

МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ
ОДЕСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ ІМЕНІ І. І. МЕЧНИКОВА

О. М. ПОПОВА

Анатомія рослин

КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ

для студентів заочної форми навчання
з дисципліни «ботаніка»
(НАПРЯМ 6.040102. БІОЛОГІЯ)

ОДЕСА
ОНУ
2017

УДК 581.4

П58

Рекомендовано до друку Науково-методичною радою
Одеського національного університету імені І. І. Мечникова.
Протокол № 3 від 22 червня 2017 р.

Рецензенти:

І. І. Чорней – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри ботаніки, лісового і садово-паркового господарства Чернівецького національного університету імені Юрія Федьковича;

Л. Г. Любінська – доктор біологічних наук, завідувач кафедри біології та методики її викладання Кам'янець-Подільського національного університету імені Івана Огієнка;

Г. Ф. Аркушина – кандидат біологічних наук, доцент кафедри біології та методики її викладання Кіровоградського державного педагогічного університету імені Володимира Винниченка.

Попова О. М.

П58 Анатомія рослин. Курс лекцій: для студентів
заочної форми навчання з дисципліни «Ботаніка» /
О. М. Попова. – Одеса : Одеський національний
університет імені І. І. Мечникова, 2017. – 110 с.

ISBN 978-617-689-228-1

В курсі лекцій коротко розглядаються основні питання анатомії рослин: деякі закономірності будови клітин, рослинних тканин та вегетативних органів рослин. Наявність близько 80 рисунків допомагає ефективному засвоєнню матеріалу. Наведено покажчик основних термінів.

УДК 581.4

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА.....	5
ВСТУП.....	6
Розділ 1. КЛІТИНА.....	7
Будова рослинної клітини.....	7
Пластиди.....	9
Продукти життєдіяльності протопласта	14
Запасні поживні речовини.....	14
Вакуоля.....	18
Плазмоліз.....	18
Склад клітинного соку.....	20
Функції вакуолей.....	24
Клітинна оболонка.....	25
Хімічний склад клітинної оболонки.....	26
Структура клітинної оболонки.....	28
Пори.....	30
Фізико-хімічні видозміни клітинної оболонки.....	31
Мацерація та утворення міжклітинників.....	34
Питання для самоконтролю до розділу 1.....	36
Розділ 2. ТКАНИНИ.....	37
Класифікація рослинних тканин та системи тканин.....	37
Твірні тканини (меристеми).....	38
Класифікація меристем за розташуванням на рослині.....	38
Класифікація меристем за походженням в онтогенезі.....	39
Покривні тканини.....	40
Епідерма.....	40
Перидерма.....	44
Кірка.....	45
Механічні тканини.....	46
Асиміляційні тканини.....	48
Поглинаючі тканини.....	50
Запасаючі тканини.....	52
Провідні тканини.....	54

Провідні (судинно-волокнисті) пучки (СВП)	58
Видільні тканини	60
Зовнішні видільні тканини	61
Внутрішні видільні тканини	62
Тканини провітрювання	65
Питання для самоконтролю до розділу 2	67
Розділ 3. ВЕГЕТАТИВНІ ОРГАНИ	68
Анатомічна будова кореня	68
Будова кінчика кореня	68
Первинна будова кореня	70
Вторинна будова кореня	74
Анатомічна будова стебла	77
Первинна будова стебла однодольних рослин (<i>кукурудза</i>)	81
Вторинна непучкова будова стебла трав'янистої рослини (<i>льон</i>)	83
Вторинна непучкова будова стебла деревних рослин (<i>липа, сосна</i>)	84
Вторинна пучкова будова стебла трав'янистої рослини (<i>гарбуз, хвилівник</i>) ...	87
Вторинна проміжна будова стебла трав'янистої рослини (<i>соняшник</i>)	89
Анатомічна будова листка	92
Листопад	97
Питання для самоконтролю до розділу 3	99
Список рекомендованої літератури	100
Основна література	100
Додаткова література	100
Показчик термінів	102

Передмова

Даний конспект лекцій присвячений основним питанням анатомії рослин, яка є частиною дисципліни Ботаніка. За основу наведених нижче матеріалів взято навчальний посібник “Анатомія рослин: рослинна клітина, тканини, вегетативні органи” Л. О. Красільникової та Ю. О. Садовниченко, виданий Харківським національним університетом у 2004 (російською мовою) та 2007 році (українською мовою), як найновіші видання, широко доступні у мережі Інтернет та наявні у бібліотеці ОНУ імені І. І. Мечникова. Наявність підручника на двох мовах дасть можливість подолати певні мовні термінологічні труднощі, якщо такі у студентів виникнуть. Після засвоєння матеріалу даного конспекту слід звернутися до вказаного посібника.

Курс анатомії рослин поділяється на три частини: будова клітини, будова тканин (гістологія) та будова вегетативних органів. Анатомія деяких генеративних структур традиційно розглядається у подальшому в курсі морфології рослин.

Враховуючи, що структура та функції клітин детально вивчаються у курсі загальної цитології, який студентам читається раніше, ніж курс ботаніки, розгляд будови клітин ми обмежуємо тими структурами, що характерні лише для рослинної клітини. З компонентів протопласта – це пластиди, з продуктів діяльності протопласта – клітинна оболонка, вакуоль та включення. Ці структури добре видно у світловий мікроскоп.

Знання гістології, а саме внутрішньої будови тканин, форми клітин важливе для того, щоб можна було визначати тканини, що входять до складу інших рослин, які студентами не вивчаються. Тому курс лекцій містить значну кількість рисунків. Студенти повинні знати морфологічні особливості різних тканин і вміти їх впізнавати на рисунках та препаратах.

Наведені рисунки також лежать в основі тестів з анатомії рослин, що входять до домашньої та залікової контрольних робіт. Після кожного розділу наведені питання для самостійного контролю.

Вступ

Ботаніка – це наука, яка вивчає будову, функціонування, розвиток, різноманітність, еволюцію рослин.

Анатомія рослин розглядає внутрішню будову рослин, на відміну від морфології рослин, яка вивчає зовнішню будову рослин.

Анатомія рослин вивчає внутрішню будову рослин, клітин, тканин і вегетативних органів (стебел, коренів і листя), їх закономірності, зв'язок внутрішніх структур з їх функціями, формування елементів внутрішньої будови в онтогенезі і в процесі еволюції рослин, вплив на них факторів зовнішнього середовища.

Анатомія рослин розглядає три наступні рівня організації живого.

1. Будову рослинних **клітин** (клітинний рівень).
2. Будову рослинних **тканин** (тканинний рівень).
3. Будову **органів** рослин (організмений рівень).

Для чого необхідно вивчати анатомію рослин у курсі ботаніки?

Анатомія потрібна для вивчення систематики рослин, тому що деякі рослини не можна визначити лише за зовнішніми (морфологічними) ознаками.

Фізіологія і біохімія рослин спираються на знання анатомії, оскільки всі життєві процеси здійснюються в певних структурах – органелах, клітинах, тканинах.

Яке практичне значення анатомії рослин?

Знання анатомії рослин, в першу чергу особливостей механічних тканин, використовують в будівництві, архітектурі.

До анатомії рослин звертаються в археології, при проведенні судових експертиз, для оцінки якості та достовірності рослинної сировини і т. д.

Особливо важливе значення анатомія рослин має тоді, коли за невеличким фрагментом рослини необхідно визначити її біологічний вид.

Розділ 1. КЛІТИНА

Будова рослинної клітини

Доросла рослинна клітина звичайно складається з трьох частин: 1) **протопласта** – живого вмісту клітини; 2) **вакуолі** – порожнини, що займає центральну частину клітини і заповнена рідким клітинним соком; 3) щільної еластичної **оболонки**, що оточує клітину ззовні.

Основні відмінності рослинної клітини від тваринної наступні:

- рослинні клітини завжди оточені міцною твердою оболонкою, яка захищає їх від несприятливих впливів зовнішнього середовища, надає їм форму і міцність;

- рослинні клітини характеризуються розвиненою системою вакуоль з клітинним соком. Вакуолі забезпечують осмотичні властивості клітини – тургор і надходження в них води;

- рослинні клітини пов'язані між собою цитоплазматичними тяжами – **плазмодесмами**, які проходять крізь тверду клітинну оболонку і об'єднують клітини рослинного організму в єдину систему;

- в багатьох рослинних клітинах відкладаються запасні поживні речовини в різних формах, цьому сприяє переважання в автотрофних рослин процесів синтезу над розпадом;

- в рослинних клітинах присутні особливі органели – пластиди, яких немає у тварин. У найбільш важливих пластидах – хлоропластах – здійснюється фотосинтез – процес, який принципово відрізняє рослинні організми від тваринних.

Отже, в рослинних клітинах, на відміну від тваринних, присутні клітинна оболонка, вакуоля і пластиди (рис. 1), а також і деякі інші структури (рис. 2).

Рослинні клітини за формою дуже різноманітні, але їх ділять на дві групи: паренхімні і прозенхімні (рис. 3). Паренхімні клітини мають приблизно однакові розміри у всіх напрямках, а прозенхімні – сильно витягнуті в довжину.

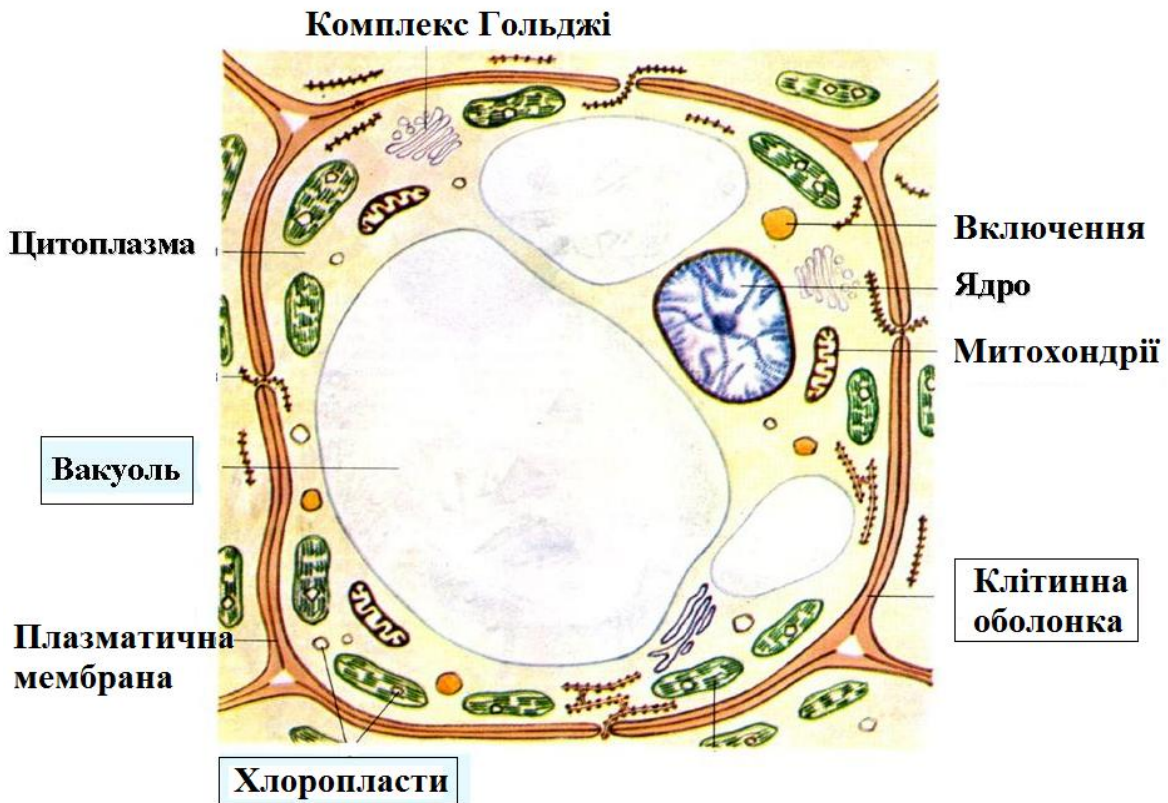


Рис. 1. Будова рослинної клітини (схема)
 (у рамку взяті структури, присутні лише у рослинних клітин)

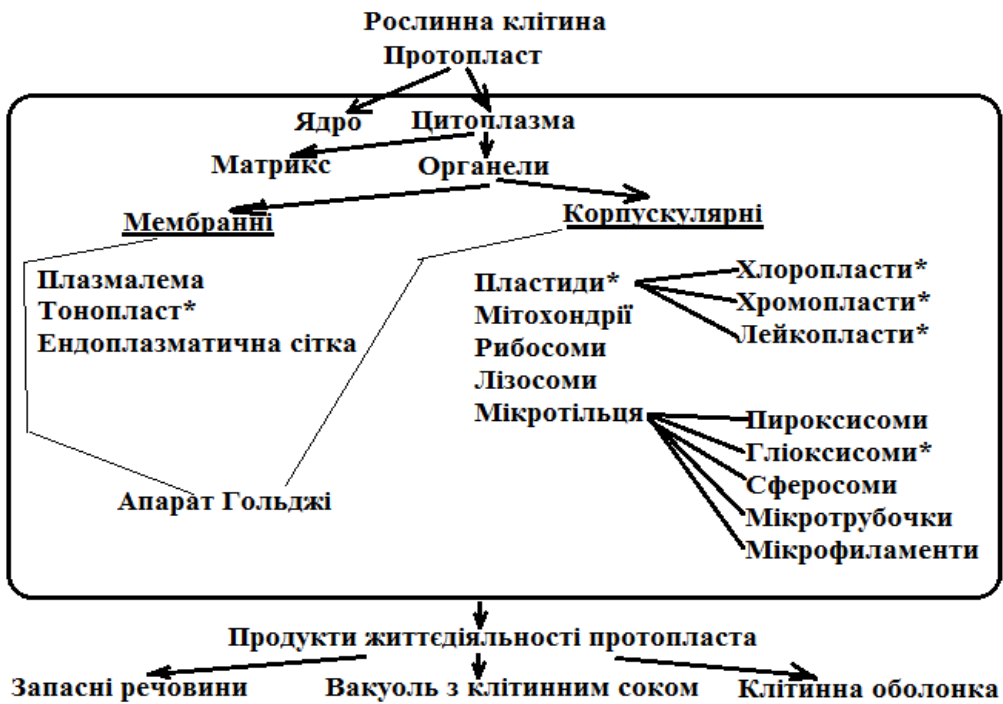


Рис. 2. Перелік клітинних структур
 (присутні лише у рослин позначені зірочкою)

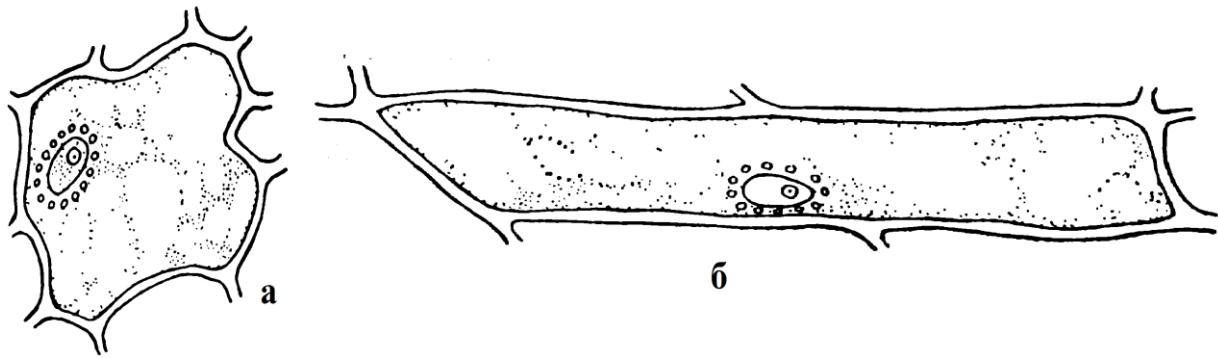


Рис. 3. Форма клітин

а – паренхімна клітина; б – прозенхімна клітина

Будова клітини та її окремих органел детально вивчається в курсі загальної цитології, тому тут ми їх не розглядаємо. З органел ми приділимо увагу лише пластидам, які є характерними структурами рослинних клітин і добре помітні у світловий мікроскоп, а також продуктам життєдіяльності протопласта рослинної клітини.

Пластиди

Пластиди – це корпускулярні органели, присутні в клітинах всіх органів рослин: в стеблах, коренях, листках, квітках. В залежності від забарвлення вони розподіляються на три групи: хлоропласти – зелені пластиди; хромопласти – жовті, оранжеві або червоні; лейкопласти – безбарвні пластиди.

Звичайно в клітці зустрічаються пластиди тільки одного типу. Всі пластиди мають подібну загальну будову. За формою вони найчастіше округлі, овальні, дископодібні. Зовні їх оточує оболонка з двох ліпопротеїнових мембран. Всередині знаходиться основна речовина – матрикс, який в пластидах називають стромою.

Хлоропласти – найбільш вивчені пластиди, вони мають найбільше значення. Завдяки їм рослини мають зелене забарвлення, а людина і тварини – їжу і кисень для дихання. Будова хлоропласта показана на рис. 4.

Хлоропласти зустрічаються майже у всіх клітинах надземних органів рослин, куди проникає світло. Вони відсутні, як правило, в клітинах коренів. Хлоропласти мають округлу форму. Всередині вони

містять два види зелених пігментів: хлорофіл *a* і хлорофіл *b*. Завдяки хлорофілу хлоропласти виконують свою основну функцію – фотосинтез (процес затримання сонячної енергії з космосу та перетворення її в енергію хімічних зв'язків).

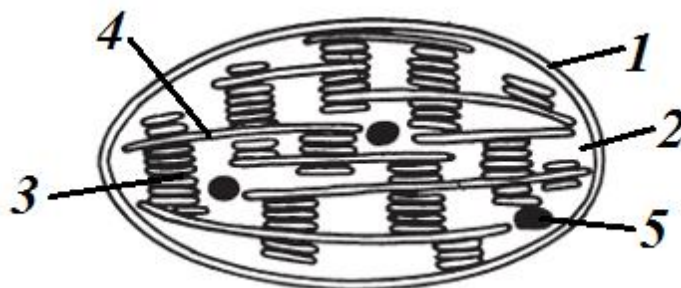


Рис. 4. Схема будови хлоропласта

1 – оболонка; 2 – строма; 3 – грани; 4 – міжгранні тилакоїди; 5 – крохмальне зерно

Крім хлорофілу, в хлоропластах містяться ще жовто-оранжево-червоні пігменти – каротиноїди. Серед них відомі каротини і ксантофіли. Каротини – це ненасичені вуглеводні. Вони мають оранжево-червоний колір. Ксантофіли жовтого кольору, є похідними каротинів, що містять кисень. Звичайно хлорофіл маскує каротиноїди завдяки більш інтенсивному забарвленню, тому хлоропласти і листя мають саме зелене забарвлення. У старих листках відбувається руйнування внутрішньої структури хлоропластів. Швидше за все руйнується хлорофіл, а каротиноїди, що залишилися непошкодженими, забарвлюють листя в жовтий колір. Це добре помітно восени перед листопадом.

Хлоропласти в клітці здатні рухатися. Це може бути пасивний рух, якщо їх захоплює цитоплазма, яка сама рухається, і активне – під дією факторів зовнішнього середовища (таких, як світло, вуглекислий газ, температура і ін.).

Хлоропласти звичайно розташовуються таким чином, щоб їх освітлювало розсіяне світло. Вони уникають прямих сонячних променів, які руйнують хлорофіл. На розсіяному світлі хлоропласти розміщуються вздовж стінок, перпендикулярних головному напрямку променів. При яскравому сонячному світлі хлоропласти переміщуються до бічних стінок, паралельних напрямку прямих

променів. У темряві хлоропласти осідають на дно клітини або розташовуються по «теплим» стінкам, тобто тим, які стикаються із стінками сусідніх клітин. Під впливом вуглекислого газу хлоропласти переміщуються до клітинних стінок, що прилягають до міжклітинників (рис. 5).

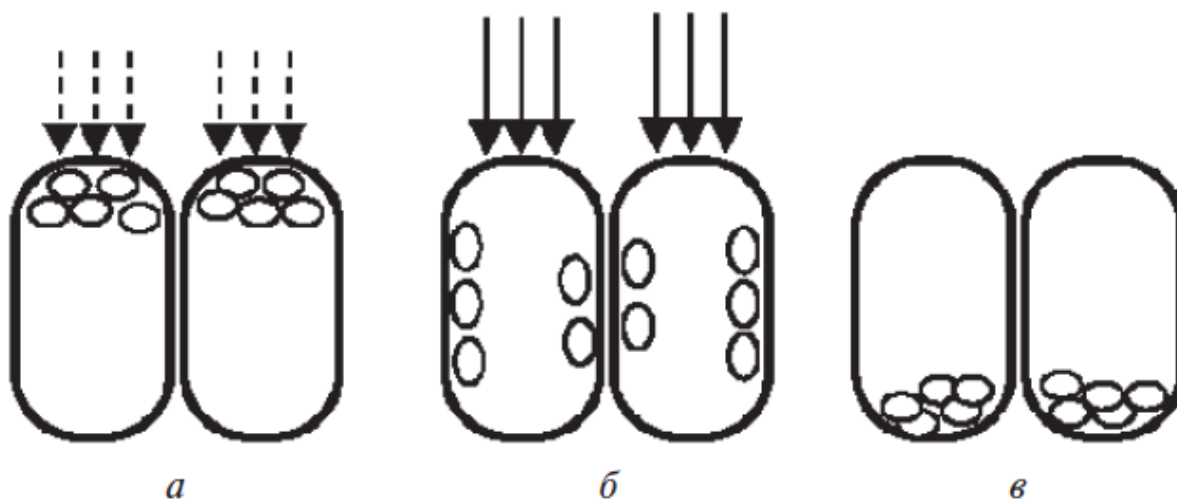


Рис. 5. Схема розміщення хлоропластів у клітині при різному освітленні

а – на розсіяному світлі, б – на прямому світлі, в – у темряві

Хромопласти – пластиди, забарвлені в жовтий, оранжевий або червоний колір, завдяки великому вмісту в них каротиноїдів. Вони зустрічаються в пелюстках квіток деяких рослин (жовтець, настурція, кульбаба і ін.), в плодах (шипшина, перець, горобина, томати, кавун), рідше – в вегетативних органах (морква, вовчок).

Хромопласти, як і хлоропласти, покриті зовні подвійною мембраною. Всередині їх заповнює строма. За формою хромопласти ділять на кілька типів. На рис. 6 наведені три основні типи.

У більшості хромопластів, які забарвлюють пелюстки квіток, каротиноїди накопичуються в ліпідних глобулах – пластоглобулах. Цей тип хромопластів називають **глобулярним**. У них також зустрічаються невеликі грани і окремі тилакоїди.

Трубчастий тип хромопластів має в стромі нитки або трубочки діаметром 15-80 нм, що містять каротиноїди. Одночасно в цих пластидах присутні і пластоглобули. Трубчасті хромопласти можна виявити, наприклад, в плодах стручкового перцю.

Кристалічний тип хромопластів містить в основному каротини, які викристалізуються в стромі, розтягуючи її. При цьому форма пластиди визначається формою кристалів – одного або декількох – і стає часто незграбною або голкоподібною (томати, морква) (рис. 6).

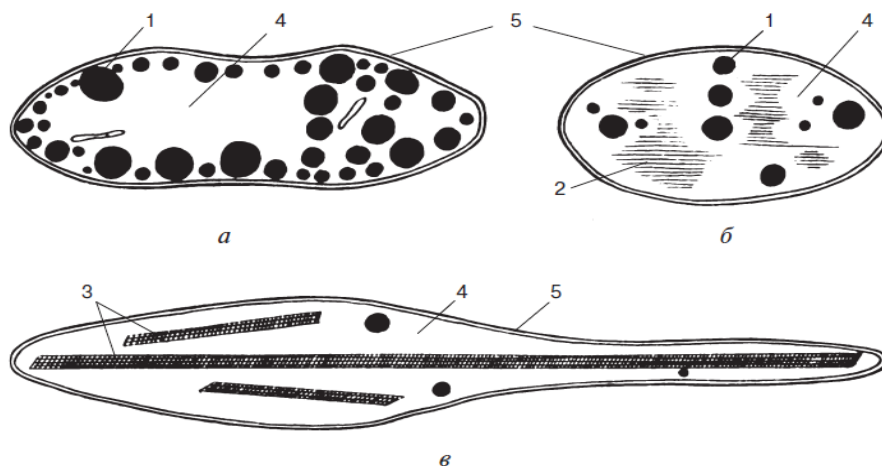


Рис. 6. Типи хромопластів

а – глобулярний; б – трубчастий; в – кристалічний; 1 – глобули; 2 – трубочки або нитки; 3 – кристали каротину; 4 – строма; 5 – оболонка

Функція хромопластів ще остаточно не з'ясована. Відомо, що вона пов'язана з забарвленням квіток і плодів, що приваблює комах-запилювачів і сприяє поширенню насіння.

Лейкопласти – дрібні безбарвні пластиди. Звичайно вони містяться в клітинах тканин, на які не потрапляє світло (сім'ядолі, ендосперм насіння, кореневища, бульби, корені), рідше – в тканинах на світлі (епідерма). Форма лейкопластів різноманітна – куляста, яйцеподібна, веретеноподібна, паличкоподібна. Іноді вони розташовуються в клітці групами, в деяких клітинах збираються навколо ядра.

Оболонка з двох мембран оточує строму лейкопластів, в якій зустрічаються поодинокі тилакоїди, трубочки і пухирці (рис. 7).

Основна функція лейкопластів – накопичення запасних поживних речовин, які утворюються в них з асимілятів, що притікають в органи, у яких запасуються. Залежно від типу запасних речовин, які відкладаються в безбарвних пластидах, їх ділять на амілопласти, протеїнопласти і олеопласти.

