороний глаз 145
Вьюнок 44
Вяз 109
- Гвоздика 133
Г. Фишера р. 54
Георгина 173
Герань 59
Г. луговая 60, р. 19
Гладиолус 128, 155, р. 53
- Гледичия 160
Голубика 43
Гомалокладиум плоскочеточный 156,
р. 64
Горец 119
Г. восточный 125, р. 51
Г. живородящий 183
Г. змеинный 125, р. 51
Г. птичий 43, 125, р. 51
Горох 44, 161
Г. посевной 33, р. 9
Горошек 161
Груша 119, 160, р. 67
- Дазилирион 140, р. 58
Девичий виноград 161
Д. в. пятилисточковый 52, р. 17
Дерен 55, 57
Д. кроваво-красный 51
Дрема 133
Дуб 54, 109
Дудник лесной 126
- Ежа сборная 119
Ежевика 43, 183
Ель 54, 56, 111
- Желтая акация см. карагана
Жеруха лекарственная 182
Живучка ползучая 43, 181
Жимолость 51
Ж. голубая 51, р. 17
Ж. лесная 52
Ж. татарская 52
- Звездчатка 133
Земляная груша см. топинамбур
Земляника 54, 181
Зигокактус 62
- Ива 44, 54, 114, 119, 183
И. козья 124

¹ Полужирным набраны номера страниц, на которых находятся описания тканей, органов или всего растения; р. — рисунок.

- Иглица понтийская 156, р. 65
 Инжир 58
 Ирис германский 129, 167, р. 70
- Калина** гордовина 45, 50, р. 16
Калистегиа заборная 78, р. 25
Камелия японская 133, р. 55
Капуста кочанная 133
Карагана 160
Картофель 136, 149, р. 56
Кирказон крупнолистный 83, р. 27
Кислица 119
Клевер 43, 114, 119
К. луговой 54, 124
К. ползучий 181
Клен 54, 119
К. платановидный 32, р. 9
Клюква 43
Коллеция 160
Колокольчик круглолистный 54, 123, р. 49
Конский каштан 55
Коровяк 59, 60, р. 19
Костенец живородящий 183
Костер безостый 125, р. 52
Костяника 181
Крапива 59, р. 19
Крапива двудомная 60
Красавка белладонна 80, р. 26
Крушина 45
К. ломкая 51
Крыжовник 58
Кукуруза обыкновенная 86, 130, р. 29, 54
Купена лекарственная 84, р. 28
- Ландыш** 119, р. 48
Л. майский 148, р. 61
Лещина 108
Лилия 155, р. 63
Линнея 43
Липа 44, 58, 119
Л. мелколистная 33, 99, 172, р. 33—35, 73
Лисохвост коленчатый 43
Лиственница 43, 54, 55, 111, р. 18
Лопух 119
Лох 60
Лук 51
Л. репчатый 153, р. 63
Лютик кашубский 123, 132, р. 54
Л. ползучий 83, 181, р. 27
- Малина** 58, 183
Манжетка 119
Манник большой 125
Маршанция 183
М. многообразная 30
Марь белая 60
Медгерия опушенная 29, р. 8
- Мимоза** стыдливая 51
Миндаль низкий 52
Мний 31, р. 8
Молодило 183
Морковь 42, 174, 175, р. 75
Мыльнянка 133
М. лекарственная 76, р. 25
Мюленбекия см. гомалокладиум плоскоцветочный
Мята 59, р. 19
Мятлик луковичный 183
- Непентенс** 161
- Облепиха** 60, р. 19
Овсяница луговая 138, р. 57
Одуванчик 43, 54
Ольха 48, 108, 119
Омела 55, 119
О. белая 57, р. 18
Осина 48, 181
Осока острая 88, р. 29
Осот 181
Очиток 182, 183
О. пурпуровый р. 54
- Панданус** 173
Персик обыкновенный 53
Петров крест 173
Пихта 54, 56
Плаун 53
П. баранец 53, 55, 183, р. 18
П. сплюснутый 55
Плющ 44, 173
Повилика 173
Подмаренник северный 133, р. 54
Подорожник 43, 54
Подснежник белоснежный 119
П. складчатый 119
Подсолнечник клубненосный см. топинамбур
Польнь 43, 180
Понцирус 160
Пшеница мягкая 165, р. 69
Пырей ползучий 146, р. 60
- Ревень** 119, 183
Редис 174
Редька 42, 174
Р. посевная 174, 176, р. 75
Репя 174
Риччия пльвущая 30
Робиния 160, 161, р. 67
Рожь 125, р. 52
Роза 58, 181
Рябчик 161
- Сабельник** 43
Саговник 119
Свекла 42, 43, р. 74

С. обыкновенная 176, p. 75
Свербига восточная 60, p. 19
Сенполия 59, 183
Сердечник зубчатый 182
С. луговой 182
С. топяной 182
Сирень 55
С. обыкновенная 50
Слива домашняя 52
Смолка 133
Смородина 108, p. 36
Снить обыкновенная 81, 126, p. 27, 52
Солерос 62
Сосна 43, 54, 56, 111, 119
С. обыкновенная 91, 93, 97, 142, 171, p. 30—32, 59, 72
Сочевичник 54, 145
Спаржа 86, 173, 182
С. Шпренгера 177, p. 76
Спорыш см. горец птичий
Стрелolist обыкновенный 123

Топинамбур 149, p. 62
Тополь 43, 47, 54, 57, 119, 181, 183, p. 15
Традесканция вирджинская 133, p. 54
Тыква обыкновенная 69, 169, p. 23, 24, 71

Тюльпанное дерево 108
Узумбарская фиалка см. сенполия

Фасоль обыкновенная 33
Фиалка 119
Фикус 119

Хмель 58
Цикламен 149
Цикорий 149

Чемерица 113, 119
Черемуха 54, 119
Черника 57
Чистяк весенний 182

Шафран 155
Шиповник 114
Ш. морщинистый 124, p. 50

Шавель 119
Щитовник 60

Элодея канадская 47

Яблоня 43, 183
Я. дикая 160
Ясень обыкновенный 108, p. 37
Ястребинка 181

АЛФАВИТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ ¹

Abies Mill. 56
Acacia melanoxylon R. Br. 158, p. 66
Acer platanoides L. 32, p. 29
Aconitum excelsum Rchb. 132, 138, p. 56
Aegopodium podagraria L. 81, 126, p. 27, 52
Allium cepa L. 153, p. 63
Alyssum 60
Amygdalus nana L. 52
Angelica sylvestris L. 126
Aristolochia durior Hill. 83, p. 27
A. macrophylla Lam. 83
Asparagus L. 86
A. sprengeri Rgl. 177, p. 76
Atrichum Beauv. 31
Atropa belladonna L. 80, p. 26

Berberis L. 161, p. 67
Beta vulgaris L. 176, p. 75
Betula L. 56, p. 18

Brassica oleracea L. 133
Bromus inermis (Leys.) Holub 125, p. 52
Bunias orientalis L. 60

Calystegia sepium (L.) R. Br. 78, p. 25
Camellia japonica L. 133, p. 55
Campanula rotundifolia L. 123, p. 49
Caragana arborescens Lam. 161
Carex acuta L. 88, p. 29
Convallaria majalis L. 148, p. 61
Cornus L. 57
C. sanguinea L. 51
Crataegus L. 160, p. 67
C. nigra Waldst. et Kit. 124
Cucurbita pepo L. 69, 169, p. 23, 24, 71

Dasilirion L. 140, p. 58

¹ Курсивом набраны синонимы; полужирным набраны номера страниц, на которых находятся описания тканей, органов или всего растения: p. — рисунок.