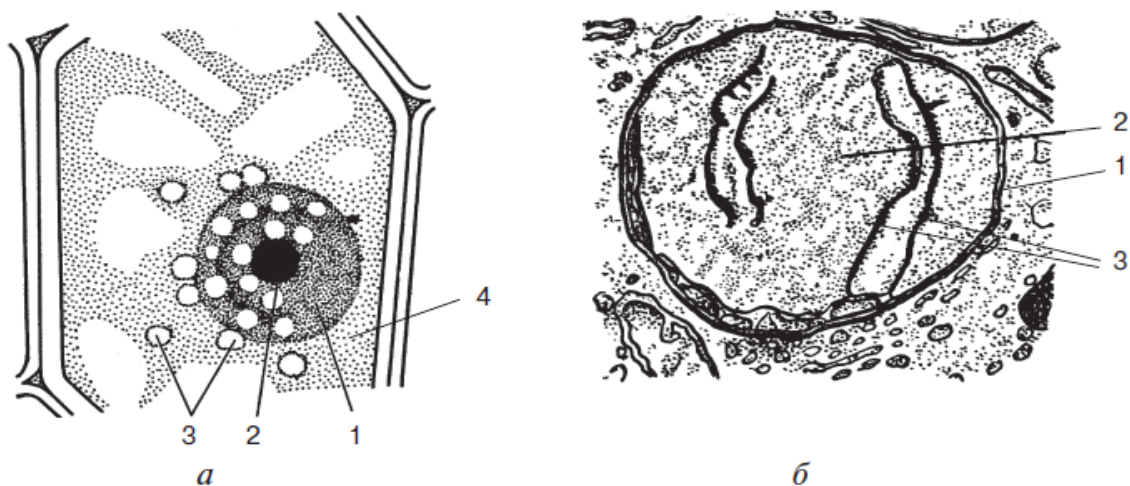


Рис. 7. Лейкопласти традесканції

а – клітина епідерми: 1 – ядро; 2 – ядерце; 3 – лейкопласти; 4 – цитоплазма; б – внутрішня будова лейкопласта: 1 – оболонка; 2 – строма; 3 – ламели

Амілопласти – найбільш поширені лейкопласти, всередині яких накопичується запасний крохмаль у вигляді зерен. У амілопластах може утворюватися одне (бульби картоплі, ендосперм пшениці) або багато крохмальних зерен (ендосперм рису, гречки). Крохмальні зерна займають майже весь обсяг амілопласту, відтісняючи строми. Зазвичай одне або кілька крохмальних зерен покриті тонким шаром строми і подвійною мембраною.

Протеїнопласти містять в стромі запасний білок у вигляді кристалів або аморфної маси. Лейкопласти такого типу зустрічаються рідко (кореневі бульби орхідей).

Олеопласти зустрічаються ще рідше. В їх стромі накопичуються жири (олії) у вигляді крапельок або пластоглобул (однодольні). У кореневищах деяких видів півників в лейкопластах в різні пори року може накопичуватися крохмаль або олія.

Одні види пластид можуть перетворюватися в інші. На рис. 8 показана схема таких перетворень. Тонкими стрілками показані перетворення, які зустрічаються рідко.



Рис. 8. Схема перетворень пластид

Продукти життєдіяльності протопласта

Продуктами життєдіяльності протопласта є запасні поживні речовини, вакуоля з клітинним соком, клітинна оболонка. Наймолодші клітини, які щойно утворилися, цих утворень не мають, в онтогенезі клітини ці структури з'являються пізніше.

Запасні поживні речовини

У зв'язку з тим, що у рослин асиміляція (синтез органічних речовин) переважає над дисиміляцією (їх розпадом), рослини здатні відкладати в запас велику кількість різноманітних поживних речовин, які вони потім використовують в процесі росту і розвитку, наприклад, при проростанні насіння, розпусканні бруньок навесні. Відклади поживних речовин називають ще **включеннями**. Багато їх накопичується в насінні, плодах, вегетативних органах (коренях, бульбах, кореневищах, цибулинах).

У клітинах відклади запасних речовин зустрічаються в цитоплазмі, пластидах, вакуолях, рідше в клітинній оболонці.

Основними запасними поживними речовинами рослин є вуглеводи, білки, жири (олії).

Крохмаль – основний запасний вуглевод рослин. У хлоропластах в процесі фотосинтезу утворюється асиміляційний (первинний) крохмаль. Однак він швидко гідролізується до цукрів, які відтікають до запасючих органів. Вторинний (запасний) крохмаль відкладається в амилопластах у вигляді зерен. Крохмальні зерна різноманітні за формою і розміром і є видоспецифічними. Тому, наприклад, досліджуючи під мікроскопом борошно, можна встановити, з насіння яких рослин воно виготовено, а також визначити, чи є в борошні

домішки крохмалю інших рослин.

В лейкопластах крохмаль відкладається навколо певної ділянки, яку називають **утворювальним центром**. Крохмаль відкладається концентричними шарами. У сформованому зерні видно утворювальний центр, який представляє собою щілину різної форми – округлої, витягнутої, з тріщинками, і добре помітна шаруватість (рис. 9). Остання обумовлена різними показниками заломлення окремих шарів, що, очевидно, пов'язано з їх різним хімічним складом і, перш за все, з неоднаковим вмістом води.

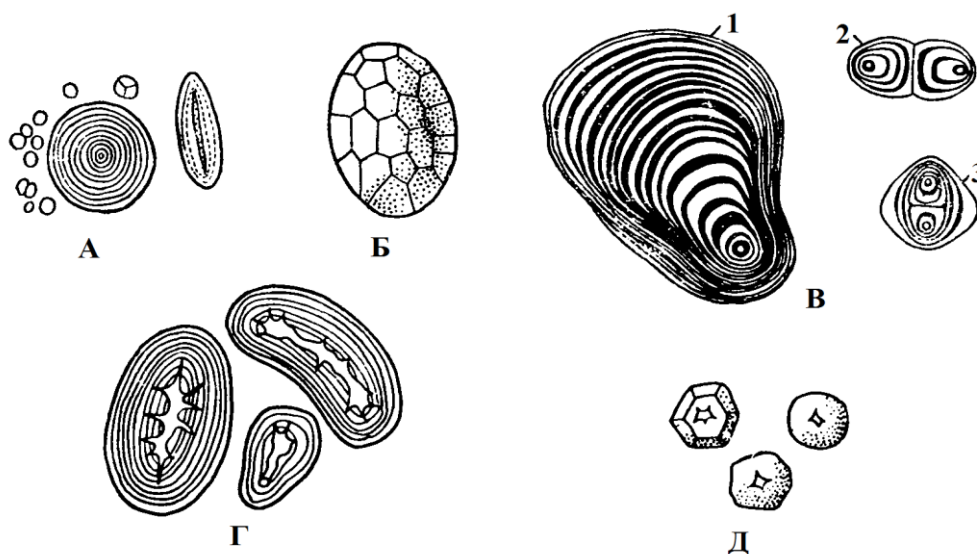


Рис. 9. Крохмальні зерна

А – пшениці (прості великі та малі, справа – вид збоку); Б – вівса (складне); В – картоплі (1 – просте, 2 – складне, 3 – напівскладне); Г – квасолі (прості з тріщинкою); Д – кукурудзи (прості з тріщинкою)

Встановлено, що крохмальні зерна мають кристалічну структуру. Вони складаються з голчастих кристалів, радіально розташованих в шарах.

Розрізняють прості, складні і напівскладні крохмальні зерна. **Просте** крохмальне зерно має один утворювальний центр. Навколо нього і формуються шари крохмалю. Звичайно такі зерна в амілопластах формуються по одному. **Складні** зерна складаються з декількох або багатьох простих зерен, тісно притиснутих один до одного, і тому часто вони мають багатогранну форму. У цьому випадку в амілопласті закладається кілька або багато утворювальних центрів. У **напівскладному** зерні, крім шарів навколо кожного

утворювального центру, є і спільні шари (рис. 9-В-3). Звичайно при накопиченні крохмалю його зерна, збільшуючись в розмірі, розтягують строму і оболонку лейкопластів так сильно, що вони утворюють навколо простого або складного зерна тонку плівку, непомітну в світловий мікроскоп.

Крохмаль – білий порошок. Він не розчиняється у воді, а при нагріванні у воді утворює дуже в'язкий колоїдний розчин – крохмальний клейстер. Крохмаль з йодом дає характерне синє забарвлення. Це типова якісна реакція на крохмаль. Крохмаль – полімер, мономерами його є залишки глюкози, яка утворюється при гідролізі крохмалю за допомогою кислоти або ферменту.

Крохмаль становить більшу частину насіння злаків, бобових, бульб картоплі (30-85%), а разом з харчовими продуктами – і більшу частину нашої їжі. З крохмалю отримують глюкозу, спирт, пластмасу, клей. Крохмаль використовують у харчовій, текстильній, парфумерній та інших галузях промисловості.

Білки. У рослинних клітинах в запас звичайно відкладаються прості білки в аморфній або кристалічній формі. Відкладення запасних білків зустрічаються в цитоплазмі. Білкові кристали мають розміри від 8 до 12 мкм і різну форму. Наприклад, в клітинах бульби картоплі зустрічаються білкові кристали кубічної форми.

Однак частіше запасні білки відкладаються у вигляді **алеїронових** (білкових) **зерен**. Вони містяться переважно в насінні. Алеїронові зерна утворюються при висиханні вакуолей, багатих розчиненими білками. Вони оточені тонкою оболонкою з підсохлого тонопласта і заповнені білковою масою. Серед них розрізняють прості і складні білкові зерна. Прості зазвичай дрібні, з однорідною аморфною білковою масою. Такі зерна характерні для насіння злаків. Наприклад, в зернівці пшениці під насінневою шкіркою знаходиться шар клітин, який називають алеїроновим шаром. Ці клітини містять велику кількість дуже дрібних простих алеїронових зерен (рис. 10).

Складні алеїронові зерна більші за розміром і мають крім аморфної білкової маси включення трьох типів – кристали білка, глободиди і кристали щавелевокислого кальцію.

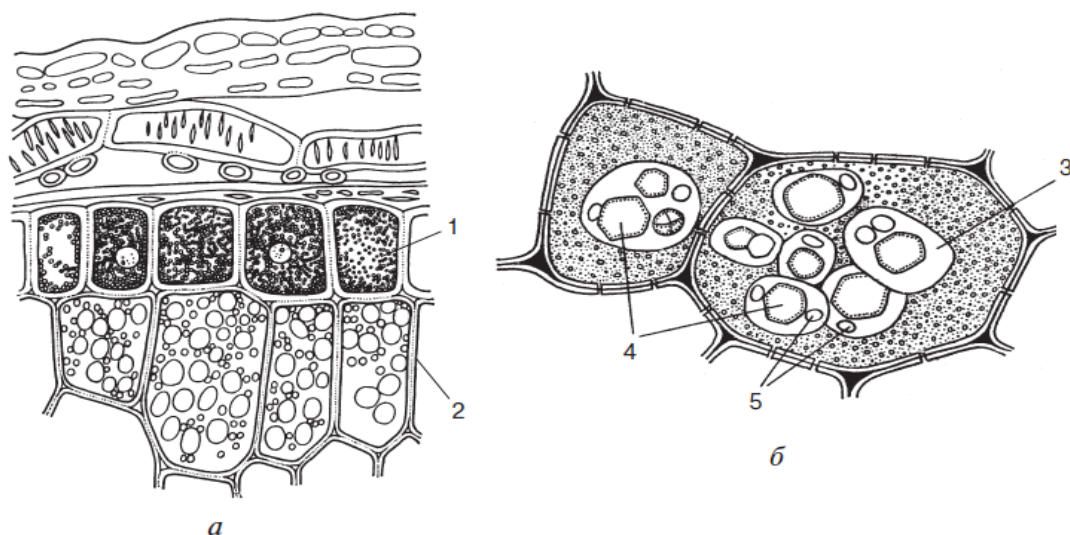


Рис. 10. Алейронові зерна

а – прості зерна в алейроновому шарі зернівки пшениці; б – складні зерна в клітинах сім'ядолей ріцини; 1 – алейроновий шар; 2 – клітини ендосперму з крохмальними зернами; 3 – аморфний білок у складному зерні; 4 – кристали білка; 5 – глобоїди

У складних зернах може перебувати один або кілька (2-10) кристалів білка. Глобоїди – це аморфні округлі утворення з речовини фітину, до складу якої входять циклічний спирт інозит, фосфор, кальцій і магній. Фітин в рослинах є запасною формою фосфору. Найчастіше в одному зерні є кілька глобоїдів. Кристали щавелевокислого кальцію зустрічаються в алейронових зернах зрідка (насіння зонтичних). Складні алейронові зерна можна спостерігати, наприклад, в насінні бобових і олійних рослин (рицина, льон). При проростанні насіння на місці алейронових зерен утворюються вакуолі, багаті на білок.

Запасні білки рослин грають дуже важливу роль в харчуванні людини. В даний час потреби людини в харчовому білку на 70-80% задовольняються за рахунок рослинних білків. Насіння зернових культур містить до 20% білка. Найбільш багате на запасний білок насіння бобових рослин – 30-35%, у сої – 40%.

Жири. Рослинні жири рідкі, тому їх називають **оліями**. У невеликій кількості вони містяться у всіх рослинних клітинах. Але найбільш багаті на олії клітини насіння, плодів, серцевини і кори стебел, кореневища. Вони накопичуються у вигляді дрібних

крапельок в цитоплазмі, в пластидах і в сферосомах. Краплі олії, на відміну від сферосом, не мають оболонки і можуть зливатися, заповнюючи в цитоплазмі простір між органелами. Більшість рослин (до 90% всіх родин) в якості запасних поживних речовин накопичують олії. Насіння багатьох рослин містить їх до 50% і більше (соняшник, гірчиця, соя, сафлор, рижик, арахіс та ін.). Олії є вигідними для рослин запасними поживними речовинами, тому що вони багатші на енергію, ніж крохмаль і білки.

Рослинні олії використовуються в їжу (соняшник, арахіс, соя, гірчиця, рижій, ріпак, волоський горіх, мигдаль, плоди маслини та ін.) і широко застосовуються в різних галузях промисловості. На основі рослинних олій виготовляють високоякісні лаки і фарби (наприклад, масло тунгового дерева). Їх використовують в якості мастил, а також застосовують в медицині (кукурудзяне, виноградне, персикове, абрикосове і ін.), парфумерній промисловості, миловарінні і т. д.

Вакуоля

Вакуоля являє собою ділянку в середині протопласта, оточену мембраною і заповнену клітинним соком. Вакуолярну мембрану називають **тонопластом**. **Клітинний сік** – це водний розчин різних органічних і мінеральних речовин. У меристематичних клітинах вакуолей, як правило, немає або вони дуже дрібні. У процесі росту і розвитку клітини дрібні вакуолі поступово зливаються в одну велику центральну вакуолю, яка характерна для дорослої рослинної клітини. При цьому протопласт відтісняється і притискається до клітинної оболонки. Обсяг центральної вакуолі звичайно перевищує обсяг протопласта і може займати до 90% об'єму клітини. У деяких клітинах, коли ядро залишається в центрі, вакуолі діляться на ділянки цитоплазматичними тяжами, що з'єднують ядерну кишеньку з пристінним шаром цитоплазми.

Плазмоліз

Відомо, що при поєднанні розчинів однієї речовини з різними концентраціями відбувається вирівнювання концентрацій за рахунок

того, що розчинені молекули від місця з високою концентрацією переходять до місця з низькою концентрацією. Але якщо між розчинами помістити напівпроникну плівку – вирівнювання концентрації буде проходити інакше. **Напівпроникненість** – це таке явище, коли одні речовини можуть проходити через плівку (наприклад, вода), а інші – не можуть (наприклад, іони солі, або високомолекулярні речовини). У випадку вирівнювання концентрацій через напівпроникнену мембрану концентрація вирівнюється за рахунок переміщення молекул не розчиненої речовини, а молекул розчину, у даному випадку – води. Це і відбувається у випадку плазмолізу – явища, яке спостерігається, коли клітину розміщують у гіпертонічному (вищому за концентрацією у клітині) розчині речовини (наприклад, 10%-ому розчині сахарози або KNO_3). Напівпроникна мембрана – тонопласт – не впускає у клітину іони солі, але випускає молекули води у навколишній розчин. Вакуоля зменшується в розмірах, цитоплазма слідує за вакуолею, відстаючи від стінок клітини спочатку в окремих місцях, а потім повністю. Зрештою в середині клітини протопласт утворює овальну грудочку. Явище відставання протопласта від клітинних стінок в результаті втрати вакуолею води в гіпертонічному розчині називається **плазмолізом**. Простір усередині клітини навколо протопласту, що стискався, заповнює розчин, який викликав плазмоліз (плазмолітік): він легко проникає через проникну клітинну оболонку.

Звичайно відходження протопласта від стінок починається по кутах клітини. В процесі плазмолізу протопласт може мати гладкі опуклі обриси. Такий плазмоліз називається **опуклим**. У клітинах з дуже в'язкою цитоплазмою відбувається **увігнутий** плазмоліз. Крайній ступінь увігнутого плазмолізу називається **судомним** (рис. 11). Якщо плазмолізовану клітину помістити в гіпотонічний розчин або воду, то відбувається **деплазмоліз**. Вода починає надходити в клітину, вакуоля збільшується, протопласт знову притискається до клітинних стінок, витісняючи плазмолітік.

Плазмоліз використовують для визначення живих і неживих клітин: він спостерігається у перших і не спостерігається у других.

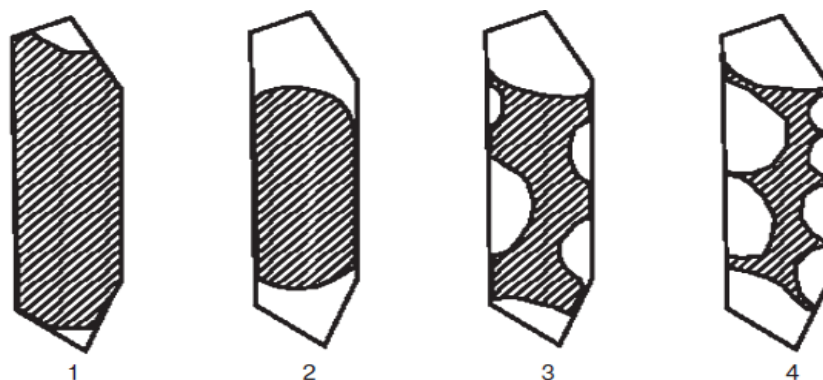


Рис. 11. Форми плазмолізу

1 – початкова стадія; 2 – випуклий; 3 – ввігнутий; 4 – судомний

Склад клітинного соку

До складу клітинного соку входять вода, органічні і неорганічні речовини. Вода є його основним компонентом (до 98%) і міститься в вакуолях всіх клітин. Склад і кількість інших речовин в клітинному соку залежить від типу клітин, тканин, виду рослин, їх фізіологічного стану і дії факторів зовнішнього середовища. Речовини у вакуолях можуть перебувати у вигляді істинних або колоїдних розчинів, емульсії, суспензії і у вигляді твердих відкладень. Клітинний сік частіше має слабокислу або нейтральну реакцію, рідко – лужну (кавун, диня).

У клітинному соку різних рослин містяться вуглеводи, білки, амінокислоти, органічні кислоти, глікозиди, дубильні речовини, алкалоїди, терпени, пігменти, мінеральні солі та ін.

Вуглеводи – цукри (моносахариди і дисахариди) і деякі розчинні полісахариди. Серед моносахаридів у вакуолях частіше зустрічаються глюкоза (виноградний цукор) і фруктоза (плодовий цукор). Ці цукри в суміші один з одним накопичуються в соку м'якоті соковитих плодів (виноград, яблуна, груша, слива персик, вишня, смородина, агрус та ін.). З дисахаридів в клітинному соку найчастіше присутня сахароза (буряковий або очеретовий цукор). На неї особливо багатий сік коренів цукрових буряків і стебел цукрового очерету (до 20-25%). З цих рослин отримують харчовий цукор в промислових масштабах. У помітній кількості сахароза міститься в стеблах цукрової кукурудзи та цукрового сорго (10-12%), в зрілих плодах кавуна, дині та ін. З

полісахаридів в клітинному соку зустрічається інουλін, що складається із залишків фруктози (бульби жоржин, топінамбура, коріння цикорію, кульбаби).

У складі клітинного соку низки рослин містяться запасні білки і амінокислоти.

Органічні кислоти звичайно містяться в клітинному соку у великій кількості у вільному стані або у вигляді солей. Саме їх присутність визначає кислу реакцію клітинного соку. Найбільш часто зустрічаються щавлева, оцтова, яблучна, винна, лимонна кислоти. Наприклад, щавлева кислота міститься в листках солянок, щавлю, ревеню; оцтова – в насінні пшениці, гороху; яблучна – в плодах малини, горобини, яблуні; винна – в плодах винограду, томатів, шовковиці; лимонна – в плодах цитрусових, лимонника. У листі махорки вміст яблучної і лимонної кислот такий великий (6-10%), що махорку використовують в якості сировини для їх отримання. У клітинному соку брусниці та журавлини міститься бензойна кислота, яка консервує ці ягоди при зберіганні (квашена брусниця).

Глікозиди – сполуки, що складаються із залишку цукру, пов'язаного з певною речовиною неуглеводної природи. Як правило, глікозиди мають гіркий смак і специфічний запах, що визначають смакові якості ряду харчових продуктів. Наприклад, гірчиця містить глікозид сінігрин, що надає їй специфічний запах і смак. Глікозид амігдалин, що має в складі неуглеводної частини синильну кислоту, характерний для насіння рослин родини розових (мигдаль, вишня, слива, абрикоси персик та ін.). Він надає кісточкам плодів розових запах гіркою мигдалю. Багато глікозидів застосовують в якості лікарських препаратів. Наприклад, є група серцевих глікозидів, яких особливо багато в рослинах наперстянки.

Дубильні речовини або **таніни** – безазотисті полімерні сполуки. Містяться в клітинному соку багатьох рослин і накопичуються в порожнині клітин після відмирання їх протопластів. Їх багато (до 20-30% і більше) в корі дерев – дуба, сосни, верби, берези, каштана, акації, евкаліпта та ін.; в листі сумаху, чаю; плодах хурми, айви, терену й ін. Дубильні речовини мають терпкі і антисептичні

властивості, чим обґрунтоване їх використання в медицині. Присутністю дубильних речовин пояснюється приємний терпкий смак ряду харчових продуктів: чаю, вина, кави та ін. Дубильні речовини використовуються для дублення шкіри. Пов'язуючи білки шкіри, вони надають їй міцності і еластичності.

Алкалоїди – гетероциклічні азотовмісні сполуки. Вони мають лужні властивості і утворюють солі з органічними кислотами, які розчиняються в клітинному соку. Алкалоїди чинять сильний фізіологічний вплив на тваринний і людський організм. У малих дозах багато з них використовуються як лікарські препарати, але у великих дозах вони є отрутами. Наприклад, морфін, кодеїн, папаверин з маку снодійного; кокаїн з листя коки; кофеїн з листя чаю, зерен кави, бобів какао; атропін з беладони, дурману, блекоти; термопсин з термопсису і ін. Деякі алкалоїди застосовують для боротьби з шкідниками сільськогосподарських рослин (нікотин з листя тютюну).

Терпени – ненасичені вуглеводні. До цієї групи сполук, що містяться в клітинному соку деяких рослин, відносяться каучук і гутта. Каучук знаходиться в клітинному соку молочних судин тропічної деревної рослини гевеї, в коренях деяких складноцвітих (кок-сагиз, тау-сагиз). Він утворює в клітинному соку суспензію з дрібних гранул. У промислових масштабах його отримують з гевеї і використовують для виготовлення гуми, а в медицині – для виготовлення пластирів і гірчичників. Гутта міститься в клітинному соку гваюли, евкомії, деяких видів бруслини. Видобувають її, в основному, з гваюли і використовують при виготовленні ізоляційного матеріалу для покриття підводних кабелів.

Як правило, клітинний сік має забарвлення, яке надають йому розчинені в ньому **пігменти**. Серед пігментів клітинного соку найчастіше зустрічаються антоціани і антохлори. Вони близькі за хімічною природою, але розрізняються за кольором.

Антоціани – найважливіші пігменти рослин, вони забарвлюють квіти, плоди, листя в блакитний, синій, рожевий, червоний, фіолетовий кольори з різними відтінками. Їх забарвлення залежить від концентрації пігменту, складу суміші пігментів, присутності в

клітинному соку іонів металів (заліза, калію, кальцію, магнію, кобальту та ін.). Антоціани змінюють забарвлення залежно від кислотності середовища. У кислому середовищі вони червоні, в лужному – сині. Однак в живих клітинах не відбувається різких коливань кислотності, тому такі зміни забарвлення спостерігають зазвичай в експерименті. Якщо до соку вишні, сливи, смородини або столового буряка додати соди, то він придбає синє забарвлення, а якщо потім влити оцту, розчин забарвиться в червоний колір. Антоціани визначають забарвлення квіток гіацинту, троянди, айстри, конюшини, незабудки, фіалки, маку та ін., плодів чорної смородини, вишні, винограду, сливи, брусниці, синіх баклажанів і ін., рідше – вегетативних органів (коріння столового буряка, листя червонокочанної капусти). Містяться антоціани і в листі багатьох рослин (клен з червоним листям), але вони не завжди помітні, оскільки маскуються хлорофілом. І тільки восени, коли руйнується хлорофіл, листя рослин червоніють.

Антохлори – це жовті пігменти. Вони менш поширені, ніж антоціани, і фарбують, головним чином, пелюстки квіток (льонок, первоцвіт) і плоди (лимони, апельсини). Біле забарвлення квіток також пов'язане з наявністю в клітинному соку речовин, близьких за хімічною природою до антоціанів і антохлорів.

Мінеральні речовини знаходяться в клітинному соку у вигляді солей або іонів – катіонів та аніонів (K^+ , Ca^{2+} , Mg^{2+} , Mn^{2+} , Cu^{2+} , Fe^{3+} , Zn^{2+} , SO_4^{2-} , Cl^- , NO_3^- , PO_4^{3-} та ін.).