- Daucus sativus* (Hoffm.) Roehl. 175, p. 75
Dianthus L. 133
Dicranum Hedw. 31
Dryopteris Adans. 60
- Elaeagnus* L. 60
Elodea canadensis Michx. 47
Elytrigia repens (L.) Nevski 146, p. 60
- Festuca pratensis* Huds. 138, p. 57
Frangula alnus Mill. 51
Fraxinus excelsior L. 108, p. 37
- Galium boreale* L. 133, p. 54
Geranium pratense L. 60
Gladiolus L. 128, p. 53
Glyceria maxima (Hartm.) Holmb. 125
- Helianthus tuberosus* L. 149, p. 62
Hippophaë L. 60
Hippuris vulgaris L. 46, p. 14
Homalocladium platycladum (F. Muell.) Bailey 156, p. 64
- Iris germanica* L. 128, 167, p. 70
- Larix* Mill. 55, p. 18
Lilium L. 155, p. 63
Lonicera L. 51
L. caerulea L. 51, p. 17
L. tatarica L. 52
L. xylosteum L. 52
Lycopodium complanatum L. 55
L. selago L. 55, p. 18
- Marchantia polymorpha* L. 30
Melandrium Roehl. 133
Metzgeria pubescens (Schrank) Rad-di 29, p. 8
Mimosa pudica L. 51
Mnium Hedw. 31, p. 8
- Parthenocissus quinquefolia* (L.) Planch. 52, p. 17
Persica vulgaris Mill. 53
Picea Dietr. 56
Pinus L. 56
P. sylvestris L. 91, 93, 94, 142, 171, p. 30—32, 59, 72
- Pisum sativum* L. 33, p. 9
Polygonatum odoratum (Mill.) Druce 85, p. 28
P. officinale All. 84
Polygonum aviculare L. 125, p. 51
P. bistorta L. 125, p. 51
P. orientale L. 125, p. 51
Polytrichum Hedw. 31
Populus L. 47, p. 15
Prunus domestica L. 52
- Ranunculus cassubicus* L. 123, 132, p. 54
R. repens L. 83, p. 27
Raphanus sativus L. 176, p. 75
Rhizobium Frank 173
Ribes L. 108, p. 36
Riccia fluitans L. 30
Robinia pseudoacacia L. 161, p. 67
Rosa rugosa Thunb. 124, p. 50
Ruscus ponticus G. Woron. 156, p. 65
- Sagittaria sagittifolia* L. 125
Salicornia L. 62
Salix caprea L. 124
Sambucus racemosa L. 48, 109, p. 16, 38
Saponaria L. 133
S. officinalis L. 76, p. 25
Secale cereale L. 125, p. 52
Solanum tuberosum L. 136, p. 56
Stellaria L. 133
Syringa vulgaris L. 50
- Tilia* L. 57
T. cordata Mill. 99, 172, p. 33—35, 73
Tradescantia virginiana L. 133, p. 54
Trifolium pratense L. 124
Triticum aestivum L. 165, p. 69
- Urtica dioica* L. 60
- Vaccinium myrtillus* L. 57
Verbascum L. 60
Viburnum lantana L. 50, p. 16
Viscaria Roehl. 133
Viscum album L. 57, p. 18
Vitis vinifera L. 105, p. 36
- Zea mays* L. 86, 130, p. 28, 54
Zygocactus K. Schum. 62

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Барыкина Р. П. и др. Практикум по анатомии растений. Изд. 3. М., «Высшая школа», 1979.

Васильев А. В. и др. Ботаника. Анатомия и морфология растений. М., «Просвещение», 1978.

Воронин Н. С. Руководство к лабораторным занятиям по анатомии и морфологии растений. М., «Просвещение», 1972.

Курсанов Л. И. и др. Ботаника. М., «Просвещение», 1966.

Наумов Н. А., Козлов В. Е. Основы ботанической микротехники. М., «Советская наука», 1954.

Раздорский В. Ф. Анатомия растений. М., «Советская наука», 1949.

Серебряков И. Г. Морфология вегетативных органов высших растений. М., «Высшая школа», 1952.

Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Лист. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1956.

Федоров Ал. А., Кирпичников М. Э., Артюшенко З. Т. Атлас по описательной морфологии высших растений. Стебель и корень. М.—Л., Изд-во АН СССР, 1962.

Чижевская З. А. Практикум по общей ботанике. М., Учпедгиз, 1950.

СОДЕРЖАНИЕ

<i>От авторов</i>	3
ПРИБОРЫ И МЕТОДЫ МОРФОЛОГО-АНАТОМИЧЕСКИХ ИССЛЕДОВАНИЙ	5
Оптические приборы	5
Микротехника	17
Оформление результатов исследования	24
ОБЩИЙ ПЛАН СТРОЕНИЯ РАСТЕНИЙ	29
Строение семенных растений	31
ТКАНИ РАСТЕНИЙ	34
ПОБЕГ	41
Общее строение побега	41
Строение почек	44
Побеги древесных растений	47
Групповое расположение пазушных почек	51
Ветвление	53
Характер поверхности побега	58

СТЕБЕЛЬ	62
Общее строение стебля	62
Анатомическое строение стебля	63
Строение стеблей травянистых двудольных .	69
Строение стеблей травянистых однодольных .	84
Строение многолетних стеблей древесных растений	89
ЛИСТ	112
Общее строение листа	112
Соединение листа со стеблем	113
Прилистники	113
Листовая пластинка	114
Сложные листья	117
Жилкование листьев	117
Листосложение	118
Почкосложение, или листосмыкание	119
Листорасположение	120
Ярусные категории листьев и гетерофиллия	121
Практическая часть	123
Анатомическое строение листа	126
МЕТАМОРФОЗЫ ПОБЕГА И ЛИСТА	145
Корневище	145
Клубень	149
Луковица	153
Клубнелуковица	155
Кладодий, филлокладий, филлодий	155
Колючки	160
Усики	161
КОРЕНЬ	162
Общее строение корня	162
Первичное строение корня	167
Вторичное строение корня	169
Метаморфозы корня	173
Корнеплоды	174
Корневые шишки	177
ВЕГЕТАТИВНОЕ РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ	180
Приложение	186
Материалы и реактивы	186
Алфавитный указатель русских названий растений	187
Алфавитный указатель латинских названий растений	189
Рекомендуемая литература	191