Тверді відкладення в клітинному соку – це, як правило, нерозчинні солі кальцію, особливо щавелевокислого кальцію (оксалат кальцію). Він утворюється в результаті зв'язування кальцієм надлишку щавелевої кислоти, яка накопичується у вакуолі в процесі метаболізму клітини. Оксалат кальцію може відкладатися у вигляді одиночних кристалів (зовнішні луски цибулі), зростків кристалів – **друз** (листя бегонії), пачки голчастих кристалів – **рафід** (алоє) (рис. 12) або кристалічного піску (листя томатів, бузини). Найбільш часто в рослинах зустрічаються друзи. Рафіди характерні тільки для однодольних. Припускають, що кристали оксалату кальцію відіграють певну захисну роль, так як надають частинам рослин, які

їх містять, жорсткість, що перешкоджає поїданню їх тваринами. Крім того, щавелевокислий кальцій, імовірно, може залучатися до обміну речовин. Наприклад, в недозрілих плодах цитрусових, чорної смородини міститься велика кількість друз. У міру дозрівання плодів друзи поступово зникають.

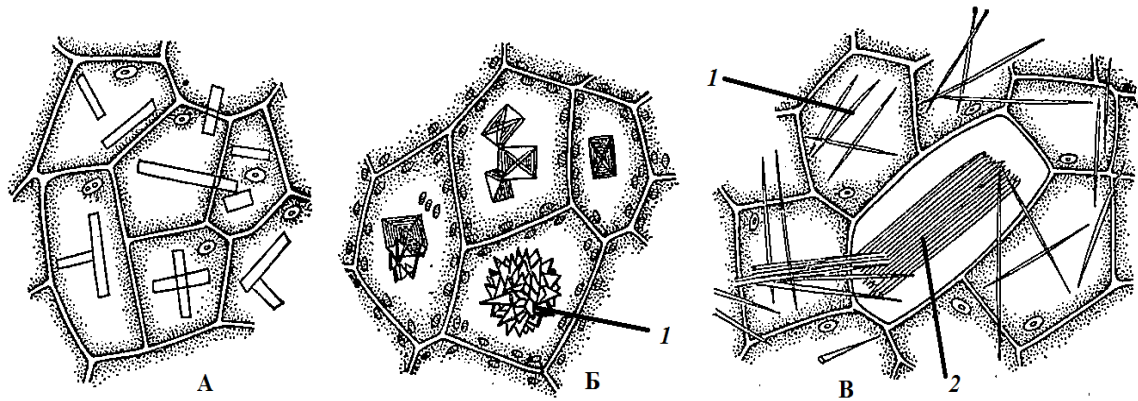


Рис. 12. Форми відкладів оксалату кальцію

А – одиночні кристали; Б – одиночні кристали і друза (1); В – рафіди (1 – окрема рафіда, 2 – пачка рафід)

У клітинному соку зустрічаються і інші тверді включення: кристали оксалату магнію (тамарикс), гіпсу (деякі водорості), аморфний осад кремнезему (злаки).

Деякі з речовин клітинного соку грають захисну роль, перешкоджаючи поїданню рослин шкідниками і зараженню їх хвороботворними мікроорганізмами (алкалоїди, глікозиди, дубильні речовини та ін.). Каучук і гутта затягують рани при пошкодженні рослин. Пігменти забарвлюють квітки і плоди, залучаючи комах-запилювачів і сприяючи поширенню насіння. Функції деяких інших речовин, що містяться в клітинному соку, ще невідомі.

Функції вакуолі

Вакуолі рослинних клітин виконують три **основні функції**.

1. **Запасна.** У вакуолях відкладаються запасні поживні речовини (вуглеводи, білки, органічні кислоти, амінокислоти та ін.) і продукти життєдіяльності клітини, функції яких різноманітні і далеко ще не з'ясовані.

2. **Осмотична.** Завдяки досить високій концентрації речовин в клітинному соку, яка визначає його осмотичний тиск:

- створюється сисна сила, що забезпечує надходження води в клітину і пересування її з клітини в клітину;
- виникає тургор, який створює опору клітинам і м'яким органам, надає їм міцності і певного положення у просторі.

3. **Лізосомна.** Гідролітичні ферменти, присутні в клітинному соку, розщеплюють полімерні речовини і структури, які вже виконали свою роль в клітці. Прості речовини (цукор, амінокислоти), що утворилися в результаті розщеплення, надходять назад в цитоплазму і знову використовуються в синтетичних реакціях процесів метаболізму.

Клітинна оболонка

Всі клітини рослинних організмів мають тверду еластичну клітинну оболонку, або клітинну стінку, яка є продуктом життєдіяльності протопласта. Наявність клітинної оболонки – суттєва ознака, яка відрізняє рослинну клітину від тваринної.

Значення клітинної оболонки для рослин дуже велике.

1. Клітинна оболонка визначає форму клітини.

2. Оболонки, особливо жорсткі і потовщені, служать механічною опорою клітинам і органам рослин.

3. Клітинна оболонка виконує різноманітні захисні функції: захищає протопласт від різних пошкоджень: механічних – шкідниками, тваринами, від проникнення патогенних мікроорганізмів, від втрати води і висихання.

4. Оболонка бере участь в осмотичних явищах в клітині, обмежуючи розтягнення протопласта і запобігаючи його розриву під дією гідростатичного тиску вакуолі.

5. Клітинна оболонка бере участь в транспорті води і розчинених в ній речовин, які проходять через клітинну стінку, перш ніж потрапити в цитоплазму або при виході з неї.

Склад і будова клітинних оболонок варіюють залежно від типу клітин та виду рослин. Змінюються вони і в процесі індивідуального

розвитку клітини.

Хімічний склад клітинної оболонки

Основними речовинами клітинної оболонки є вуглеводні (целюлоза, геміцелюлоза, пектини), білки і вода. Целюлоза – обов'язковий компонент всіх рослинних клітин. Вона утворює каркас (або остов) клітинної оболонки. Геміцелюлоза, пектини і білки складають **матрикс** оболонки, який оточує целюлозний каркас.

Целюлоза або **клітковина** – вуглеводень-полімер. Його мономерами є залишки глюкози. Целюлоза має велику молекулярну масу (до декількох мільйонів) і молекули у вигляді довгих ланцюжків. Целюлоза – дуже інертна речовина, це допомагає їй виконувати захисні функції. Вона не розчиняється в більшості відомих розчинників (кислотах, лугах, органічних розчинниках) і ледве гідролізується. Клітковина розчиняється тільки в реактиві Швейцера (розчин оксиду міді в аміаку), з якого осідає при підкисленні.

У клітинній оболонці молекули целюлози зібрані в пучки – мікрофібрили, в яких вони розташовуються паралельно одна одній. На поперечному розрізі мікрофібрили мають овальну форму. У центрі молекули клітковини (приблизно 50 молекул) розташовані строго упорядковано і утворюють кристалічну решітку. Це так зване «ядро» мікрофібрили. Навколо кристалічного «ядра» молекули целюлози (близько 100) розміщуються не дуже впорядковано і утворюють паракристалічну область. У неї проникають молекули речовин матриксу та води, кількість яких збільшується від «ядра» до периферії мікрофібрили. Молекули клітковини мають різну довжину, і лише деякі з них проходять по всій довжині мікрофібрили. Тому в мікрофібрилах є ділянки, де одні молекули закінчуються, а інші починаються. У цих місцях порушується їх кристалічна структура. Таким чином, в цілому целюлоза має напівкристалічну будову.

Мікрофібрили целюлози утворюють каркас клітинної оболонки з більшими чи меншими проміжками між ними, що залежить від концентрації целюлози (від 5-15 до 30-50% і більше).

Целюлоза знаходить широке практичне застосування. Її

використовують для виготовлення паперу, вати, тканин. Вона є сировиною для хімічної промисловості: з неї виготовляють штучні волокна, шовк, шкіру, лаки, пластмаси, вибухові речовини і ін. Клітковину гідролізують до глюкози, на якій вирощують кормові дріжджі. Крім того, гідролізу глюкозу зброджують і отримують гідролізний спирт, який використовують для виготовлення штучного каучуку.

Геміцелюлоза або напівклітковина – менш стійкий аморфний компонент клітинної оболонки. Вона входить до складу матриксу, заповнюючи проміжки між мікрофібрилами. Геміцелюлоза має невелику молекулярну масу (кілька десятків тисяч), розчиняється в лугах і легше гідролізується, ніж целюлоза.

Геміцелюлоза – це суміш вуглеводів-полімерів, мономерами яких є залишки різних моносахаридів (глюкоза, галактоза, маноза, ксилоза, арабіноза і ін.). Особливо багато геміцелюлози в оболонках молодих клітин. У клітинних стінках ендосперму насіння деяких рослин геміцелюлоза виконує роль запасних поживних речовин і використовується при проростанні насіння (люпин, пальми).

Пектини або пектинові речовини також мають вуглеводну природу. Вони є компонентом матриксу, заповнюють проміжки між мікрофібрилами, а також склеюють клітини, виконуючи роль міжклітинної речовини. Перебуваючи в колоїдному стані, пектини надають клітинній оболонці еластичності.

Пектинові речовини мають желеутворюючі властивості, на яких засновано приготування варення, джему, фруктових желе, мармеладу, карамельних начинок і ін.

Білки в клітинній оболонці складають 5-10% її ваги. Це, перш за все, структурний білок **екстенсин**, який представляє собою глікопротеїн. Крім того, в оболонці виявлені деякі білки-ферменти. Білки клітинної оболонки є компонентом її матриксу.

Вода в клітинній оболонці пов'язана в основному з матриксом, і лише невелика її частина проникає в паракристалічну область мікрофібрил целюлози. Значення води в оболонці дуже велике. Вона грає роль розчинника і забезпечує транспорт речовин через клітинну

стінку: чим більше води в оболонці, тим вище її проникненість. Вона утворює колоїдний розчин пектинових речовин. Їх перехід з золю в гель і назад залежить від вмісту води. Вода впливає на взаємодії мікрофібрил целюлози з речовинами матриксу. Змінюючи кількість водневих зв'язків між ними, вона впливає на міцність і еластичність клітинної оболонки.

Структура клітинної оболонки

У процесі поділу клітин між ними утворюється пектинова **серединна пластинка**, а потім на неї з боку кожної клітини накладається первинна оболонка. У одних тканин первинна оболонка зберігається протягом усього життя клітин (меристеми, кореневі волоски, мезофіл листа), у інших – після припинення росту клітин на первинну накладається вторинна оболонка (механічні тканини, ксилема).

Первинна і вторинна клітинні оболонки розрізняються за своїм складом і будовою.

Первинна клітинна оболонка дуже тонка – 0,1-0,5 мкм. До її складу входять целюлоза (5-15%), геміцелюлоза (до 30%), пектини (до 5%), білки (5-10%) і багато води (60-90%). У зв'язку з низьким вмістом целюлози її мікрофібрили розташовуються нещільно і пов'язані між собою молекулами матриксу. В даний час вчені пропонують кілька різних схем молекулярної структури первинної клітинної оболонки. Одна з таких схем представлена на рис. 13.

Вважається, що сітка, утворена мікрофібрилами целюлози і молекулами геміцелюлози, забезпечує міцність клітинної оболонки, а пектинові речовини – її еластичність.

Орієнтація мікрофібрил у первинній оболонці залежить від форми клітини. В оболонці паренхімних клітин мікрофібрили розташовуються безладно, а в стінках прозенхімних клітин – перпендикулярно до їх поздовжньої осі.

Первинна оболонка неоднакова за товщиною на всій своїй поверхні. Вона має тонкі ділянки, в яких мікрофібрили розташовуються особливо пухко і через які проходять плазмодесми,

що з'єднують цитоплазми сусідніх клітин. Ці ділянки називають **первинними поровими полями**. Над ними у вторинній оболонці утворюються пори.

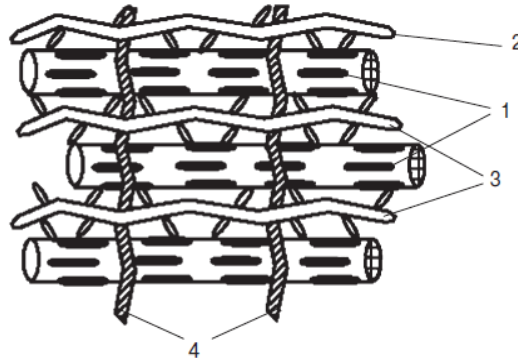


Рис. 13. Схема молекулярної організації первинної клітинної оболонки

1 – мікрофібрили целюлози; 2 – молекули геміцелюлози; 3 – молекули пектину; 4 – молекули білка

Вторинна клітинна оболонка накладається на первинну **зсередини**, зменшуючи обсяг порожнини клітини. Це звичайно відбувається після припинення її росту. Вторинна оболонка набагато товща за первинну – 1-10 мкм, більш щільна і шарувата. У її складі переважає целюлоза – від 40-50% до 90-98% – і значно менше води. Мікрофібрили целюлози укладені щільно. Матрикс складається з геміцелюлози; пектини і білки відсутні.

У вторинній оболонці виділяють три шари, які розрізняються за орієнтацією мікрофібрил. Шаруватість клітинної оболонки надає їй міцності, що забезпечує виконання опорної функції.

Формування вторинної оболонки може бути суцільним, а може спостерігатися тільки на деяких ділянках первинної клітинної стінки. Тоді говорять про **скульптурні потовщення**. Вони в основному зустрічаються в клітинах і судинах ксилеми. Це різні кільчасті, спіральні або кільчато-спіральні потовщення (рис. 40). Скульптурні потовщення не перешкоджають росту клітин: розтягнення останніх відбувається за рахунок непотовщених ділянок, в яких зберігається первинна оболонка.

У процесі поділу клітин клітинна оболонка починає формуватися в районі клітинної пластинки, потім вона утворюється на поверхні всього протопласта, накладаючись поверх оболонки материнської клітини. В результаті кожна дочірня клітина формує свою суцільну первинну оболонку. Залишки вихідної оболонки материнської клітини поступово руйнуються в міру зростання дочірніх клітин.

Клітинна оболонка росте в площині і в товщину. Зростання оболонки в площині відбувається шляхом вбудовування в цю площину нових мікрофібрил целюлози. Зростання в товщину здійснюється шляхом накладення мікрофібрил целюлози на оболонку зсередини.

Пори

Вторинна клітинна оболонка не відкладається над первинними поровими полями, в результаті чого у вторинній оболонці утворюються ділянки без потовщень, які називають **порами**. Звичайно пори утворюють пари, тобто на суміжних стінках сусідніх клітин вони розташовуються одна навпроти іншої. Пори у парі розділені плівкою, або **поровою мембраною**, яка складається з **серединної пластинки** і первинних оболонок двох сусідніх клітин (рис. 14). На зрізі пори мають вигляд каналів. За формою каналів пори ділять на прості і облямовані.

Прості пори мають циліндричний канал, діаметр його на всьому протязі приблизно однаковий. Такі пори характерні для паренхіми, механічної тканини й ін. **Облямовані пори** мають канал воронкоподібної форми. Він звужується всередину клітини в міру зростання в товщину вторинної оболонки. Тому в плані такі пори мають двоконтурні обриси (рис. 14). Облямовані пори притаманні елементам, які проводять воду (ксилема). У багатьох хвойних рослин посеред замикаючої плівки облямованих пор утворюється потовщення – **торус**.

Якщо в парі одна частина є простою, а інша – облямованою, пору називають **напівоблямованою**. Такі пари існують, наприклад, на межі елементів ксилеми і паренхіми.

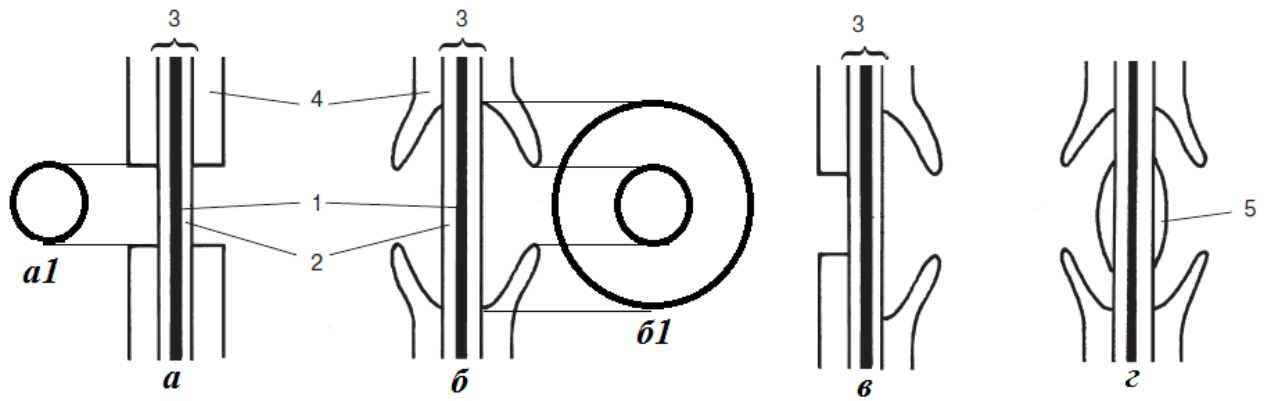


Рис. 14. Типи пор

a – проста (*a1* – в плані); *б* – облямована (*б1* – в плані); *в* – напівоблямована, *г* – облямована з торусом; 1 – серединна пластинка; 2 – первинна клітинна оболонка; 3 – замикаюча плівка пори; 4 – вторинна клітинна оболонка; 5 – торус

Через пори проходять **плазмодесми** (тяжі цитоплазми), які забезпечують транспорт води і речовин з клітини в клітину, не знижуючи міцності клітинної оболонки.

Іноді замикаюча плівка пори руйнується і утворюється наскрізний отвір – **перфорація**. На поровій мембрані може утворюватися багато дрібних перфорацій.

Фізико-хімічні видозміни клітинної оболонки

У деяких клітин оболонка залишається незмінною, целюлозною до кінця їхнього життя. Однак у багатьох тканин при диференціації клітин відбуваються хімічні зміни в складі оболонок. Останні при цьому набувають нових специфічних властивостей, інакше кажучи, відбуваються фізико-хімічні видозміни: здерев'яніння, коркування, кутинізація, мінералізація, ослизнення.

Здерев'яніння або **лігніфікація** – найбільш поширена видозміна оболонок клітин вищих рослин, які припинили ріст. Вона відбувається при інкрустації їх аморфною речовиною **лігніном**. Це складний полімер фенольної природи, дуже стійкий і важкорозчинний. Відкладаючись в клітинних стінках, лігнін витісняє з них речовини матриксу. У здерев'янілій клітинній оболонці його може міститися до 20-30%.

Здерев'яніння надає клітинній оболонці твердість і міцність, хоча значно знижує її еластичність. Лігніфіковані клітинні стінки подібні залізобетонним, де мікрофібрили целюлози грають роль металевих конструкцій, а лігнін – бетону, що залитий між ними. У зв'язку з цим здерев'яніння зіграло важливу роль в еволюції рослин, забезпечивши їм опору при виході на сушу. Лігніфікація також консервує клітинні оболонки, оскільки лігнін дуже слабо і повільно розкладається мікроорганізмами, що оберігає від руйнування деревину, в якій багато здерев'янілих елементів.

Клітини із здерев'янілими стінками втрачають живий вміст, тобто відмирають.

Здерев'янінню піддаються, перш за все, механічні тканини і провідна тканина ксилеми. Однак дерев'яніти може і багато елементів інших тканин (клітини первинної кори, серцевини). Таким чином, лігніфікація є важливим фактором, що забезпечує механічну міцність рослин.

Відомий і зворотній процес – **роздерев'яніння**, хоча він зустрічається у рослин вкрай рідко. Роздерев'яніння може бути природним і патологічним. Природне роздерев'яніння спостерігається, наприклад, в плодах груші і айви. У м'якоті недозрілих плодів містяться тверді частинки, що складаються з групи кам'янистих клітин із здерев'янілими оболонками. При дозріванні відбувається роздерев'яніння, і тверді частинки розм'якшуються. Патологічне роздерев'яніння здійснюють паразитичні гриби, розкладаючи лігнін в деревині дерев (трутовики).

Коркування відбувається при накопиченні в клітинних оболонках **суберіну** – стійкої полімерної жироподібної речовини. Він відкладається у вторинній оболонці у вигляді пластинок, які не стикаються з протопластом, а відокремлюються від нього внутрішнім целюлозним шаром. Окорковані стінки стають непроникними для води і газів, і вміст клітин відмирає. Коркуються зазвичай стінки клітин покривних тканин і клітин, що відокремлюють пошкоджені ділянки органів. Коркування захищає рослину від втрати води, а також від проникнення патогенних мікроорганізмів у внутрішні

тканини.

Кутинізація – це відкладення в клітинній оболонці жироподібної речовини **кутину**, яка за хімічною природою схожа на суберин, але ще більш стійка. Кутин звичайно відкладається на зовнішніх стінках клітин епідерми у вигляді плівки – **кутикули**. Іноді кутинові шари розташовуються також в товщі зовнішньої клітинної оболонки. Кутикула непроникна для води і газів, і тому оберігає листя і молоді стебла від зайвого випаровування. Крім того, вона перешкоджає проникненню в рослину патогенних грибів і інших мікроорганізмів. Кутикула може мати різну товщину. Особливо потужна вона на шкірці листя рослин посушливих місць.

У деяких рослин до складу кутикули і кутикулярних шарів входить віск. Крім того, він часто відкладається на поверхні кутикули у вигляді найдрібніших частинок різної форми – зерен, пластинок, паличок, трубочок, гачків і т. д., що утворюють щільний рівномірний шар – **восковий наліт**. Він добре помітний на поверхні ряду органів рослин: у вигляді сизого нальоту (плоди винограду, сливи, листя капусти) або блискучою плівки (плоди вишні, пагони троянди). Восковий наліт підсилює захисні властивості кутикули.

Мінералізація – це відкладення в клітинній оболонці мінеральних солей, які поступово витісняють речовини матриксу. Невелика кількість мінеральних речовин присутня майже в усіх клітинних стінках, і з віком вона збільшується. Найчастіше в оболонках відкладаються кремнезем (злаки, хвощі, осоки) і вуглекислий кальцій (деякі водорості, жалкі волоски кропиви). Причому солі можуть накопичуватися як всередині оболонок, так і на їх поверхні. Мінералізація підвищує твердість і жорсткість клітинної оболонки, захищаючи рослини від поїдання шкідниками і тваринами.

Ослизнення пов'язано з тим, що у низки рослин в клітинних оболонках присутні особливі слизові полісахариди. Вони здатні поглинати воду і утворювати дуже в'язкі колоїдні розчини – слизи. Такі слизові полісахариди містяться в клітинних стінках насіння (льон, люпин, жито), кореневих чохликів і волосків, листків деяких рослин посушливих місць. Слиз може виділятися крізь оболонки

клітин на поверхню органів рослин.

Функції слизу різноманітні. Ослизнення клітинних оболонок насіння сприяє закріпленню їх в ґрунті і поглинанню з неї води, полегшує вихід зародка з насіння при проростанні. Слиз, що виділяється на поверхні кореневого чохла і корневих волосків, допомагає кореню, що росте, просуватися в ґрунті, контактувати з ґрунтовими частинками, поглинати з них воду і мінеральні речовини. Ослизнення клітинних оболонок на поверхні листя захищає їх від втрати води в посушливих умовах, а також сприяє її поглинанню з повітря.

Мацерація та утворення міжклітинників

Мацерація – це роз'єднання клітин в результаті руйнування серединної пластинки. Розрізняють повну і часткову мацерацію. При повній мацерації клітини повністю відокремлюються одна від одної, а при частковій – залишаються пов'язаними на деяких ділянках, де зберігається серединна пластинка. Таким шляхом можуть утворюватися міжклітинники. Існує природна і штучна мацерація. Природна відбувається при руйнуванні пектинів ферментативним шляхом при дозріванні плодів, опадінні плодів і листя, штучна – при вимочуванні льону. В останньому випадку пектинова пластинка, що склеює волокна льону, руйнується ферментами бактерій, які розвиваються на рослинах при вимочуванні. Штучну мацерацію також можна викликати шляхом кип'ятіння рослинних тканин (варіння овочів), обробкою кислотами і лугами (виробництво паперу, виготовлення анатомічних препаратів).

Простори в тканинах між клітинами носять назви **міжклітинників**. В них здійснюється газообмін в процесах дихання і фотосинтезу, а також випаровування води. За способом утворення міжклітинники ділять на три типи: схизогенні, рексігенні і лізігенні.

Схизогенні міжклітинники утворюються внаслідок роз'єднання клітин, що спочатку щільно прилягали одна до одної. Цей процес розпочинається з виникнення невеликої порожнини в місці з'єднання первинних оболонок, міжклітинна склеююча речовина яких під дією

ферментів руйнується. Ціла система взаємопов'язаних схизогенних міжклітинників знаходиться у губчастій паренхімі листка, серед клітин сочевичок та в інших органах. Їх можна спостерігати також у корі стебла, де вони відіграють роль щілин, крізь які проходить повітря. У водяних рослин цей тип міжклітинників створює систему каналів або повітряні ходи, що мають перегородки. Ці утворення можуть перетворюватися на замкнуті порожнини, які заповнюються різними речовинами: ефірними оліями, смолами, слизом. У сосни міжклітинники заповнені смолою і утворюють смоляні ходи. Із зовнішнім повітрям вони безпосередньо не з'єднуються.

Рексігенні міжклітинники утворюються внаслідок розриву клітин, які при цьому відмирають і висихають. Пізніше такі міжклітинники збільшуються, утворюючи великі порожнини, наприклад, у міжвузлах стебла злаків, губоцвітих та інших рослин.

Лізігенні міжклітинники утворюються при розчиненні групи клітин (**лізісі**). Їх можна спостерігати у зовнішньому шарі плодів цитрусових, у листках евкаліптів, бавовника, оману, де вони утворюють секреторні вмістилища.

Міжклітинники з'єднуються один з одним і утворюють єдину систему, що пронизує рослину.

Питання для самоконтролю до розділу 1

1. Що вивчає анатомія рослин?
2. Дайте визначення клітини. Чим рослинна клітина відрізняється від тваринної?
3. Що визначає форму і розміри рослинних клітин? Які клітини називають паренхімними, а які – прозенхімними?
4. Склад рослинної клітини. Які органели відносяться до корпускулярних, а які – до мембранних?
5. Будова і функції плазмалеми і тонопласта.
6. Як можна встановити, жива клітина чи мертва?
7. Рух цитоплазми.
8. Структура та функції хлоропластів.
9. Різноманітність пластид.
10. Назвіть типи крохмальних зерен. Чим пояснюється шаруватість крохмальних зерен?
11. У чому полягає мікрохімічна реакція на крохмаль?
12. Які ви знаєте типи алейронових зерен?
13. Будова складного алейронового зерна.
14. Склад і форма відкладення речовин в рослинних клітинах.
15. Утворення і функції вакуолей.
16. Склад клітинного соку.
17. Склад клітинної оболонки і її функції.
18. Порівняйте склад і будову первинної і вторинної клітинної оболонок.
19. Як відбуваються утворення і зростання клітинної оболонки?
20. Що таке пори? Які типи пор ви знаєте?
21. Фізико-хімічні видозміни клітинної оболонки і їх значення для рослин.
22. Що таке мацерація?
23. Утворення міжклітинників.

Розділ 2. ТКАНИНИ

Групи клітин, подібних за будовою, виконуваним функціям і походженням, називаються **тканинами**.

Класифікація рослинних тканин та системи тканин

Розрізняють прості і складні тканини. До **простих** належать такі, які складаються з однорідних клітин (наприклад, коленхіма – рис. 25). До **складних** належать такі тканини, які складаються з клітин, що розрізняються за функціями і зовнішнім виглядом (наприклад, епідерміс, ксилема, флоема – рис. 19, 20, 36).

В основу сучасної класифікації рослинних тканин покладено комплекс анатомо-фізіологічних ознак – подібність у будові клітин, функціях і походженні.

Розрізняють такі типи рослинних тканин:

- | | | |
|---------------|------------------|---------------------------|
| 1. Твірні. | 4. Асиміляційні. | 7. Провідні. |
| 2. Покривні. | 5. Поглинаючі. | 8. Видільні. |
| 3. Механічні. | 6. Запасаючі. | 9. Тканини провітрювання. |

Всі тканини, крім меристематичних, відносяться до **постійних (спеціалізованих)**.

У рослинах звичайно присутні 20-30 різних тканин.

У рослині деякі тканини розташовуються разом (поруч), взаємодіють одна з одною, тягнуться по всій рослині і утворюють складний комплекс – **систему тканин**.

У рослин розрізняють, щонайменше, три системи тканин:

1) покривну, 2) провідну і 3) основних тканин.

Покривна система утворює зовнішній захисний шар рослини.

Провідна система займає центральну частину тіла рослини і проводить розчини неорганічних і органічних сполук.

Система основних тканин розташовується в рослині між покривною і провідною системами і включає основну паренхіму, механічні, асиміляційні, запасаючі та інші тканини.

Твірні тканини (меристеми)

Рослини, на відміну від тварин, ростуть необмежено довго (ростуть протягом всього життя, утворюючи нові клітини) і мають точки росту (нові клітини утворюються тільки в певних місцях). У точках росту і знаходяться меристеми, основна функція яких – створення нових клітин шляхом поділу.

Меристеми складаються з дрібних щільно зімкнутих клітин з тонкими целюлозними оболонками, які містять мало целюлози. За формою вони частіше паренхімні (округлі), рідше прозенхімні.

Меристеми класифікують: 1) за розташуванням на рослині і 2) за походженням.

Класифікація меристем за розташуванням на рослині

За розташуванням на рослині меристеми діляться на три групи: 1) верхівкові або апікальні, 2) бічні або латеральні і 3) вставні або інтеркалярні (рис. 15).

До **верхівкових або апікальних** відносяться меристематичні тканини конуса наростання стебла і кореня. Зародок в насініні цілком складається з меристематичних тканин. У процесі його росту і розвитку, при формуванні з нього дорослої рослини меристеми зберігаються на верхівках пагонів і на кінчиках коренів. Ці точки зростання називаються конусами наростання (рис. 16).

За зовнішнім виглядом всі меристематичні клітини конуса наростання подібні, але в дійсності вони різноякісні. На самій верхівці знаходяться **ініціальні клітини** або **ініціалі**. Їх основна функція – поділ. Кожна ініціальна клітина ділиться на дві дочірні. Обидві вони ростуть, досягаючи форми і розміру материнської. Одна з них залишається ініціальною, а інша після ряду поділів утворює клітини – похідні ініціалі, які на деякій відстані від конуса наростання диференціюються в клітини постійних тканин.

Таким чином, меристеми складаються з ініціальних клітин і їх похідних. Ініціалі разом з найближчими похідними складають **промеристеми**, які розташовуються у верхній частині конуса наростання.

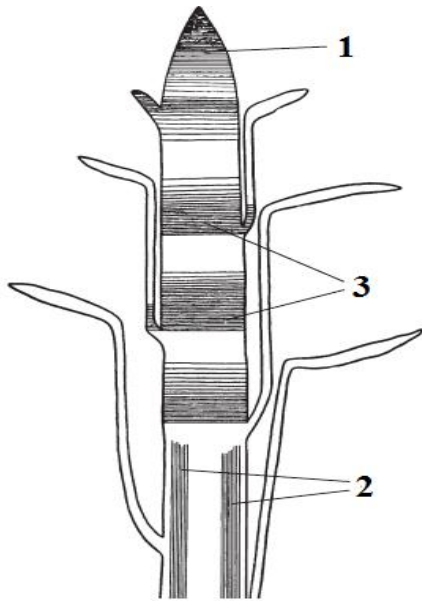


Рис. 15. Типи меристем за розташуванням на рослині
 1 – верхівкова (апикальна);
 2 – бічна (латеральна);
 3 – вставна (інтеркалярна)

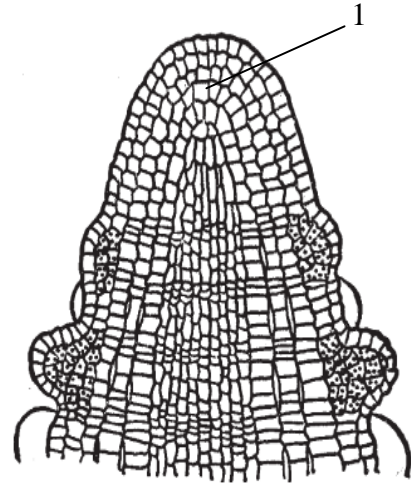


Рис. 16. Вигляд верхівкової меристеми – конуса наростання стебла
 1 – ініціальні клітини

До **бічних** або **латеральних** меристем відносяться ті, які окремими тяжами або суцільним кільцем розташовуються по колу стебла або кореня. Це **прокамбій**, **камбій**, які утворюють луб і деревину, і **корковий камбій**.

Вставні (інтеркалярні) меристеми знаходяться біля основи міжвузлів пагонів і листків (злаки, хвощі, деякі зонтичні).

Верхівкові і вставні меристеми здійснюють ріст стебла і кореня в довжину, бічні – в товщину.

Класифікація меристем за походженням в онтогенезі

За походженням в онтогенезі меристеми діляться на дві групи: первинні і вторинні.

Первинні утворюються з твірної тканини зародка (верхівкові і вставні меристеми, прокамбій).

Вторинні утворюються з первинних (прокамбію) або з постійних тканин (наприклад, паренхіми), які набувають здатності ділитися (корковий камбій, що формує пробку; камбій, який утворює луб і

деревину).

У зв'язку з цим постійні тканини ділять на дві групи. Постійні тканини, що утворилися з первинних меристем, називають **первинними**. Це, наприклад, всі тканини первинної будови стебла і кореня, всі тканини пластинки листа. Однодольні рослини, як правило, цілком складаються з первинних тканин. Постійні тканини, що утворилися з вторинних меристем, відносять до **вторинних** (вторинний луб, вторинна деревина, перидерма).

Покривні тканини

Покривні тканини знаходяться на поверхні всіх органів рослин. Основна їх функція – захисна. Вони захищають внутрішні тканини від несприятливих чинників: механічних впливів, різкої зміни температур, проникнення шкідників і патогенних мікроорганізмів, зайвого випаровування і осушення.

Крім захисної, покривні тканини виконують й інші функції – газообміну, транспірації, виділення, поглинання та ін.

Розрізняють первинну, вторинну і третинну покривні тканини.

Епідерма

Первинна покривна тканина – епідерма (епідерміс) або шкірка. Вона покриває листя, квітки, плоди, а також стебла при їх первинній будові. Шкірка, як правило, одношарова (має один шар клітин).

Епідерма – складна тканина. Її компонентами є:

1. **Основна тканина**, клітини якої утворюють велику частину її поверхні.

2. **Продихи** і пов'язані з ними побічні клітини.

3. **Трихоми** (волоски).

1. Клітини **основної тканини** щільно зімкнуті. Їх форма залежить від форми органу рослини: у округлих органів обриси клітин звивисті, у органів, витягнутих у довжину, клітини основної тканини також витягнуті (стебла, черешки, витягнуті листя) (рис. 17).

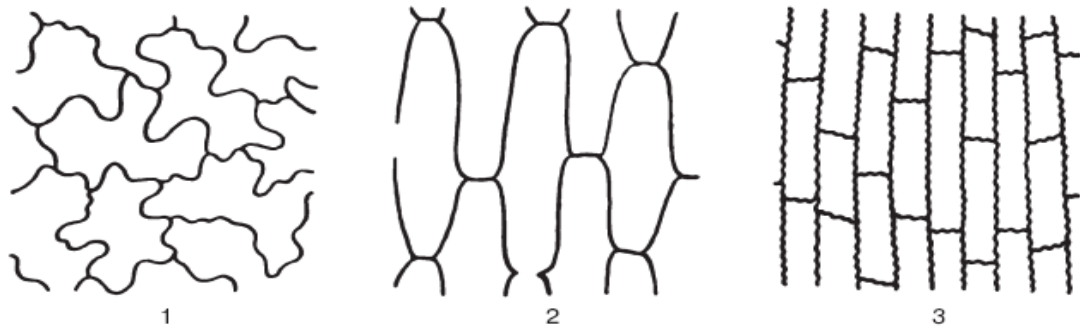


Рис. 17. Клітини основної тканини різних рослин:
1 – піону, 2 – хлорофитуму, 3 – яглиці

Бічні і внутрішня стінки клітин основної тканини епідермісу тонкі, целюлозні, а зовнішня потовщена і покрита кутикулою. Часто поверх кутикули знаходиться восковий наліт, який, як і шар кутину, зменшує випаровування води з поверхні органу і перешкоджає змочуванню його водою (рис. 18).



Рис. 18. Зовнішня частина клітин епідермісу з потовщеними стінками (1) и кутикулою (2)

Основні клітини епідерми живі, мають протопласт і велику центральну вакуоль. З пластид для них характерні лейкопласти, хлоропласти зустрічаються рідко.

2. Продихи і пов'язані з ними побічні клітини. Продих – це щілина, оточена двома замикаючими клітинами. Ці клітини мають бобовидну форму і нерівномірно потовщені целюлозні оболонки (рис. 19). Стінки, що примикають до продихової щілини, потовщені, інші – тонкі.

Через продихи відбувається газообмін між внутрішніми тканинами рослин і зовнішнім середовищем, а також випаровування води в епідермі.

На поперечному зрізі щілина між замикаючими клітинами розширюється воронкоподібно назовні і всередину органу. Ці розширення називають відповідно переднім і заднім двориками. Оболонки замикаючих клітин покриті кутикулою. На поперечному

зрізі видно її дзьобовидні виступи, що нависають ззовні над двориками (рис. 19).

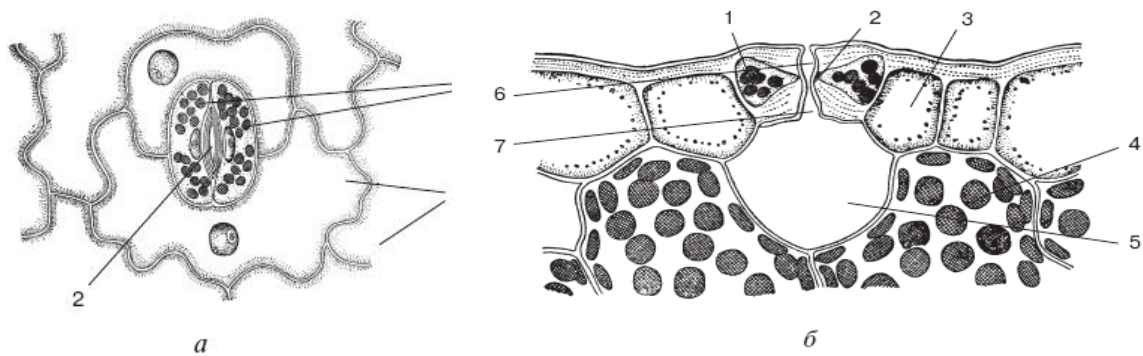


Рис. 19. Будова продиха

а – вид зверху; б – поздовжній розріз; 1 – замикаючі клітини продихів; 2 – продихова щілина; 3 – основні клітини епідерми; 4 – клітини м'якоті листа; 5 – підпродихова порожнина; 6 – передній дворик; 7 – задній дворик

Поняття про продиховий апарат. У деяких рослин поруч із замикаючими клітинами розташовані так звані побічні клітини, які відрізняються за формою від основних клітин шкірки. Вважають, що вони сприяють транспорту води в замикаючі клітини. Замикаючі і побічні клітини утворюють продиховий апарат (рис. 20).

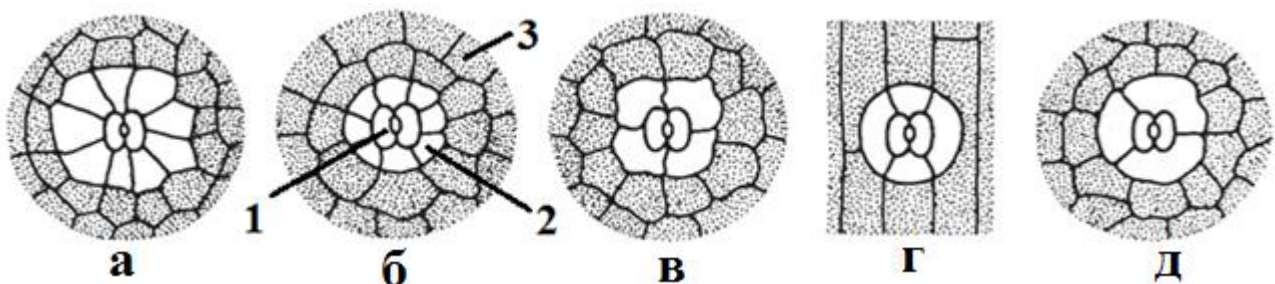


Рис. 20. Різні типи продихових апаратів

а, б – аномоцитні, в, г – тетрацитні, д – анізоцитний; 1 – продих, 2 – побічні клітини, 3 – основні клітини епідермісу

Робота продихів. Рослини здатні регулювати кількість води, яка випаровується, шляхом збільшення або зменшення розмірів продихової щілини шляхом її відкривання і закриття. Рухи продихів здійснюються осмотичним шляхом. У замикаючі клітини активно, тобто з витратою енергії, надходять з навколишніх клітин

іони калію, що веде до зростання осмотичного тиску в їх вакуолях. В результаті цього замикаючі клітини всмоктують воду, об'єм і тургор їх збільшуються: тонкі стінки розтягуються і тягнуть за собою потовщені – продихи відкриваються. Відтік іонів калію з вакуолей замикаючих клітин відбувається пасивно. При цьому падає осмотичний тиск в вакуолях, клітини втрачають воду, напруга тонких стінок зменшується, потовщені стінки зближуються – продихи закриваються. Цей процес подібний до стану надувного матрацу: коли матрац надутий слабо, він на підлозі займає більшу площу, ніж тоді, коли він сильно надутий.

Рух продихів регулюється цілою низкою чинників: світлом, забезпеченістю рослин водою, концентрацією вуглекислого газу в міжклітинниках.

3. Трихоми (волоски). У багатьох рослин клітини епідерми утворюють вирости – волоски або **трихоми**. Вони можуть мати різний вигляд: горбків, сосочків, щетинок, зірчастих лусочок, кущиків. Волоски утворюють опушеність органів рослин.

Звичайно більше волосків розвивається на нижньому боці листа. Волоски можуть бути одноклітинними і багатоклітинними. Часто вміст їх клітин відмирає, і вони заповнюються повітрям (рис. 21). Такі волоски найчастіше мають білий або сіруватий колір і, відбиваючи сонячні промені, захищають листя від перегріву і зайвого випаровування. Крім того, довгі, жорсткі, щільно розташовані волоски перешкоджають поїданню листя комахами-шкідниками, а іноді і травоядними ссавцями.

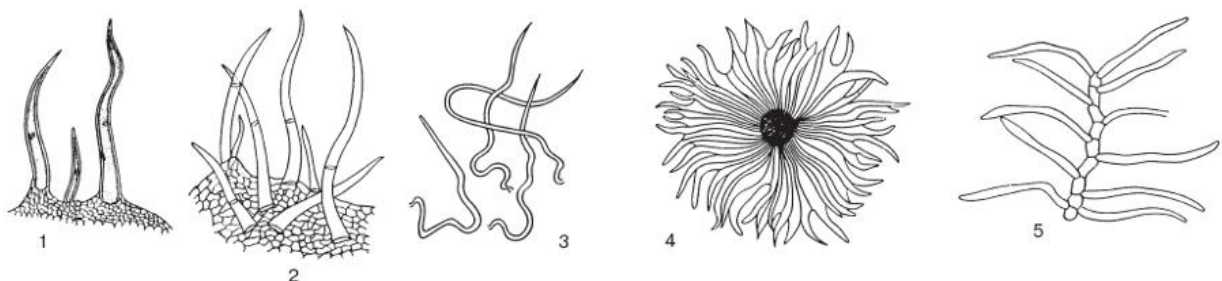


Рис. 21. Епідермальні волоски (трихоми)

1 – одноклітинний (наперстянки); 2 – двоклітинний (картоплі); 3 – одноклітинний звивистий (яблуні); 4 – багатоклітинний щитовидний (маслинки); 5 – багатоклітинний галузистий (дивини)

Перидерма

В кінці літа первинна покривна тканина пагонів деревних рослин (епідерма) замінюється на вторинну покривну тканину. Клітини шкірки стебла або живі клітини, що лежать під шкіркою, набувають здатності ділитися і перетворюються у вторинну твірну тканину – **корковий камбій** або **фелоген**. Клітини фелогену діляться паралельно поверхні органу і відкладають назовні численні шари **пробки (фелеми)**, а всередину – один-два шари живої тканини **фелодерми**. Таким чином виникає комплекс тканин – пробка, фелоген, фелодерма, який називають **перидермою** (рис. 22).

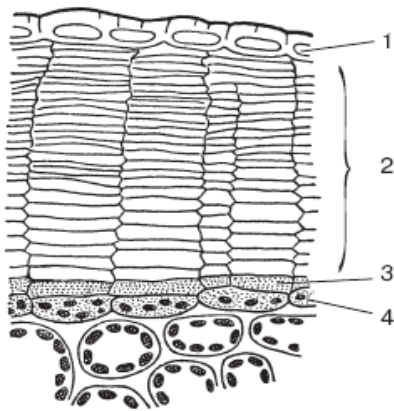


Рис. 22. Перидерма черемхи:

- 1 – залишки епідерми;
- 2 – пробка (фелема);
- 3 – фелоген (корковий камбій);
- 4 – фелодерма

Власне покривну функцію в цьому комплексі виконує пробка, а корковий камбій, що складається з одного шару клітин, постійно продукує її. Пробка складається з правильних радіальних рядів щільно зімкнутих клітин, в оболонках яких відсутні пори. Стінки клітин просочуються суберином (корковіють), стають непроникними, тому вміст їх відмирає, і вони заповнюються повітрям, що надає пробці слабкої теплопроводності.

Покрив з пробки захищає рослини від різкої зміни температури, проникнення мікроорганізмів і висихання.

Газообмін і транспірація в пробці здійснюються через **сочевички**, які приходять на зміну продихам у процесі утворення перидерми. Під продихом або під групою продихів починають ділитися клітини, утворюючи рихлу тканину з округлих тонкостінних, безхлорофільних клітин; ця рихла тканина піднімає шкірку і розриває її.

Виникає поглиблення у вигляді кратера, оточеного валиком, – сочевичка. Клітини, що заповнюють сочевички, в результаті мацерації втрачають зв'язок одна з одною, округлюються, часто корковіють, утворюючи заповнюючу або виповнюючу тканину. Через неї відбувається провітрювання внутрішніх тканин рослини (рис. 23).

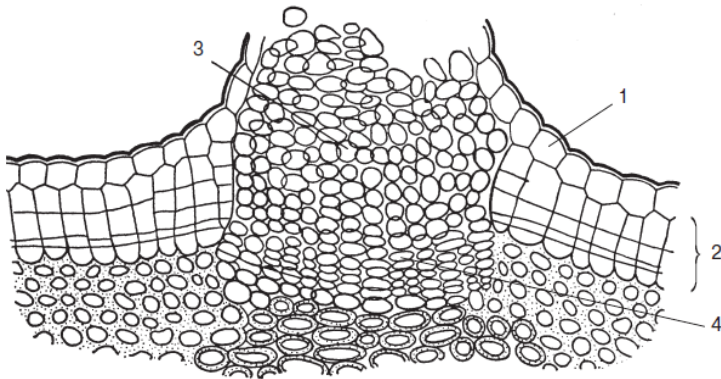


Рис. 23. Сочевичка в перидермі бузини
 1 – залишки епідерми;
 2 – перидерма;
 3 – заповнююча тканина;
 4 – фелоген сочевички, що формує замикаючий шар

Кірка

У більшості дерев з часом перидерма замінюється третинною покривною тканиною – **кіркою**. У таких рослин після утворення першої перидерми глибше за неї закладається новий корковий камбій і з'являються нові перидерми. Живі тканини між шарами перидерми, позбавлені води і поживних речовин, відмирають. Утворюється комплекс мертвих тканин, що включає кілька перидерм, який і називається кіркою або корком (рис. 24).

Перидерми можуть закладатися концентричними колами. При цьому зовнішні шари кірки під натиском зсередини тріскаються і злущуються у вигляді поздовжніх смуг. Така кірка називається **кільчастою** (виноград, кипарис, евкаліпт). Однак частіше нові перидерми закладаються не суцільним кільцем, а увігнутими дугами. При цьому зовнішні шари кірки злущуються у вигляді лусок. Це **луската кірка** (дуб, в'яз, береза, платан) (рис. 24).

Кірка служить більш надійним захистом для рослин, ніж перидерма, оберігаючи їх від перегріву і опіків у разі лісових пожеж.

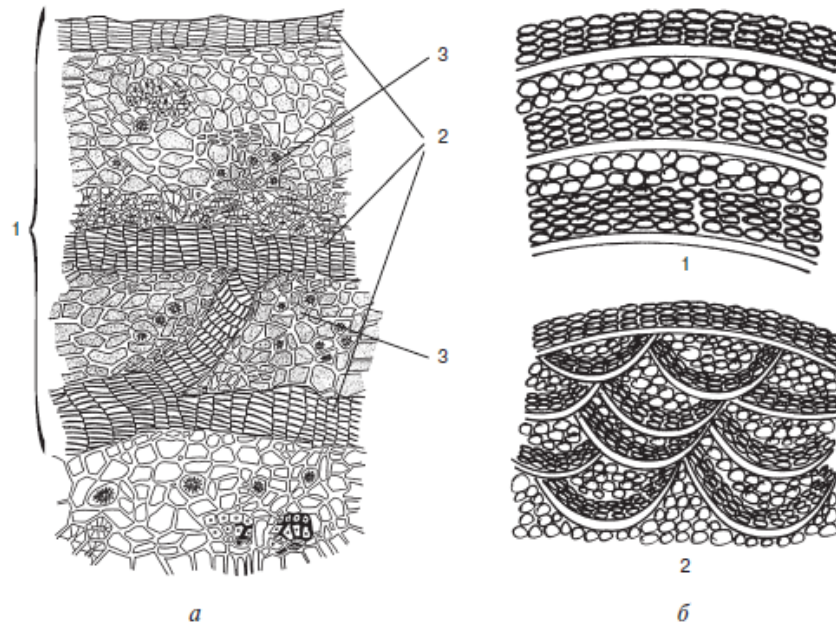


Рис. 24. Кірка

а – схема будови кірки: 1 – кірка; 2 – перидерма; 3 – мертві тканини між перидермами; б – типи кірки: 1 – кільчаста; 2 – луската

Механічні тканини

Механічні тканини виникли у рослин після їх виходу на сушу в процесі еволюції. Вони підтримують тіло рослини, надають йому форму і певне положення в просторі. Завдяки їм деякі рослини можуть досягати величезних розмірів.

Головна особливість клітин, що утворюють механічні тканини – потовщені клітинні оболонки, часто здерев'янілі.

Розрізняють два види механічних тканин – коленхіму і склеренхіму.

Коленхіма утворена живими клітинами, склеренхіма – мертвими.

Коленхіма складається з більш-менш витягнутих клітин (довжиною до 1-2 мм). Вона звичайно зустрічається у дводольних рослин в молодих органах, що активно ростуть. У однодольних рослин коленхіми, як правило, немає.

За типом потовщень клітинної оболонки виділяють три групи коленхіми: куткову, пластинчасту і пухку (рис. 25).

Стінки **куткової** коленхіми потовщені по кутах, де сходяться кілька клітин. У клітин **пластинчастої** коленхіми потовщуються

тангентальні (паралельні поверхні стебла) стінки, а у **пухкої** – стінки, що примикають до міжклітинників. Зустрічається також коленхіма змішаного типу: кутково-пластинчаста, кутково-пухка та ін.

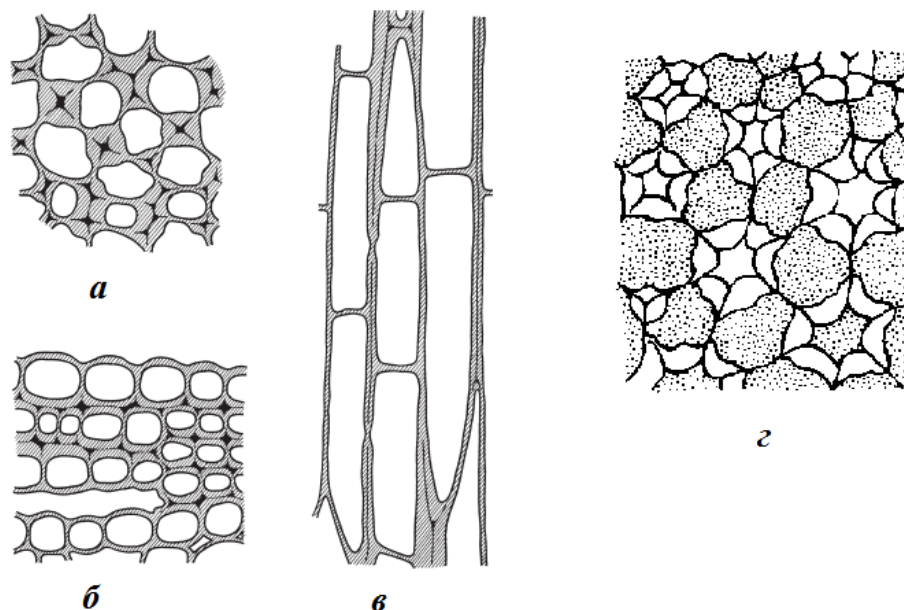


Рис. 25. Типи коленхіми

a – куткова, *б, в* – пластинчаста, *г* – пухка (*a, б, г* – поперечний, *в* – поздовжній розріз)

Склеренхіма – основна механічна тканина рослин. Вона характерна як для однодольних, так і для дводольних. Звичайно її клітини мертві, з дуже товстими здерев'янілими оболонками і простими порами. Склеренхіму ділять на дві групи: волокна і склереїди.

Склеренхімні волокна – довгі (прозенхімні) клітини з загостреними кінцями. Стінки їх здерев'янілі і сильно потовщені: діаметр внутрішньої порожнини може бути меншим, ніж товщина оболонки. Пори в них прості, щілеподібні та розташовуються під кутом до поздовжньої осі клітини. Живий вміст волокон рано відмирає, тому клітини мертві (рис. 26).

Це дуже міцна тканина. За міцністю вона наближається до сталі, але поступається їй за пружністю та пластичністю. Волокна по рослині проходять не поодинці, а пучками, в яких окремі клітини закінчуються на різних рівнях, перекриваючи одна одну, що ще більше підвищує міцність тканини.

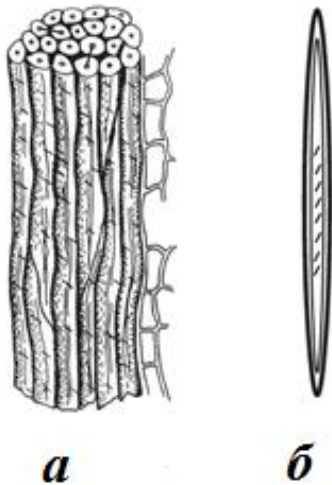


Рис. 26. Склеренхімні волокна
 а – пучок склеренхімних волокон;
 б – окреме волокно

Склереїди або **кам'янисті клітини** – частіше паренхімні, рідше витягнуті і розгалужені. Стінки їх сильно потовщені, здерев'янілі, мають прості округлі пори, канали яких можуть галузитися. Клітини мертві, їх живий вміст рано відмирає.

За формою клітин склереїди ділять на паренхімні – **брахісклереїди** – і дещо подовжені і розгалужені – **астеросклереїди**. Брахісклереїди утворюють щільну кам'янисту тканину і розташовуються групами (шкаралупа горіха, кісточка вишні). Астеросклереїди зустрічаються у вигляді **ідіобластів** (окремо розташованих клітин) – рис. 27.

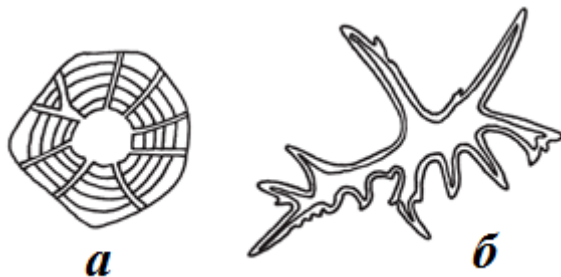


Рис. 27. Типи склереїд
 а – брахісклереїда,
 б – астеросклереїда

Асиміляційні тканини

Це тканини, які виконують функцію фотосинтезу.

Фотосинтез – процес утворення органічних сполук з неорганічних на світлі за допомогою хлорофілу, в результаті якого виділяється кисень.

Від фотосинтезу залежить життя на Землі.

Асиміляційну тканину ще називають **фотосинтезуючою** або

хлоренхімою.

Хлоренхіма представлена живими паренхімними тонкостінними клітинами, в яких присутні хлоропласти. Саме в хлоропластах відбувається фотосинтез.

Виділяють три типи хлоренхіми: стовпчасту, губчасту і складчасту. Всі вони містяться, як правило, в пластинках листків (рис. 28).

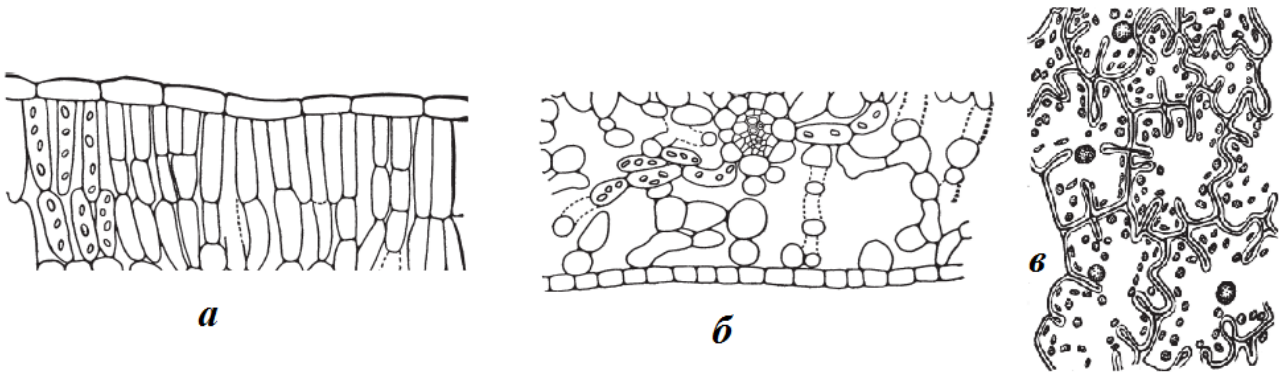


Рис. 28. Типи хлоренхіми

а – стовпчаста; 2 – губчаста; 3 – складчаста

Стовпчаста або палісадна хлоренхіма – основна фотосинтезуюча тканина в рослині. Клітини її мають циліндричну форму, щільно розміщені і розташовуються в листі перпендикулярно верхній епідермі. Звичайно вони утворюють один шар, рідше – два-три. Стовпчасті клітини містять велику кількість хлоропластів, а їх дещо витягнута форма сприяє відтоку продуктів фотосинтезу.

Губчаста або пухка хлоренхіма містить багато міжклітинників. Клітини мають округлу або лопатеву форму. Хлоропластів у них менше, ніж в клітинах стовпчастої хлоренхіми. Важливими функціями губчастої хлоренхіми, поряд з фотосинтезом, є газообмін і транспірація.

Складчаста паренхіма зустрічається, в основному, в хвої (листках) голонасінних рослин і листі деяких злаків. Оболонка її клітин утворює складки всередину, які збільшують поверхню клітинної оболонки, а значить, і пристінного шару цитоплазми, що містить хлоропласти.

Поглинаючі тканини

Це тканини, які поглинають з навколишнього середовища воду і поживні речовини, необхідні для життєдіяльності рослин. Їх ще називають **всмоктуючими** або **абсорбційними**.

До них належать такі структури:

1. Волосконосний шар кореня.
2. Ризоїди.
3. Покривна тканина повітряних коренів (веламен).
4. Спеціальні поглинаючі воду волоски в епідермі рослин.
5. Щиток – видозмінена сім'ядоля однодольних рослин.

1. **Волосконосний шар кореня** носить ще назву **ризодерми** або **епіблеми**. Він містить кореневі волоски, через які відбувається всмоктування в рослину води з розчиненими в ній мінеральними речовинами (рис. 29). Це живі клітини з тонкими целюлозними оболонками, пристінним шаром цитоплазми і великою вакуолею.

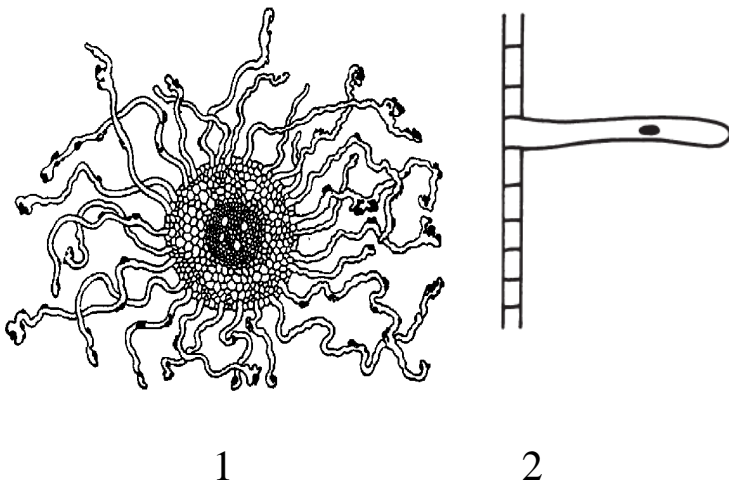


Рис. 29. Всисна зона кореня

1 – зріз через зону кореня з кореневими волосками,
2 – окремий кореневий волосок

2. До поглинаючих тканин належать і **ризоїди**. Вони розвиваються у тих рослин, в яких у процесі еволюції ще не сформувалися корені, тобто у всіх нижчих рослин, а з вищих рослин – у мохів. Ризоїди представляють собою вирости епідерми, які відділені від її клітин перегородкою. Часто ризоїди складаються з однієї тонкостінної довгої клітини із закругленою верхівкою. Іноді ризоїди галузяться (рис. 30).

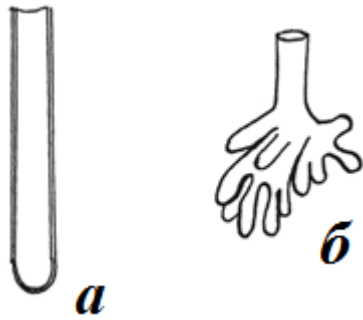


Рис. 30. Ризоїди
а – простий, б – такий, що галузиться

3. Веламен – покривна тканина повітряних коренів рослин-епіфітів, що зростають у тропічних лісах (рис. 31). Корені цих рослин знаходяться в повітрі, з якого і вбирають вологу на зразок губки. Веламен складається з декількох шарів паренхімних клітин, оболонки яких мають спіральні або сітчасті потовщення. В оболонці є наскрізні отвори, через які в клітини веламену капілярним шляхом проникає вода.

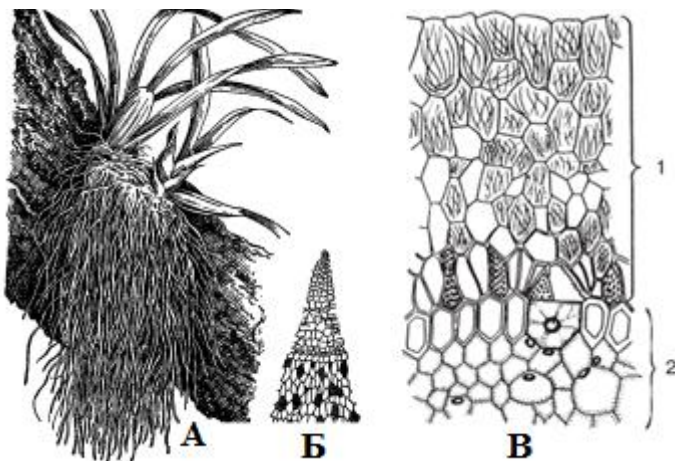


Рис. 31. Веламен у повітряних коренях епіфітів

А – загальний вид рослини з повітряними коренями,
Б – зріз кореня,
В – зовнішня частина зрізу кореня: 1 – веламен;
2 – первинна кора кореня

4. Водопоглинальні волоски епідерми. Ці волоски утворюються у рослин посушливих місць. Вони поглинають воду з повітря під час опадів, туману. Складаються з живих і мертвих клітин (рис. 32).

5. Щиток зернівки. У насініні злаків зародок відділений від ендосперму (запасу поживних речовин) сім'ядолею – щитком, який складається з одного шару живих тонкостінних клітин, витягнутих перпендикулярно ендосперму. При проростанні насініни клітини щитка функціонують як кореневі волоски, всмоктуючи в тканини зародка поживні речовини з ендосперму (рис. 33).

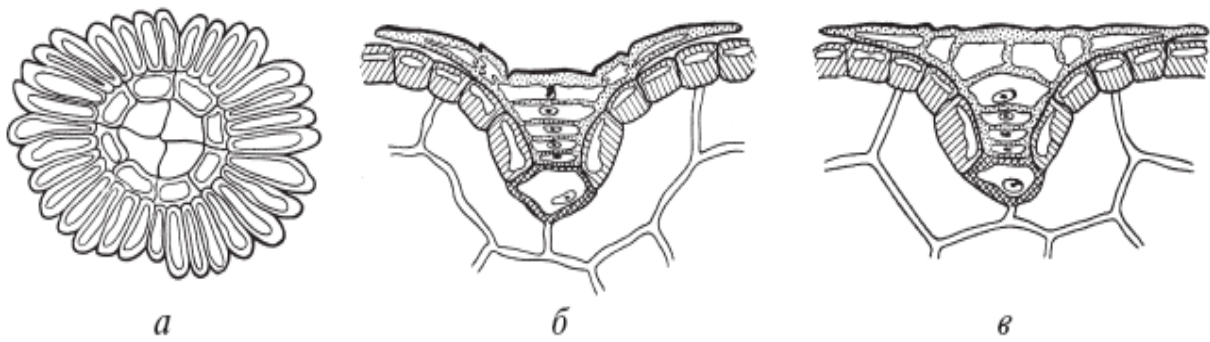


Рис. 32. Водопоглинальні волоски епідерми

а – вид зверху; б – поперечний розріз в обезводненому стані; в – поперечний розріз при заповненні клітин водою

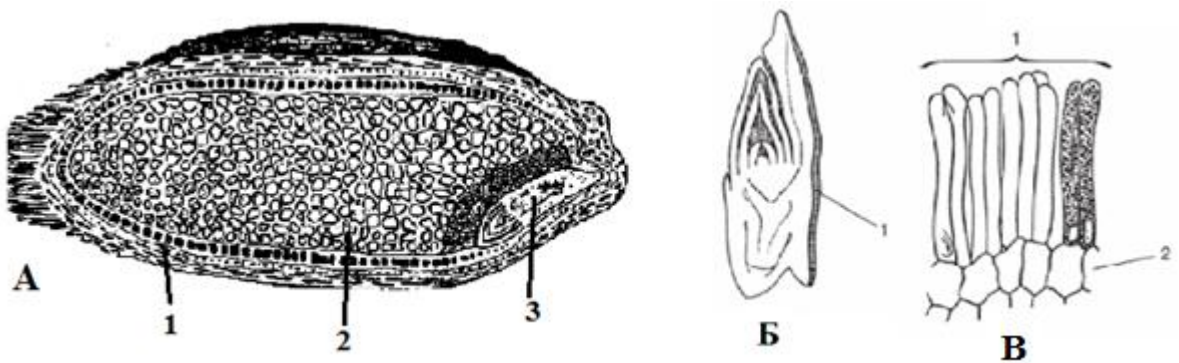


Рис. 33. Щиток зернівки

А – поперечний розріз насінини пшениці: 1 – алейроновий шар, 2 – ендосперм, 3 – зародок; Б – зародок із щитком (1); В – частина зародка; 1 – щиток; 2 – інші клітини зародка

Запасаючі тканини

Це тканини, в яких накопичуються і зберігаються поживні речовини. У рослин завдяки процесу фотосинтезу новоутворення речовин переважає над їх розпадом. Тому рослини відкладають в запас велику кількість органічних речовин.

Запас поживних речовин в рослині може перебувати в різних структурах: протопласті (цитоплазмі, пластидах, сферосомах); вакуолі; клітинній оболонці.

Речовини можуть відкладатися в твердому стані (крохмаль, білок), в рідкому стані (олії) і в розчиненому вигляді (іони солей у вакуолі).

У цитоплазмі клітини накопичуються білки (у вигляді кристалів і алейронових зерен), краплі олії. У пластидах накопичуються: крохмаль у вигляді крохмальних зерен, білки, масла (рис. 34).

У вакуолях накопичуються (в розчині): цукри, розчинні полісахариди (інулін). У клітинній оболонці накопичується геміцелюлоза.

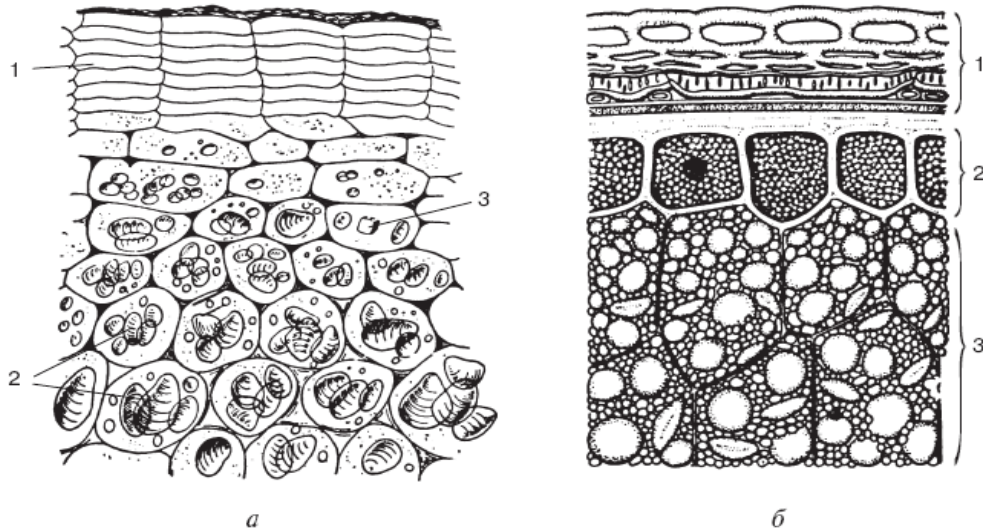


Рис. 34. Запасаючі тканини

а – частина перерізу бульби картоплі: 1 – пробка; 2 – крохмальні зерна; 3 – кристали запасного білка; б – частина поперечного зрізу зернівки пшениці: 1 – оплодень, який зрісся з шкіркою насінини; 2 – алейроновий шар; 3 – клітини ендосперму з крохмальними зернами

До запасуючих тканин належать і **водоносні тканини** – вони накопичують воду, утримують і віддають її іншим клітинам у міру необхідності. Зустрічаються ці тканини у рослин-сукулентів (соковитих рослин). Вони мають великі клітини, в вакуолях яких присутні слизи, що утримують воду (рис. 35).

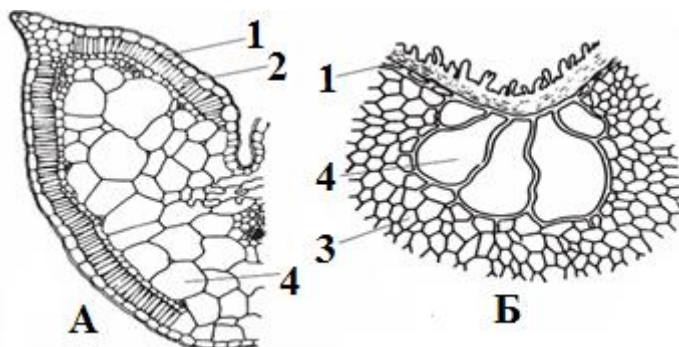


Рис. 35. Водоносна тканина в листку

А – лист солянки; Б – лист рису; 1 – епідерма; 2 – стовпчаста тканина; 3 – клітини м'якоті листа; 4 – водоносні клітини

Провідні тканини

Після виходу рослин на сушу в процесі пристосування до нових умов існування в них сформувалися дві зони живлення: повітряна (за допомогою фотосинтезу) – в листі – і ґрунтова (мінеральне живлення) – в коренях.

Звідси виникла необхідність пересування речовин на великі відстані в двох протилежних напрямках: від коренів до листя – води і розчинених в ній мінеральних речовин (**висхідна течія**) – і від листя до коренів – органічних речовин – продуктів фотосинтезу (**нисхідна течія**).

Функції проведення речовин по рослині виконують провідні тканини, причому кожному з двох струмів відповідає свій тип тканини: висхідна течія йде по **ксилемі**, нисхідна – по **флоемі**.

Провідні тканини – ксилема і флоема – мають ряд загальних особливостей.

1. Обидві тканини формуються з тяжів прокамбію або камбію. При цьому з прокамбію утворюються первинні ксилема і флоема, а з камбію – вторинні ксилема і флоема.

2. При диференціації провідних тканин з прокамбію в онтогенезі спочатку виникають протоксилема і протофлоема, а пізніше – метаксилема і метафлоема. Причому протоеlementи обох тканин мають більш примітивну будову і, як правило, функціонують недовго.

3. Вторинні ксилема і флоема складаються тільки з метоеlementів.

4. Elementи обох провідних тканин мають подовжену форму (що пов'язано з їх провідною функцією) і численні пори або перфорації, що полегшують пересування речовин.

5. Ксилема і флоема – складні тканини. Крім провідних elementів, до їхнього складу входять механічні волокна і паренхімні клітини (рис. 36). Однак провідні elementи в цих тканинах є головними, оскільки саме вони забезпечують масове пересування речовин по рослині.

6. Провідні тканини – ксилема і флоема – звичайно проходять поруч одна з одною, вони тісно взаємопов'язані і тягнуться по всій

рослині – від кінчика кореня до самих верхніх молодих листків, утворюючи провідну систему.

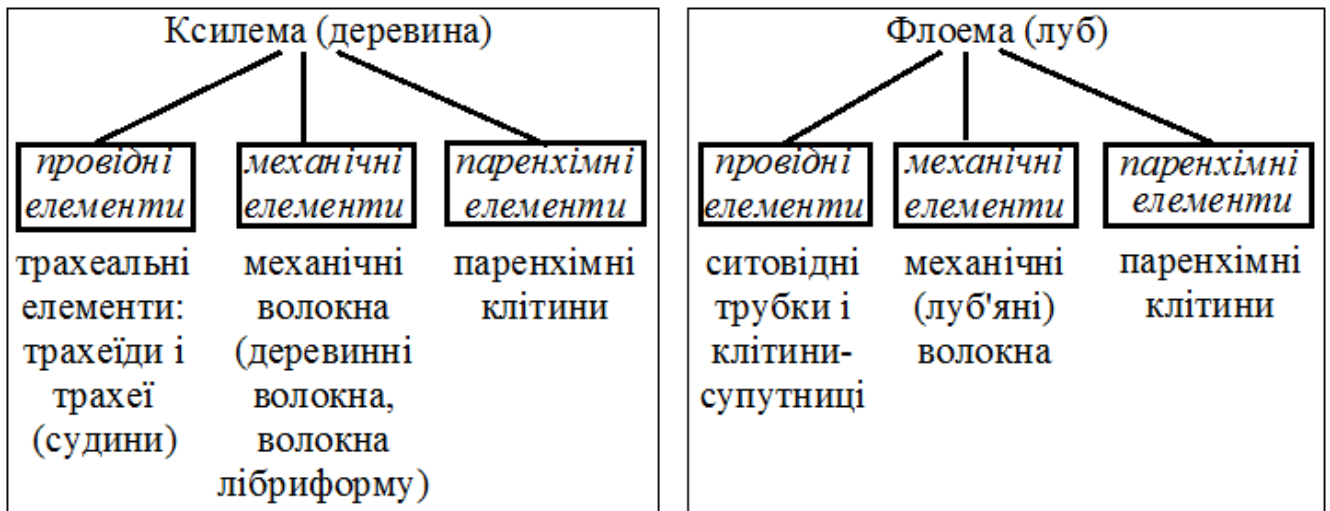


Рис. 36. Складові ксилеми і флоеми (схема)

Серед трахеальних елементів розрізняють трахеїди і трахеї (судини) (рис. 37).

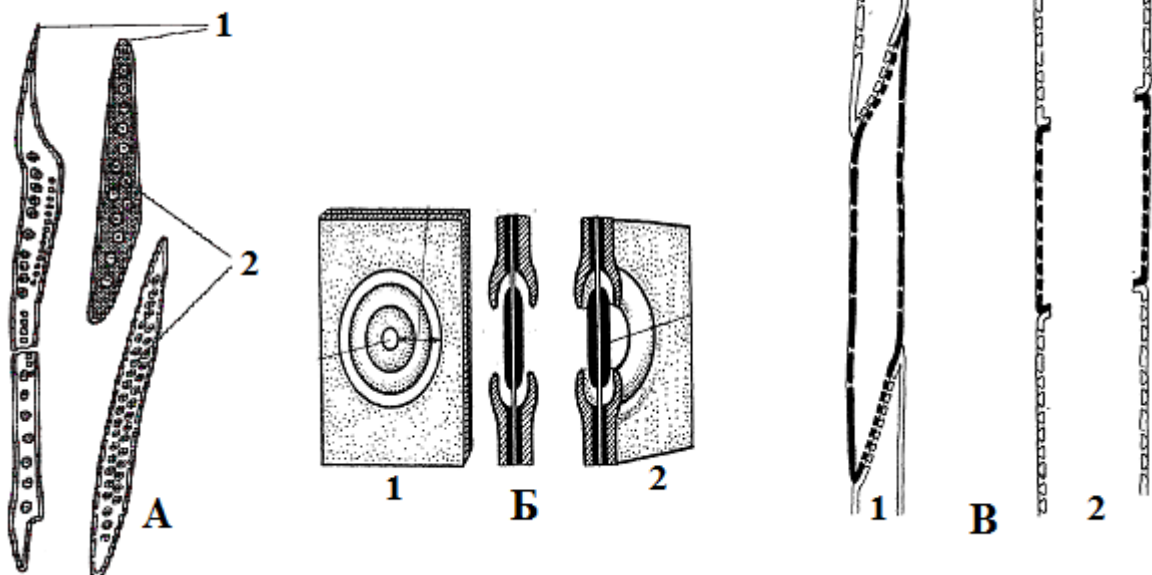


Рис. 37. Трахеальні елементи

А – окремі трахеїди: 1 – загострені кінці клітини; 2 – облямовані пори; Б – окрема облямована пора: 1 – зверху, 2 – збоку; В – схема провідних елементів із трахеїд (1) і трахей (2); чорним показана окрема трахеїда та окремий членок трахеї

Трахеїди – прозенхімні клітини, що досягають в довжину 1-4, іноді до 10 мм, при ширині в середньому 10-100 мкм, з косо зрізаними, загостреними або округлими кінцями. Косі стінки трахеїд мають численні пори, через які йде висхідний ток води. Пори є і на бічних стінках клітин. Через них відбувається фільтрація води в радіальному напрямку з однієї трахеїди в іншу, а також між трахеїдами і паренхімними клітинами. У стінках трахеїд, як правило, пори облямовані, а між трахеїдами і паренхімою утворюються напівоблямовані пори.

Облямована пора має похилі стінки, тому здається, що отвір окаймляється додатковими кільцями (рис. 37 Б).

Трахеї або судини – це трубки, що складаються з вертикального ряду мертвих клітин-члеників, що мають перфорації в поперечних стінках. Вони є більш досконалішими водопровідними елементами, оскільки вода безперешкодно може перетікати з членика в членик через великі отвори (рис. 37-В-2). На рис. 38 показано розвиток окремої судини.

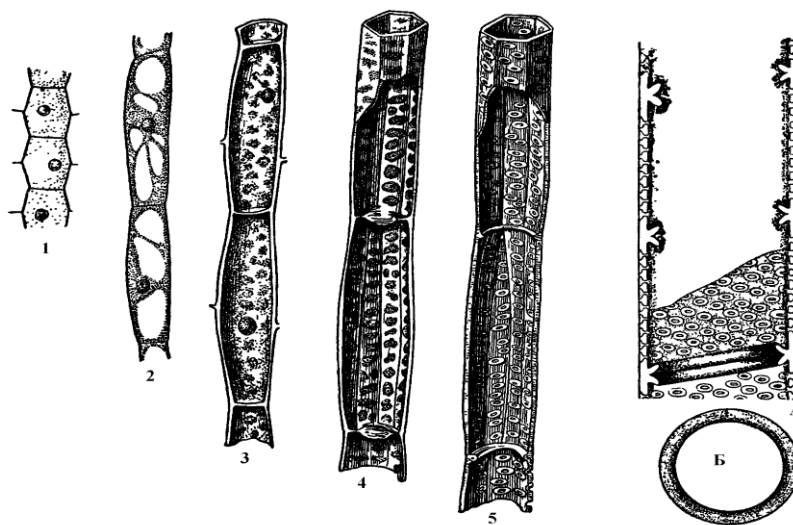


Рис. 38. Формування трахеї (судини)

1-5 – стадії формування трахеї; А – поздовжній розріз трахеї; Б – поперечна перегородка

Членики судин в процесі еволюції рослин утворилися з трахеїд, які поступово ставали коротшими і ширшими за рахунок зменшення довжини клітин прокамбію і камбію (рис. 39).

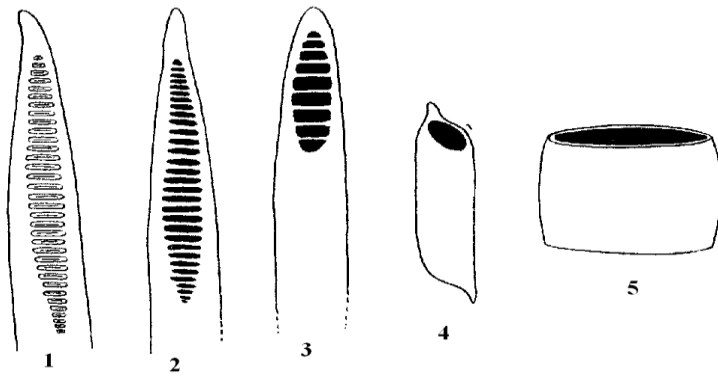


Рис. 39. Еволюція перфорацій судин

1 – драбинна поровість трахеїди; 2, 3 – драбинні перфорації; 4, 5 – прості перфорації

Трахеїди і судини мають потовщені оболонки. Більш примітивні судини мають потовщення, у більш досконалих судин потовщується вся стінка цілком, і в ній утворюються більш тонкі отвори – пори (рис. 40).

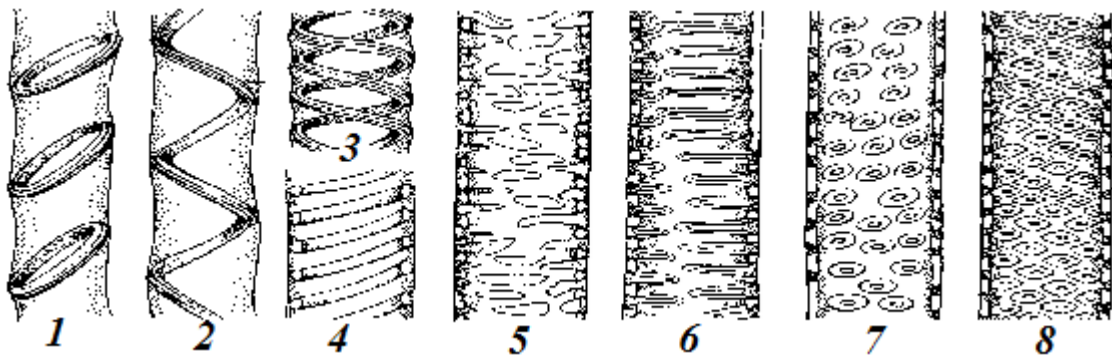


Рис. 40. Типи потовщення і поровості бічних стінок трахеальних елементів

ПОТОВЩЕННЯ: 1 – кільчасте, 2-4 – спіральне, 5 – сітчасте;
 ПОРОВІСТЬ: 6 – драбинна, 7 – супротивна, 8 – чергова

Флоема, як уже зазначалося, складається з трьох видів елементів: провідних (ситовідних трубок і клітин-супутниць), механічних (луб'яних волокон) і паренхімних.

Ситовидні трубки – вертикальний ряд живих клітин, поперечні стінки яких мають перфорації, зовні схожі на сита. Оболонки двох сусідніх клітин, пронизані отворами, називаються **ситовидними пластинками** (рис. 41).

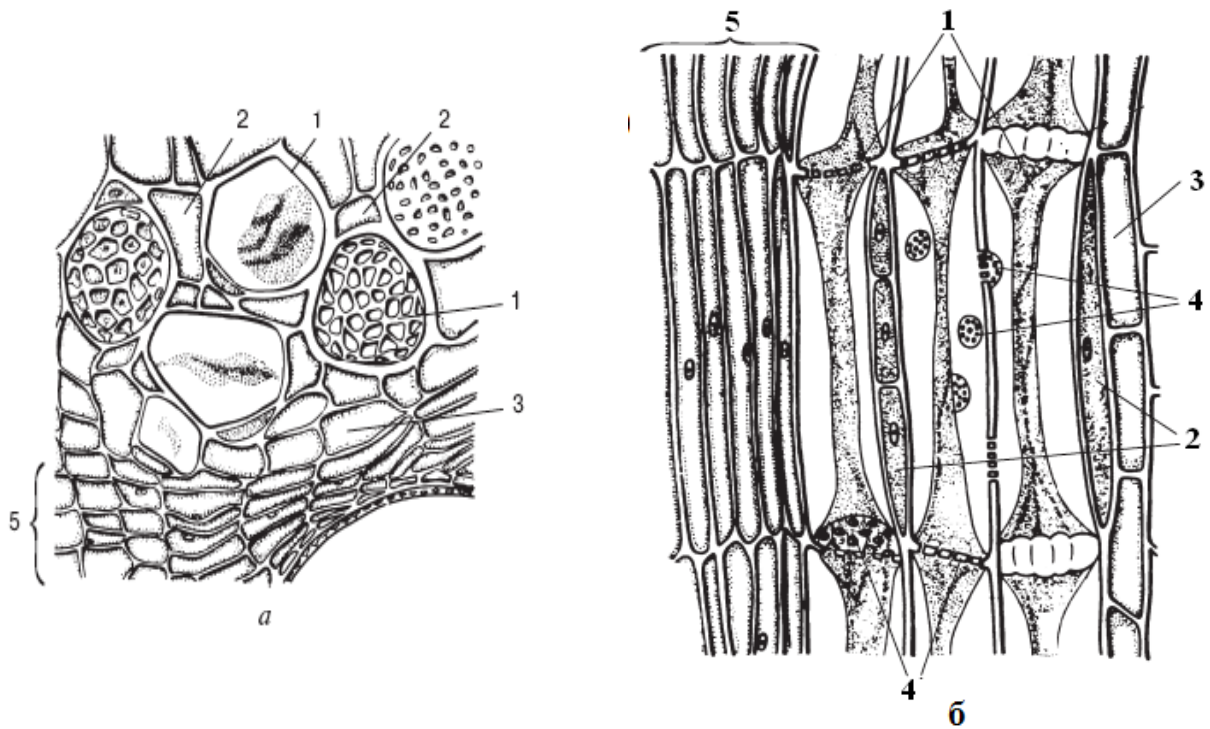


Рис. 41. Будова флоєми

а – поперечний розріз, б – продольний розріз; 1 – ситовидні трубки, 2 – клітини-супутниці, 3 – флоємна паренхіма, 4 – ситовидні поля, 5 – камбіальна зона

Клітини-супутниці супроводжують ситовидні трубки і забезпечують надходження в ситовидні трубки продуктів фотосинтезу.

Провідні (судинно-волокнисті) пучки (СВП)

Звичайно провідні тканини (ксилема і флоєма) проходять в рослині поряд, утворюючи **провідні пучки**. Крім флоєми і ксилеми, провідні пучки можуть містити й інші тканини.

СВП класифікують: 1) за наявністю або відсутністю камбію в пучках; 2) за взаємним розташуванням ксилеми і флоєми.

За наявністю або відсутністю камбію в пучках розрізняють **закриті** (камбію немає) і **відкриті** (камбій є) пучки – рис. 42.

За взаємним розташуванням ксилеми і флоєми розрізняють такі типи провідних пучків (рис. 43):

1. **Колатеральний** – присутня одна ділянка флоєми (рис. 43а);

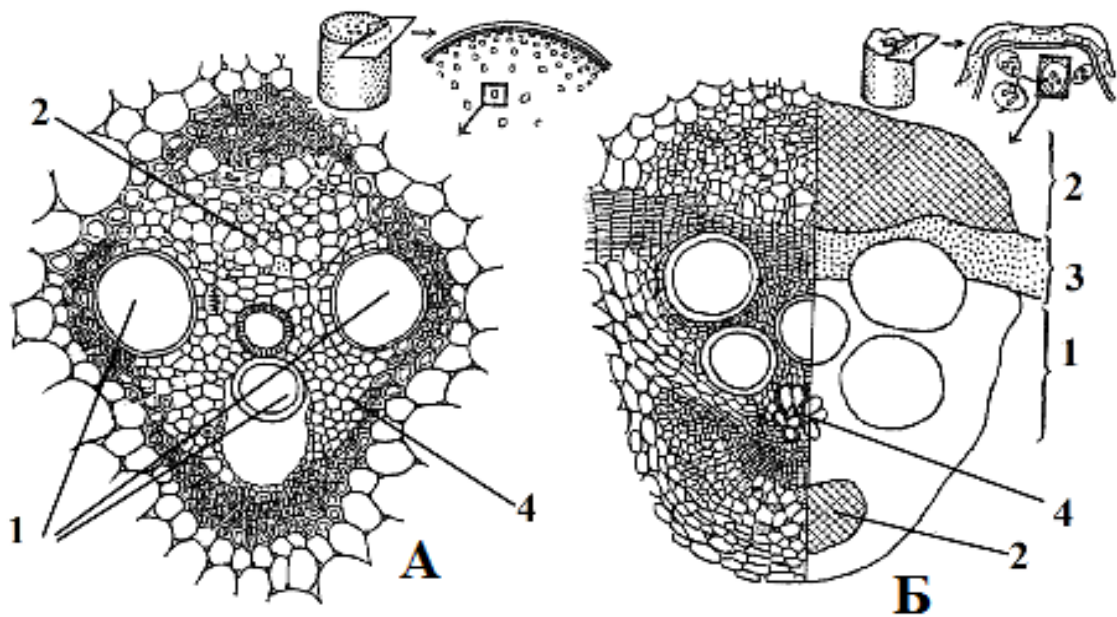


Рис. 42. Закритий (А) та відкритий (Б) провідні пучки
 1 – ксилема, 2 – флоема, 3 – камбій, 4 – склеренхіма

2. **Біколатеральний** – присутні дві ділянки флоєми: зовнішня і внутрішня (рис. 43б);

3. **Концентричний** – в центрі знаходиться флоема, ксилема її оточує (амфівазальний, рис. 43в) або навпаки (амфікрибральний, рис. 43г);

4. **Радіальний** – ксилемні промені розташовуються по радіусах, а флоема – між ними (рис. 43д).

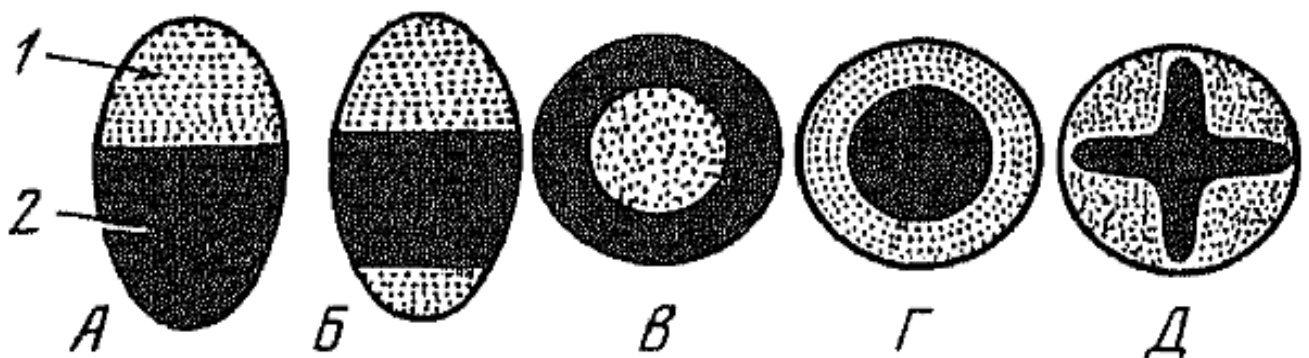


Рис. 43. Типи провідних пучків за взаємним розташуванням флоєми і ксилеми (схема)

А – колатеральний, Б – біколатеральний, В – концентричний (амфівазальний), Г – концентричний (амфікрибральний), Д – радіальний; 1 – флоема, 2 – ксилема

Видільні тканини

У рослин немає видільної системи, як у тварин, але є видільні тканини. Клітини видільних тканин мають тонкі целюлозні оболонки з нечисленними плазмодесмами, заповнені цитоплазмою з великим ядром, є лейкопласти, мітохондрії. Інші органели розвиваються в залежності від типу синтезованих для виділення або відкладення речовин.

Видільні тканини мають ряд особливостей.

- Елементи видільної тканини не мають певної локалізації в рослинах, вони розташовані дифузно.
- Елементи видільної тканини за своєю структурою дуже різноманітні.
- Речовини, що виділяються і накопичуються в рослині, дуже різноманітні, іноді навіть в одному вмістилищі.
- Видільні структури мають різне походження.
- Вихід речовин з клітин в навколишнє середовище відбувається різними шляхами. Зовнішні або екзогенні тканини виділяють речовини в навколишнє середовище. Внутрішні або ендогенні тканини накопичують речовини всередині рослини, в клітинах і у вмістилищах. На рис. 44 показана класифікація видільних тканин.

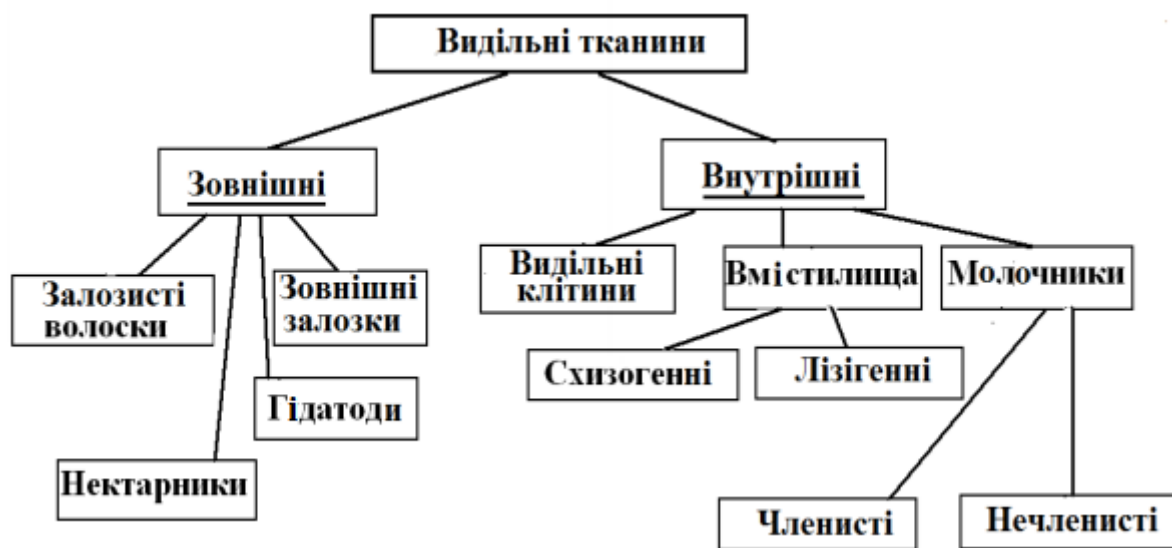


Рис. 44. Різноманітність видільних тканин

Зовнішні видільні тканини

1. **Залозисті волоски** утворюються з клітин епідерми. Вони мають ніжку і голівку. При цьому вони можуть бути як одноклітинними, так і багатоклітинними (рис. 45).

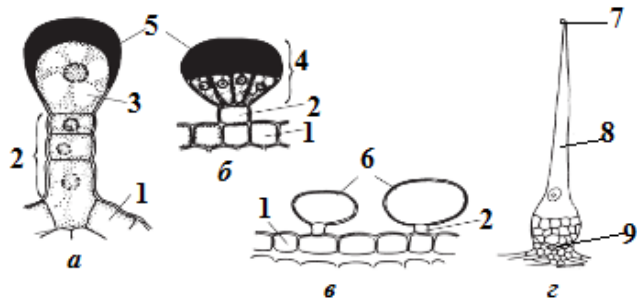


Рис. 45. Залозисті волоски

a – герані, *б* – розмарину, *в* – лутиги, *г* – кропиви;
 1 – основні клітини епідерми, 2 – ніжка, 3 – одноклітинна голівка, 4 – багатоклітинна голівка, 5 – секрет, 6 – пухирчасті волоски, що накопичують воду і солі, 7 – голівка, 8 – тіло у вигляді ампули;
 9 – багатоклітинна основа

2. **Зовнішні залозки** утворюються з клітин епідерми і нижчих шарів клітин. Вони в цілому складаються з більшої кількості клітин, ніж залозисті волоски (рис. 46).

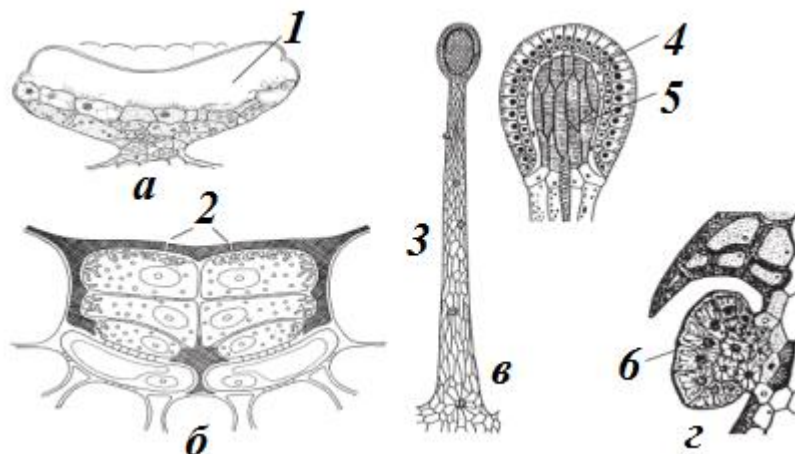


Рис. 46. Зовнішні залозки

a – залозка чорної смородини, *б* – сольова залозка тамариксу, *в* – травна залозка росянки і *г* – непентеса; 1 – ефірні олії під кутикулою, 2 – каналці в кутикулі, 3 – залозка, схожа на головчастий волосок, 4 – два шари залозистих клітин, 5 – трехеїди в голівці, 6 – залозка

3. **Нектарники** секретують назовні цукристу рідину – нектар, який приваблює комах-запилувачів. Вони частіше розташовуються в квітках (біля основи тичинок, маточки, на пелюстках, чашолистиках), але можуть знаходитись і на вегетативних органах (листках, прилистках, стеблах) (рис. 47).

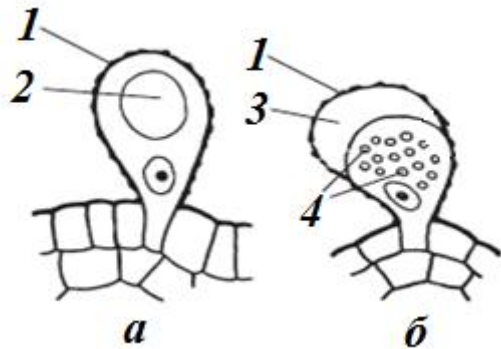


Рис. 47. Нектарник квітки жимолості (різні стадії)

a – нектарник, що утворює секрет, *б* – нектарник, що виділяє секрет під кутикулу; 1 – кутикула, 2 – вакуоль, 3 – нектар під кутикулою, 4 – дрібні вакуолі

4. **Гідатоци (водяні продири)** – спеціальні структури, через які виділяється вода в крапельно-рідкому стані. На рис. 48 показана структура гідатоци. **Епітема** – пухка паренхімна тканина, яка регулює переміщення води в гідатоді від провідного пучка до продихового отвору. Процес виділення води через гідатоци називається **гутацією**. Гутація спостерігається, коли в ґрунті достатньо води, а повітря вологе і випаровування знижено. Гутацію можна спостерігати на листках багатьох рослин, наприклад, суниці.

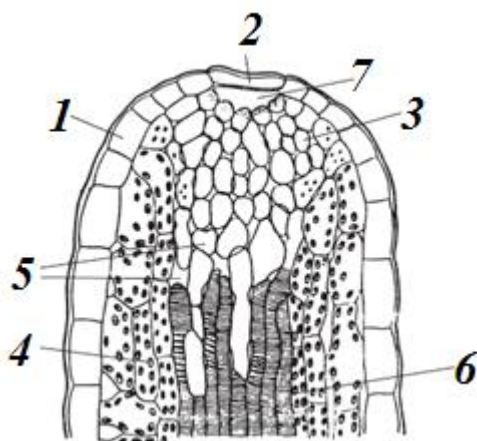


Рис. 48. Гідатода і прилеглі тканини

1 – епідерма, 2 – продири, 3 – епітема, 4 – хлорофілоносні клітини, 5 – міжклітинники, 6 – кільчасті трахеїди, 7 – повітряна порожнина під водяним продириком

Внутрішні видільні тканини

1. **Видільні клітини.** Вони по одній або групами розсіяні між клітинами інших тканин. Багато з них є **ідіобластами** (розташовані по одній). Залежно від речовини, яка переважає, розрізняють: олійні (синтезують ефірні олії); слизові (накопичують слиз, в основному

вуглеводної природи); танінові (накопичують таніни – дубильні речовини); кристалоносні клітини (відкладаються кристали оксалату кальцію, цистоліти) (рис. 49).

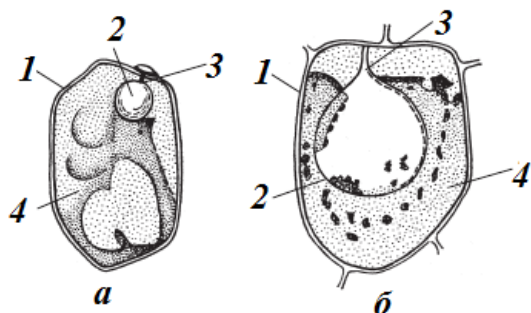


Рис. 49. Накопичення ефірних олій у видільних клітинах

а – початок накопичення олії всередині целюлозного пухирця, що прикріплений до клітинної стінки; б – збільшення пухирця по мірі накопичення олії; 1 – клітинна оболонка; 2 – пухирець з ефірною

олією; 3 – ніжка, якою пухирець прикріплюється до клітинної стінки; 4 – протопласт секреторної клітини

2. Вмістилища – це багатоклітинні видільні структури. Їх секрети звичайно концентруються в міжклітинниках. Такі резервуари мають форму довгих, часто розгалужених каналів-ходів або округлих порожнин. Залежно від способу утворення міжклітинників, вмістилища бувають схізогенними і лізогенними.

а) **Схізогенні вмістилища** утворюються в міжклітинниках у результаті розходження клітин: відбувається часткова мацерація, і оболонки клітин відходять одна від одної, утворюючи порожнину, пізніше вона збільшується за рахунок розходження прилеглих клітин (рис. 50).

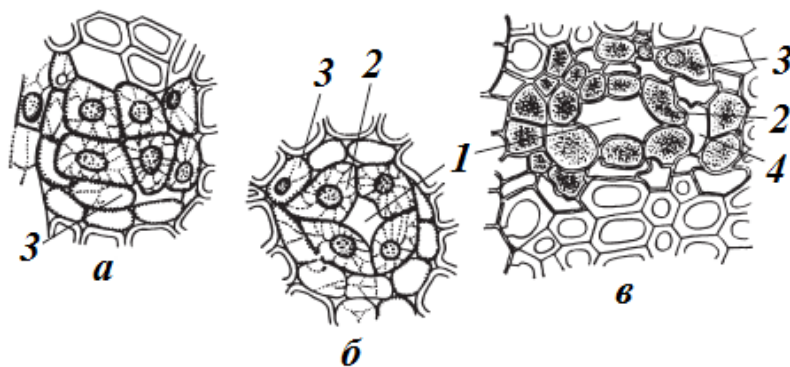


Рис. 50. Розвиток схізогенного вмістилища (у сосни)

а, б, в – стадії розвитку: 1 – міжклітинник; 2 – епітеліальні клітини; 3 – паренхімні клітини; 4 – мертві клітини

б) **Лізігенні вмістилища** виникають в результаті розчинення (лізісу) групи клітин. Спочатку в паренхімі формуються клітини, які починають виробляти і накопичувати секрет. Далі їх оболонки і живий вміст розчиняються. Виникає порожнина, заповнена секретом (рис. 51).

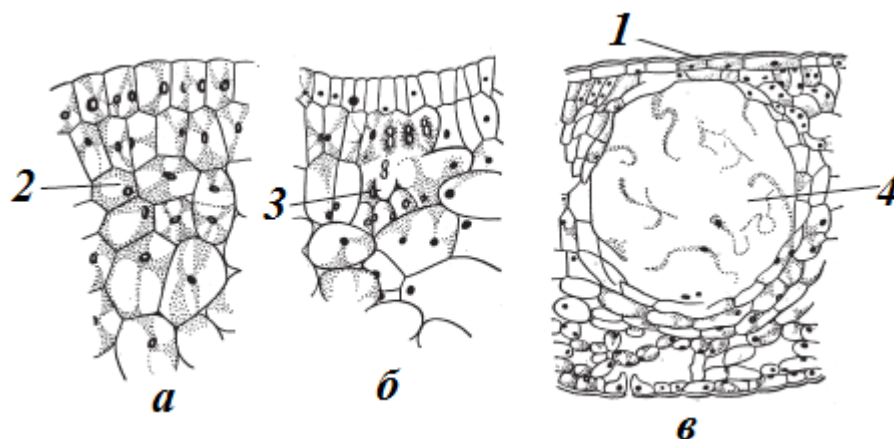


Рис. 51. Розвиток лізігенного вмістилища (у кожурі цитрусових)

А, б, в – стадії розвитку: 1 – епідерма; 2 – група клітин, що синтезує секрет; 3 – початок лізіса секреторних клітин; 4 – лізігенне вмістилище з секретом та залишками лізованих клітин

3. **Молочники** – це структури, які секретують молочний сік (латекс) – рідину, за виглядом схожу на молоко. **Латекс** – клітинний сік молочників, або молочних судин. За способом утворення розрізняють два типи молочних судин:

1) **нечленісті** – одноклітинні з самого початку, являють собою гігантські багатоядерні клітини, які проходять через всю рослину (рис. 52 а);

2) **членісті** – багатоклітинні на початку розвитку, утворюються з ряду однадерних клітин, в процесі розвитку перегородки між ними руйнуються, протопласти і вакуолі об'єднуються, але при цьому залишаються свідчення первинної багатоклітинності (рис. 52 б, 4).

Функція внутрішніх видільних структур, насамперед, захисна. Речовини, що містяться у внутрішніх видільних структурах, консервують деревину, оберігаючи її від руйнування патогенними грибами; захищають рослини від поїдання тваринами і пошкодження комахами; бальзам при пораненні рослин витікає назовні і затягує рану, сприяючи її загоєнню.

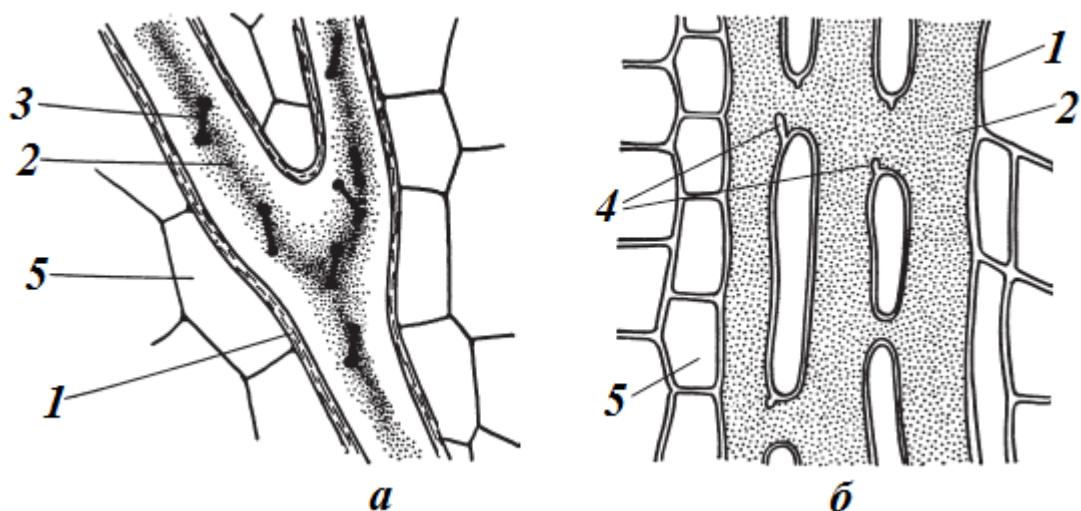


Рис. 52. Молочники

а – нечленистий молочник молочаю; б – членистий молочник латука; 1 – клітінна оболонка; 2 – цитоплазма; 3 – крохмальні зерна в лейкопластах; 4 – закраїни на стінках членистих молочників, що свідчать про їх багатоклітинне походження; 5 – паренхіма

Тканини провітрювання

Це тканини, за допомогою яких здійснюється газообмін в рослинах. У процесі дихання рослини поглинають кисень і виділяють вуглекислий газ. У процесі фотосинтезу рослини поглинають вуглекислий газ і виділяють кисень. Постійно також відбувається випаровування води.

До системи провітрювання відносяться: 1) продихи в епідермі; 2) сочевички в перидермі; 3) міжклітинники.

Продихи і сочевички розглянуті раніше.

Тканина, яка містить великі міжклітинники, називається **аеренхімою**. Міжклітинні простори в ній перевищують розміри клітин. Клітини аеренхіми тонкостінні, живі. Вона зустрічається у водних і болотних рослин (рис. 53).

Основна паренхіма – це головний компонент системи основних тканин рослини. Вона заповнює порожні місця між іншими тканинами рослини. Основна паренхіма складається з паренхімних клітин різної форми. Клітини паренхіми шляхом диференціації утворюють різні спеціалізовані тканини.

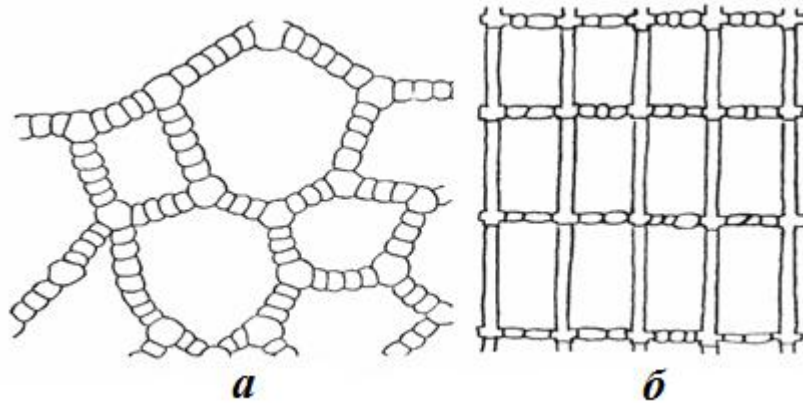


Рис. 53. Аеренхіма водних рослин
а – рдесник, б – жюссея

Основна паренхіма здатна утворювати вторинні меристеми. Це забезпечує рослинам загоєння ран, утворення додаткових коренів і пагонів, регенерацію органів.

Функції основної паренхіми різноманітні: 1) асимілююча; 2) запасуюча; 3) видільна; 4) провітрювальна; 5) механічна; б) провідна та інші.

Питання для самоконтролю до розділу 2

1. Дайте визначення рослинної тканини. У чому полягають особливості рослинних тканин?
2. Типи меристем за місцем локалізації в рослині і походженням в онтогенезі.
3. Типи покривної тканини. Функції покривних тканин.
4. Будова і функції епідерми. Будова і функції продихів. Поняття про продиховий апарат.
5. Типи трихом.
6. Як утворюється перидерма? Що таке кірка?
7. Будова і функції механічних тканин. Типи механічних тканин.
8. Типи асиміляційної тканини.
9. Поглинаючі тканини, їх характеристика і локалізація в рослині.
10. Запасаюча тканина.
11. Подібність і відмінність ксилеми і флоєми.
12. Трахеальні елементи ксилеми, їх будова і формування в рослині.
13. Будова та формування ситовидних трубок і клітин-супутниць флоєми.
14. Особливості видільних тканин. Які групи цих тканин розрізняють?
15. Будова і функції молочників.
16. Системи провітрювання.
17. Будова і функції основної паренхіми.
18. Типи провідних пучків. В яких органах рослин вони зустрічаються?

Розділ 3. ВЕГЕТАТИВНІ ОРГАНИ

Анатомічна будова кореня

Розрізняють первинну і вторинну будову кореня. **Первинна** формується в результаті діяльності конуса наростання кореня (первинної твірної тканини). **Вторинна** формується в результаті діяльності вторинної меристеми, яка виникає пізніше – камбію.

Будова кінчика кореня

Наймолодші ділянки кореня – їхні кінчики. На поздовжньому зрізі кінчика кореня можна побачити кілька послідовних зон (рис. 54).

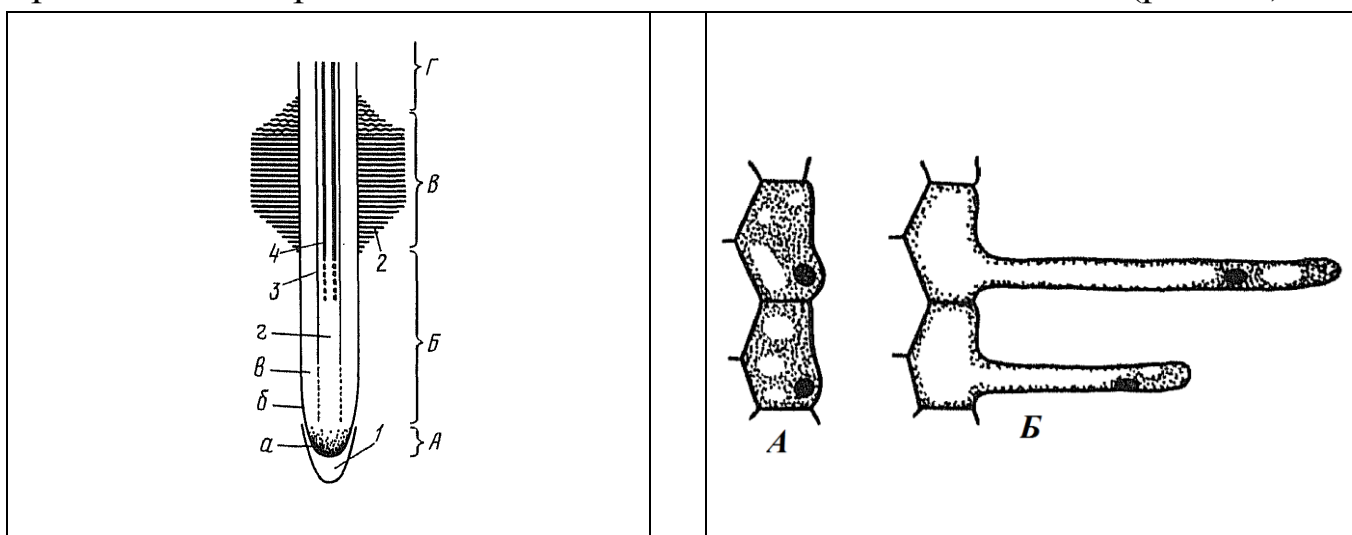


Рис. 54. Зони кінчика кореня (схема)

А – зона поділу, Б – зона розтягування, В – зона всмоктування, Г – зона проведення; 1 – кореневий чохлик, 2 – кореневий волосок; 3 – флоема, 4 – ксилема; а – ініціальні клітини

Рис. 55. Утворення кореневого волоска

А – початкова фаза;
Б – закінчення формування волоска

1. **Зона поділу** клітин знаходиться на самому кінчику кореня. Вона складається з меристематичної тканини і являє собою конус наростання кореня. Розміри її дуже малі – до 1 мм. Зона поділу покрита корневим чохликом, який захищає ніжні меристематичні

клітини від ушкодження твердими частинками ґрунту, забезпечує більш тісний контакт кореня з ними і сприяє поглинанню з них води і мінеральних речовин.

2. Зона росту або розтягування лежить над зоною поділу. Тут кількість клітин не збільшується, а відбувається їх зростання розтягуванням, особливо помітно – в поздовжньому напрямку. Розтягування клітин і збільшення їх об'єму відбувається за рахунок поглинання води вакуолями, які, збільшуючись, давлять зсередини на клітинну оболонку і розтягують її. В результаті розтягування клітин кінчик кореня просувається в ґрунті. В кінці зони розтягування припиняється ріст клітин і починається диференціація тканин кореня. Довжина цієї зони досягає декількох міліметрів.

3. Зона всмоктування або поглинання має диференційовані тканини. Тут вже можна розглядати первинну будову кореня, яка майже сформована. Тому її ще називають **зоною первинної будови**. Покривна тканина на цій ділянці кореня утворює численні волоски (рис. 29), що забезпечують інтенсивне поглинання води і мінеральних речовин з ґрунту, яке в багато разів перевищує всмоктування в інших зонах. Протяжність зони всмоктування – від одного до декількох сантиметрів. У нижній частині зони кореневі волоски формуються, потім функціонують, а у верхній частині – руйнуються і відмирають. Тривалість життя одного кореневого волоска становить в середньому 10-20 днів.

4. Зона проведення. Вище зони всмоктування після відмирання корневих волосків покривну функцію починають виконувати верхні шари первинної кори, стінки клітин якої коркуються. У цій частині здійснюється транспорт речовин з кореня до стебла і листків і навпаки – з листя до кореня. Крім того, тут закладаються і формуються бічні корені, тому цю зону називають ще зоною галуження. У дводольних рослин в провідній зоні формується вторинна будова кореня.

Диференціація тканин, що утворюють основні зони кореня, починається ще на самому кончику кореня. Тут розрізняють **дерматоген**, який дає початок покривним тканинам, **періблему**, що

перетворюється у первинну кору, та **плерому**, яка формує центральний циліндр (рис. 56). Іноді ці зони не співпадають. **Каліптроген** – це меристематичний шар клітин, з якого утворюється кореневий чохлак.

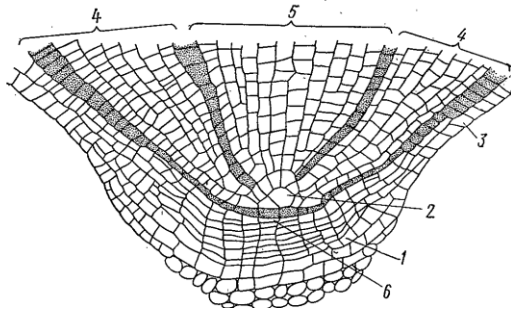


Рис. 56. Будова кінчика кореня і кореневого чохлака у сонячника

- 1 – кореневий чохлак,
- 2 – ініціальні клітини,
- 3 – дерматоген, 4 – периблема,
- 5 – плерома, 6 – каліптроген

Первинна будова кореня

У сформованій первинній будові кореня, як і стебла, на поперечному зрізі розрізняють 1) зони і 2) окремі типи тканин, що утворюють ці зони. Зони кореня наступні: 1) покривна тканина, 2) первинна кора і 3) центральний циліндр (рис. 57).

1. Покривна тканина кореня – **ризодерма** або **епіблема**, або **волосконосний шар** утворює кореневі волоски. Волоски поглинають воду і мінеральні речовини, подаючи їх у провідну систему кореня. Кореневі волоски створюють величезну поглинаючу поверхню, забезпечуючи інтенсивне всмоктування води і мінеральних речовин. Довжина волосків однієї рослини може досягати декількох десятків кілометрів. Крім всмоктуючої, кореневі волоски виконують закріплючу функцію. Вони недовговічні і швидко відмирають, що спостерігається у верхній частині зони всмоктування, де вона переходить у зону проведення.

2. **Первинна кора** – багатошарове утворення з паренхімних клітин. У первинній корі розрізняють три шари (ззовні до середини): а) екзодерму, б) мезодерму або корову паренхіму, в) ендодерму (рис. 57).

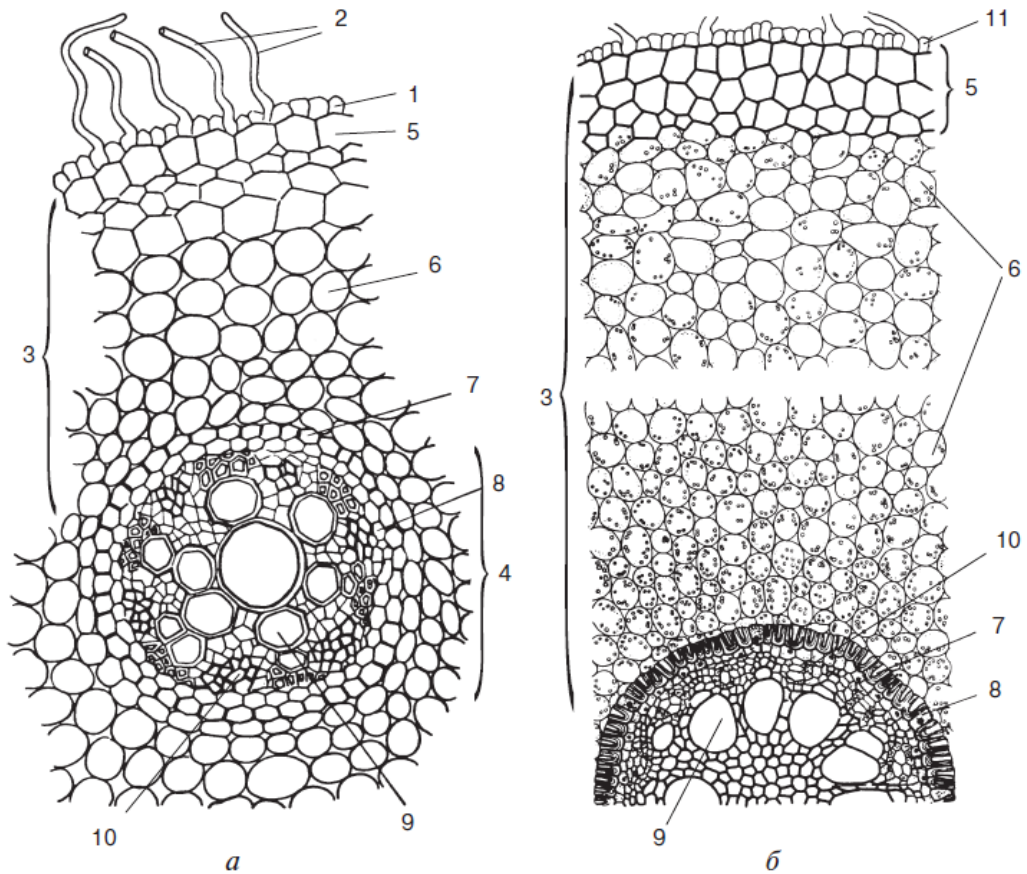


Рис. 57. Первинна будова кореня півників на поперечному зрізі
 а – в зоні всмоктування; б – в зоні проведення; 1 – ризодерма, 2 – кореневі волоски, 3 – первинна кора, 4 – центральний циліндр; 5 – екзодерма, 6 – мезодерма, 7 – ендодерма, 8 – перицикл, 9 – суди ксилеми, 10 – флоема, 11 – залишки ризодерми при злущуванні корневих волосків

а) **Екзодерма** – зовнішня частина первинної кори, що складається з одного або декількох шарів щільно зімкнутих клітин, іноді з потовщеними стінками. Коли волосконосний шар відмирає, екзодерма стає покривною тканиною. Стінки її клітин корковіють, вона захищає корінь від механічних впливів і проникнення мікроорганізмів. Серед мертвих окоркованих клітин зберігається деяка кількість живих клітин (вони називаються **пропускними**), оскільки здійснюють у невеликих розмірах поглинальну функцію в цій частині кореня.

б) **Мезодерма** – коропа паренхіма. Вона потужна (на перерізі широка), особливо у однодольних рослин. Клітини в ній розташовані пухко, зі значною кількістю міжклітинників. Мезодерма здійснює

транспорт речовин в радіальному напрямку. В ній можуть відкладатися запасні речовини, а також синтезується ряд необхідних речовин.

в) **Ендодерма** – самий внутрішній шар первинної кори, який межує з центральним циліндром. Її основна функція – регуляція транспорту речовин і води з кори в судини центрального циліндра. Спочатку вона складається з живих тонкостінних, чотирикутних на поперечному зрізі клітин. Пізніше відбуваються зміни ендодерми, які полягають в окорковінні клітинних оболонок більшості її клітин. Потовщені ділянки радіальних клітинних оболонок ендодерми, які мають вигляд поясків, називаються **поясками Каспарі** (на ім'я вченого, який їх відкрив) – рис. 58.

Спочатку клітинні оболонки потовщуються і просочуються суберином (корковіють) тільки в екваторіальній частині радіальних клітинних стінок (рис. 58 1). У деяких дводольних при пізніших змінах в ендодермі здійснюється другий етап диференціювання: на всіх клітинних стінках відкладається шар, що складається з суберіна і целюлози, що робить клітинні оболонки непроникними. Однак не всі клітини піддаються таким змінам. Залишаються **пропускні клітини**, розташовані проти променів ксилеми. Вони мають тільки пояски Каспарі та продовжують здійснювати транспорт речовин з первинної кори до центрального циліндру.

У однодольних рослин, у яких відсутні вторинні зміни і первинна кора в корені зберігається протягом усього їхнього життя, здійснюється третя стадія змін в ендодермі. Радіальні і внутрішні стінки її клітин потовщуються і дерев'яніють. Здерев'янінню піддаються і тонкі зовнішні оболонки. В результаті клітини ендодерми набувають підковоподібної форми. Протопласти клітин відмирають, і ендодерма набуває механічної функції. Для транспорту речовин з кори до центрального циліндра в ендодермі залишаються пропускні клітини з поясками Каспарі та живим протопластом, розташовані проти судин ксилеми (рис. 59).

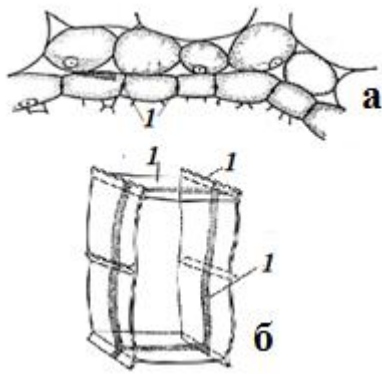


Рис. 58. Пояски Каспарі в ендодермі кореня

а – об'ємне зображення клітини ендодерми, б – поперечний зріз ендодерми; 1 – пояски Каспарі

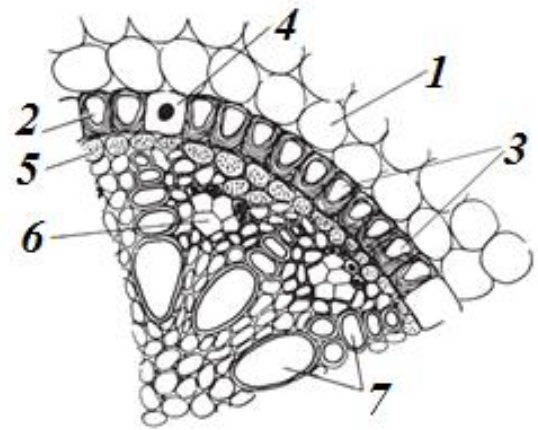


Рис. 59. Будова частини кореня півників

1 – паренхимні клітини мезодерми, 2 – ендодерма, 3 – підковоподібні клітини, 4 – пропускна клітина, 5 – перицикл, 6 – флоема, 7 – ксилема

Первинна кора кореня виконує низку важливих функцій.

1) По первинній корі здійснюється радіальний транспорт води і мінеральних речовин від кореневих волосків до ксилеми і асимілятів від флоєми до кореневих волосків.

2) Після відмирання ризодерми первинна кора (екзодерма) функціонує як покривна тканина, а поглинальна функція здійснюється лише в невеликих розмірах пропускними клітинами.

3) В паренхімі первинної кори можуть відкладатися в запас поживні речовини.

4) В клітинах первинної кори (у мезодермі) синтезується ряд важливих для рослин сполук (алкалоїди, глікозиди).

5) У первинну кору проникають гіфи грибів, утворюючи мікоризу (симбіоз рослини з грибом).

3. Центральний циліндр або **стела** кореня складається з перициклу і радіального провідного пучка.

Зовнішнім шаром, що обмежує центральний циліндр, є **перицикл**. Він складається з одного (частіше) або багатьох шарів

дрібних живих тонкостінних клітин. Перицикл у коренях грає дуже важливу роль. Його основні функції такі:

- 1) У перициклі закладаються бічні корені.
- 2) Він бере участь в утворенні камбію в коренях дводольних.
- 3) З нього в корені виникає фелоген.
- 4) З перициклу формуються додаткові камбіальні кільця.
- 5) У перициклі закладаються додаткові бруньки, з яких утворюється коренева поросль.

б) У перициклі утворюються різні вмістилища.

Центральну частину стели кореня займає радіальний провідний пучок, що складається з радіальних променів ксилеми і флоєми, які чергуються. Кількість променів в провідній тканині в пучках може бути різною в залежності від виду рослин. Так, у буряка їх два, у бобових – чотири, у півників – багато. Серцевини, як правило, в корені немає.

Вторинна будова кореня

Якщо в коренів папоротей і однодольних рослин первинна будова зберігається протягом усього життя, то у голонасінних і дводольних рослин вона замінюється вторинною будовою, яку можна спостерігати в провідній зоні.

Камбій в коренях дводольних виникає перед вторинними змінами і формує їх. Камбій закладається дугами між ксилемою і флоемою з наявною в цьому місці паренхіми. Камбіальне кільце замикається ділянками перициклу, але форма його виявляється лопатевою (рис. 60, 61).

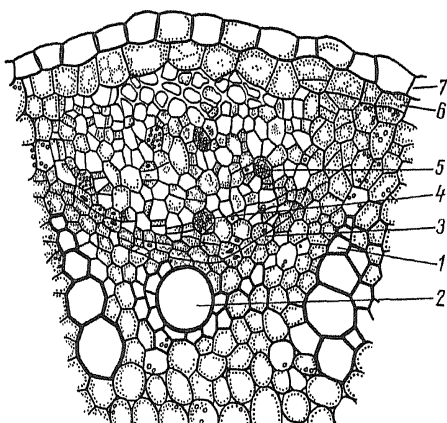


Рис. 60. Початок закладання і функціонування камбію в корені дводольних рослин

- 1 – первинна ксилема,
- 2 – вторинна ксилема,
- 3 – камбій, 4 – вторинна флоєма,
- 5 – первинна флоєма,
- 6 – перицикл, 7 – ендодерма

Утворення різних частин камбіального кільця відбувається неодноразово. Спочатку камбій виникає ближче до центру кореня, потім його ділянки поступово досягають перициклу. Тільки-но виникнувши, камбій відразу ж починає працювати: формувати вторинну ксилему і вторинну флоему. Вторинна ксилема відсуває кільце камбію назовні. Нерівномірна робота різних ділянок камбію вирівнює його до форми правильного кола (рис. 61).

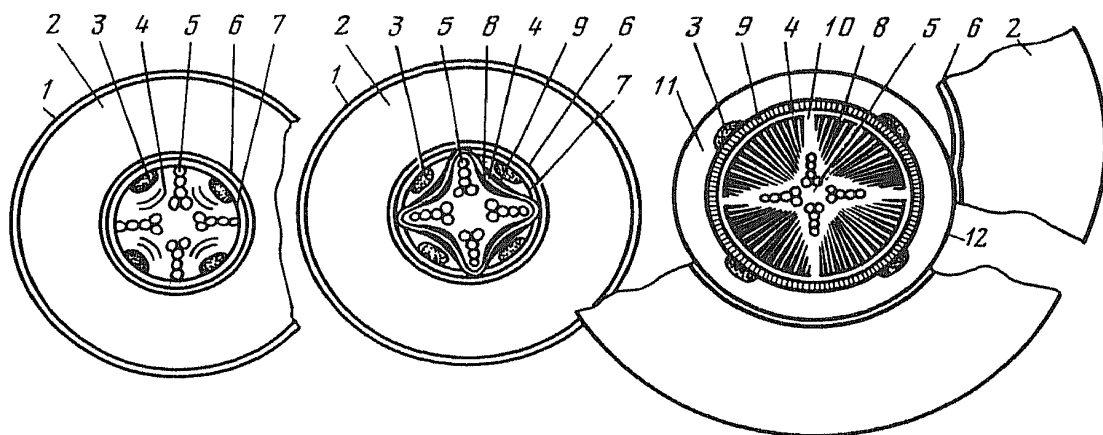


Рис. 61. Перехід первинної будови кореня дводольної рослини до вторинної будови (схема)

1 – епіблема, 2 – первинна кора, 3 – первинна флоема, 4 – камбій, 5 – первинна ксилема, 6 – ендодерма, 7 – перицикл, 8 – вторинна ксилема, 9 – вторинна флоема, 10 – радіальний промінь, 11 – паренхіма вторинної кори, 12 – пробка

Зрозуміло, що камбіальне кільце неоднорідне за походженням: одні його ділянки виникли з паренхіми провідного пучка, інші – з перициклу. Функціонують ці ділянки також по-різному: похідні паренхіми утворюють елементи вторинного лубу і вторинної деревини, а похідні перициклу – паренхімну тканину. У центрі кореня залишається первинна ксилема. Тяжі паренхіми йдуть від променів первинної ксилеми, розсікаючи вторинну деревину і вторинний луб. Паренхімні промені, які тягнуться від первинної ксилеми, називають **первинними**. Але утворюються і вторинні промені. Вони коротші і вужчі за первинні і проходять у вторинній деревині і лубі. У зв'язку з тим, що первинні паренхімні промені досить широкі, в корені при вторинних змінах утворюється пучкова будова. Причому пучки, які

виникли, є колатеральними і відкритими (рис. 62).

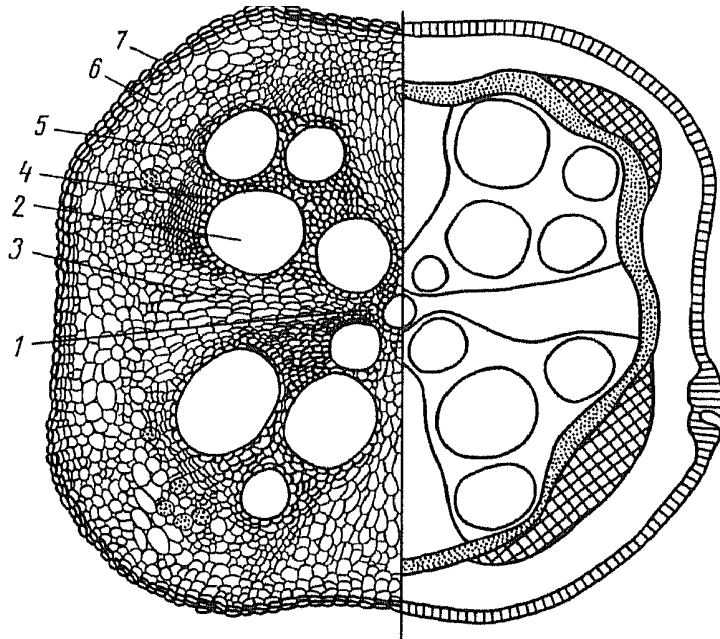


Рис. 62. Вторинна будова кореня гарбуза

- 1 – первинна ксилема,
- 2 – вторинна ксилема,
- 3 – радіальний промінь,
- 4 – камбій, 5 – первинна і вторинна флоема,
- 6 – основна паренхіма вторинної кори, 7 – пробка (1-3 – ксилема, 5-7 – вторинна кора)

Первинна флоема при формуванні вторинної структури кореня відтісняється вторинним лубом далеко на периферію, де втрачає свою функцію і сплющується.

У формуванні вторинної будови кореня бере участь не тільки камбій, який утворює луб і деревину, але й корковий камбій.

Корковий камбій формує перидерму – вторинну покривну тканину. Ще в процесі формування камбіальних дуг перицикл виокремлює назовні, в бік первинної кори, кільце **фелогена**, який і утворює **перидерму**. Первинна кора, ізольована шаром непроникної пробки від провідних тканин, відмирає і під тиском деревини, що розростається, тріскається і **скидається**. Тому первинна кора у вторинній будові кореня **відсутня**. Замість неї під перидермою може перебувати луб'яна паренхіма, а також паренхіма, яку утворює фелоген до формування ним перидерми. У старих коренів перидерма може замінюватися кіркою.

Таким чином, при вторинній будові в центрі кореня розташована первинна ксилема (рис. 62). Від її променів починаються радіальні промені – ділянки тонкостінної живої паренхіми. З радіальними променями чергуються широкі ділянки вторинної ксилеми з великими

судинами і дрібноклітинною деревинною паренхімою. Вони оточені камбіальною зоною, що складається з дрібних тонкостінних клітин, розташованих правильними радіальними рядами. Назовні від камбіальні зони, проти кожної ділянки вторинної ксилеми, знаходиться вторинна флоема. Камбій, що виробляє паренхіму радіальних променів, мало помітний. Назовні він відкладає також основну паренхіму.

Тканини, розташовані назовні від камбію (флоема, основна паренхіма, фелодерма і корковий камбій), називають вторинною корою.

Анатомічна будова стебла

Наземні умови існування, більш різноманітні і контрастні, ніж ґрунтові, зумовили більш складну і різноманітну будову стебла порівняно з коренем.

У стебел на поперечному зрізі також виділяють три зони: 1) зону покривних тканин, 2) первинну кору і 3) центральний циліндр. **Центральний циліндр** – частина стебла з провідними елементами (ксилемою і флоемою).

Внутрішня будова стебел рослин є надзвичайно різноманітною, однак вона може бути зведена до декількох типів. На сучасному етапі розвитку анатомічних досліджень серед дводольних рослин виділяють, принаймні, 8 типів будови стебел, серед однодольних – не менше трьох (Лотова, 2001). Однак ми розглянемо різноманітність типів будови міжвузля рослин, яке наводиться в більшості підручників, де розглядають схему, запропоновану ще в 1917-1920 рр. ботаніком С. П. Костичевим, який вперше довів, що будова стебел дводольних, в першу чергу їх **стели (центрального циліндра)**, залежить від особливостей закладання прокамбію.

По-перше, розрізняють **первинну** і **вторинну** будову стебла. Всі рослини, в яких у дорослому стані стебло має вторинну будову, на початкових стадіях розвитку мають первинну будову. **Первинна будова** – така, при якій стебло складається виключно з тканин, що утворилися тільки з первинної меристеми – прокамбію, поки що

вторинних меристем (камбію, фелогену) немає. **Вторинну будову** мають стебла, у яких в процесі розвитку (пізніше), утворюється камбій – вторинна меристема, яка і дає початок вторинним тканинам. У голонасінних і дводольних квіткових рослин стебло спочатку має первинну, потім вторинну будову, у однодольних квіткових рослин стебла завершують свій розвиток на першій стадії, і все життя мають первинну будову (наприклад, кукурудза, жито).

Стебла з первинною будовою діляться на дві групи в залежності від характеру закладання первинної меристеми – **прокамбію** – «циліндром» або окремими тяжами. При закладанні прокамбію **циліндром** (на поперечному зрізі це виглядає як кільце) будова стебла носить назву **первинної непучкової**. У разі закладання прокамбію **окремими тяжами** (на поперечному зрізі вони виглядають, як окремі групи клітин, розкидані по стеблу), структура є **первинною пучковою**. Окремі пучки можуть закладатися кільцем або розсіяно. Кільцем закладаються пучки дводольних рослин, дифузно (розсіяно) – однодольних. Ця ознака є діагностичною (визначальною) для цих двох класів покритонасінних рослин (рис. 63).

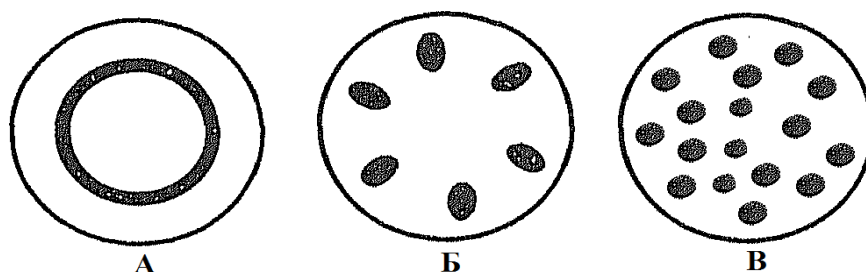


Рис. 63. Типи закладання прокамбію (схема)

А – непучковий дводольних, Б – кільчасто-пучковий дводольних, В – розсіяно-пучковий однодольних

З первинної непучкової будови стебла формується вторинне непучкове (прикладом таких трав'янистих рослин є льон, а також щиріця, лобода, берізка, барвінок та багато інших). Відбувається це так. З суцільного кільця прокамбію, сформованого в конусі наростання, утворюється кільце провідних тканин: до периферії відкладається флоема, до центру – ксилема. Між ними залишається прошарок прокамбію, який диференціюється в камбій і відкладає

безперервні шари вторинної флоєми (лубу) і вторинної ксилеми (деревини). В результаті формується стебло з непучковою (суцільною) будовою стели (рис. 64 А).

У разі кільчасто-пучкового закладання прокамбію кожен пучок містить первинні флоему і ксилему. Утворюється пучковий тип первинного будови стебла. Між пучками знаходиться паренхіма серцевинних променів. Після тангентального (паралельного поверхні стебла) поділу клітини прокамбію в пучках диференціюються в камбій, який називають пучковим. У той же час паренхіма серцевинних променів під впливом пучкового камбію набуває здатність ділитися. Клітини її витягуються, загострюються на кінцях і утворюють камбій. На відміну від пучкового, його назвали міжпучковим. Таким чином, виникає суцільне камбіальне кільце, що складається з різних ділянок. Потім пучковий камбій завжди формує вторинні провідні тканини, а міжпучковий може працювати по-різному, від чого залежать типи вторинної будови стебел:

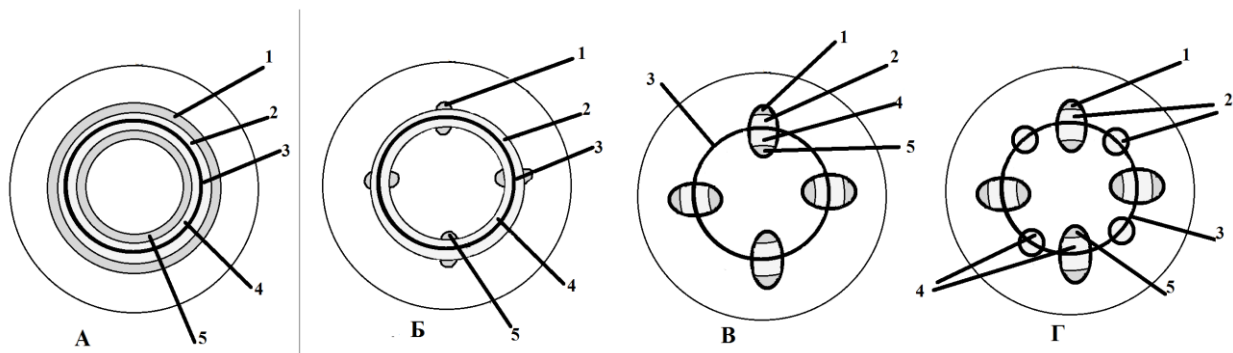


Рис. 64. Вторинна будова стебла (схема)

З первинного непучкового: А – непучкове. З первинного пучкового: Б – непучкове; В – пучкове; Г – проміжне; 1 – первинна флоєма, 2 – вторинна флоєма, 3 – камбій, 4 – вторинна ксилема, 5 – первинна ксилема

а) міжпучковий камбій функціонує так само, як і пучковий, утворюючи вторинні луб і деревину. В результаті виходить **непучковий тип** будови стебла, як і в разі роботи суцільного прокамбіального кільця. Непучковий тип стебла мають більшість деревних рослин (наприклад, липа), у яких камбій утворюється дуже рано (рис. 64 Б);

б) міжпучковий камбій формує паренхіму серцевинних променів (а пучковий – ксилему і флоему), тому стебло при вторинній будові зберігає **пучковий тип** (рис. 64 В). Така будова центрального циліндра зустрічається у трав, які мають однорічне стебло (гарбуз, хвилівник, конюшина, чистотіл та ін.);

в) можливий **перехідний (проміжний) тип** будови стебла. Він виникає в тому випадку, коли міжпучковий камбій в широких серцевинних променях, крім паренхіми, утворює дрібні додаткові провідні пучки. Ці пучки мають ряд особливостей. По-перше, вони не пов'язані з листям, тобто є спеціальними, по-друге, на відміну від великих пучків, вони не мають первинних тканин. Додаткові пучки відділені від великих вузькими серцевинними променями. У міру росту стебла великі і дрібні пучки зливаються в суцільне кільце. Такий тип будови можна бачити в стеблі соняшника, топінамбура (рис. 64 Г).

Можливий також такий варіант, коли (у деяких рослин) міжпучковий камбій не закладається, а пучковий працює слабо. У такому випадку провідні пучки занурені в однорідну паренхіму (наприклад, рослини родини жовтецевих).

Отже, різноманіття стебел насінних рослин може бути зведено до шести основних типів (рис. 65).



Рис. 65. Різноманітність внутрішньої будови стебел голонасінних та покритонасінних рослин

При просуванні від верхівки рослини вниз можна спостерігати різні стадії розвитку стебла від первинного до вторинного, що добре виражено на поперечних зрізах стебла. Якщо на верхівці стебла розташована первинна меристема (конус наростання), нижче на рівні зародкових листків закладається прокамбій, який формує первинну флоему і ксилему, то на певній відстані від верхівки вже повністю сформована вторинна структура стебла (рис. 66).

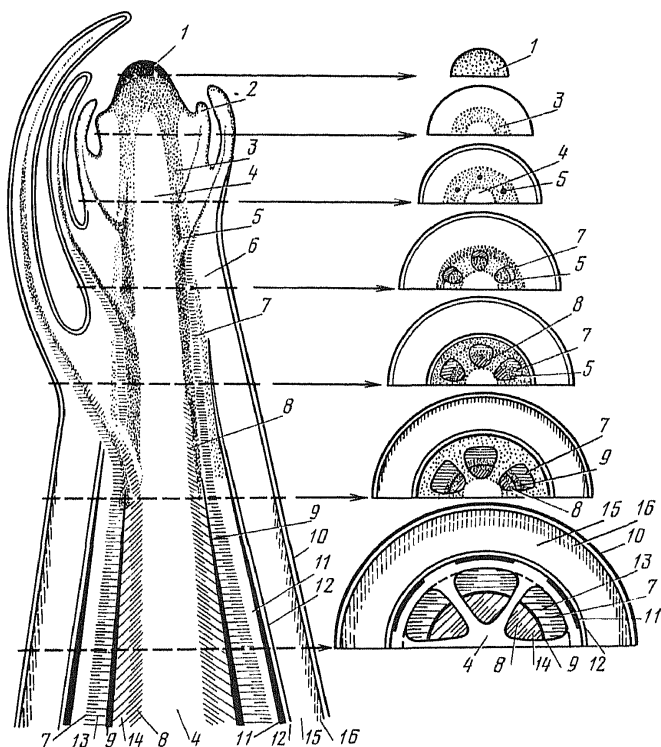


Рис. 66. Диференціація первинної і вторинної структури стебла (схема)

- 1 – апікальна меристема,
- 2 – листовий примордій,
- 3 – меристематичний циліндр,
- 4 – серцевина,
- 5 – прокамбій,
- 6 – первинна кора,
- 7 – первинна флоема,
- 8 – первинна ксилема,
- 9 – камбій,
- 10 – епідерма,
- 11 – перицикл,
- 12 – ендодерма,
- 13 – вторинна флоема,
- 14 – вторинна ксилема,
- 15 – паренхіма первинної кори,
- 16 – коленхіма

Первинна будова стебла однодольних рослин (кукурудза)

Як і корінь, стебло в однодольних рослин має лише первинну будову. Зверху воно вкрите одношаровою епідермою. Під епідермою розташований тонкий шар механічної тканини – склеренхіми. Первинна кора не виражена. Чітка межа між первинною корою і центральним циліндром відсутня. Під шаром склеренхіми лежить основна паренхіма, у якій розсіяно багато судинно-волокнистих пучків (рис. 67, 68).

Отже, тип будови стебла **розсіяно-пучковий**.

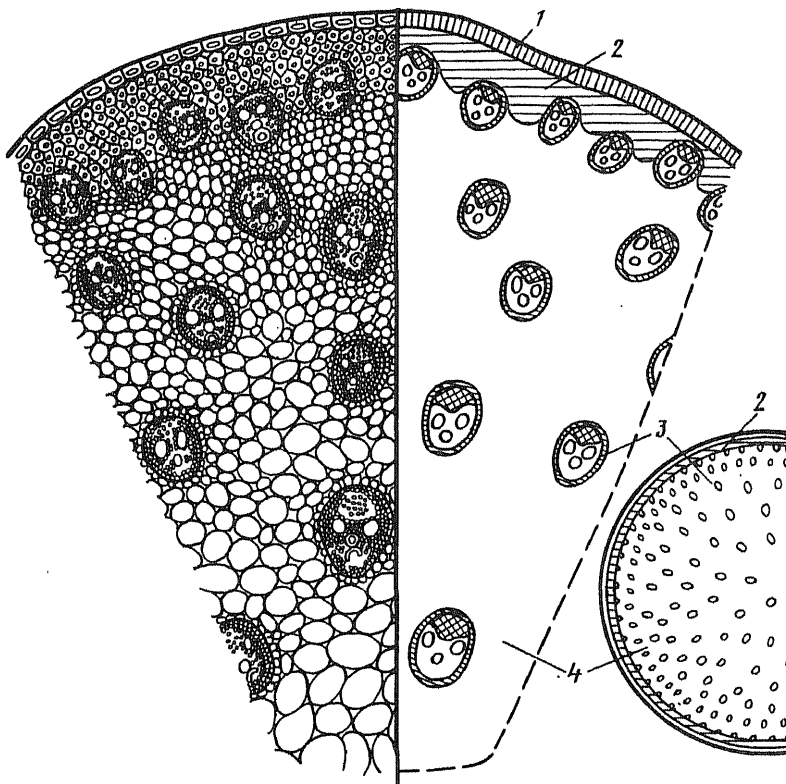


Рис. 67. Стебло кукурудзи

А – поперечний розріз: 1 – епідерма,
2 – склеренхимне кільце, 3 – закритий
колатеральний пучок, 4 – основна
паренхіма

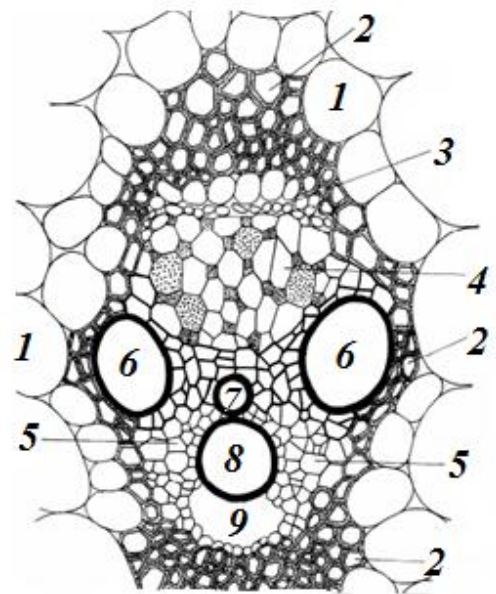


Рис. 68. Колатеральний закритий судинно-волоконистий пучок кукурудзи

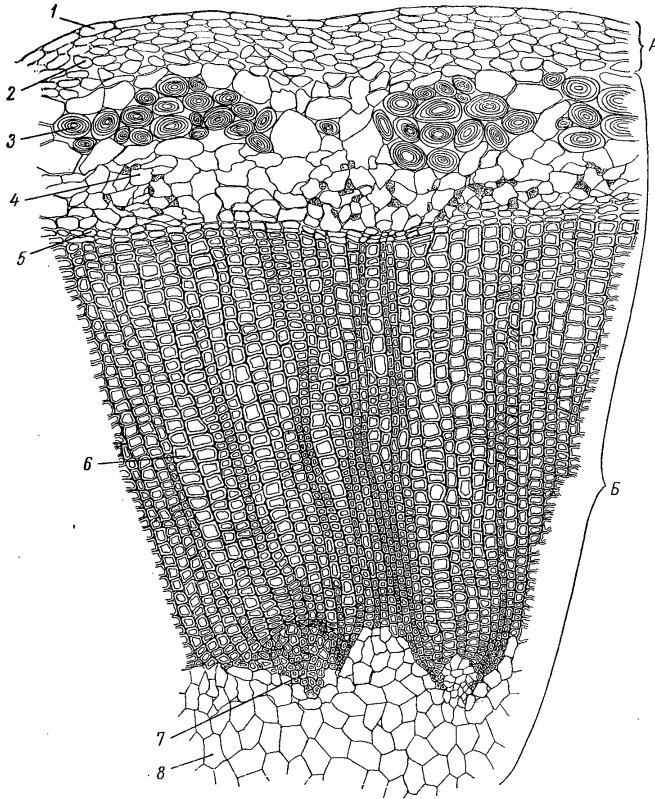
1 – основна паренхіма,
2 – склеренхіма,
3 – протофлоема,
4 – метафлоема,
5 – деревна паренхіма,
6 – пористі судини,
7 – спіральна судина,
8 – кільчаста судина,
9 – повітряна порожнина

Судинно-волоконисті пучки закриті, колатеральні. У флоемі немає луб'яної паренхіми, ситовидні трубки і супутні клітки на поперечному зрізі мають вигляд сіточки. Ксилема містить 3-5 судин, з них дві великих. Під судинами у пучку є порожнина. Ксилема напівобіймає флоему. Пучок оточений шаром склеренхіми (рис. 68). Стебло кукурудзи не має порожнини.

Механічна міцність стебла забезпечується, поряд із склеренхімою пучків, потовщенням і здерев'янінням стінок клітин епідерми і паренхіми (рис. 67).

Вторинна непучкова будова стебла трав'янистої рослини (льон)

У стебла льону на поверхні розташовані великі клітини епідерми, вкриті кутикулою (рис. 69).



**Рис. 69. Стебло льону
(поперечний зріз)**

А – первинна кора,
Б – центральний циліндр:
1 – епідерма, 2 – паренхіма
(первинної кори), 3 – луб'яні
волокна, 4 – флоема,
5 – камбій,
6 – вторинна ксилема,
7 – первинна ксилема,
8 – паренхіма серцевини

За епідермою лежить невеликий шар дрібних клітин хлорофілоносною паренхіми кори. Первинна кора закінчується хвилястим рядом великих клітин ендодерми. Всередину від ендодерми лежать щільні групи товстостінних великих клітин, округлих або багатогранних. Це луб'яні волокна перициклічного походження, заради яких і обробляють льон. Далі до центру розташований тонкий шар флоєми, а за нею – камбій. Вторинна ксилема складається з великих пористих судин, трахеїд і деревинних волокон. На межі з серцевиною розташовані дрібні кільчасті і спіральні судини первинної ксилеми. Ксилему перетинають серцевинні промені з живих паренхімних клітин із здерев'янілими стінками. Серцевина складається з крупноклітинної паренхіми, яка в центрі пізніше руйнується, утворюючи порожнину.

Вторинна непучкова будова стебла деревних рослин (*липа, сосна*)

Покритонасінні рослини (*липа*). Стебло липи має типову для деревних дводольних рослин будову (рис. 70).

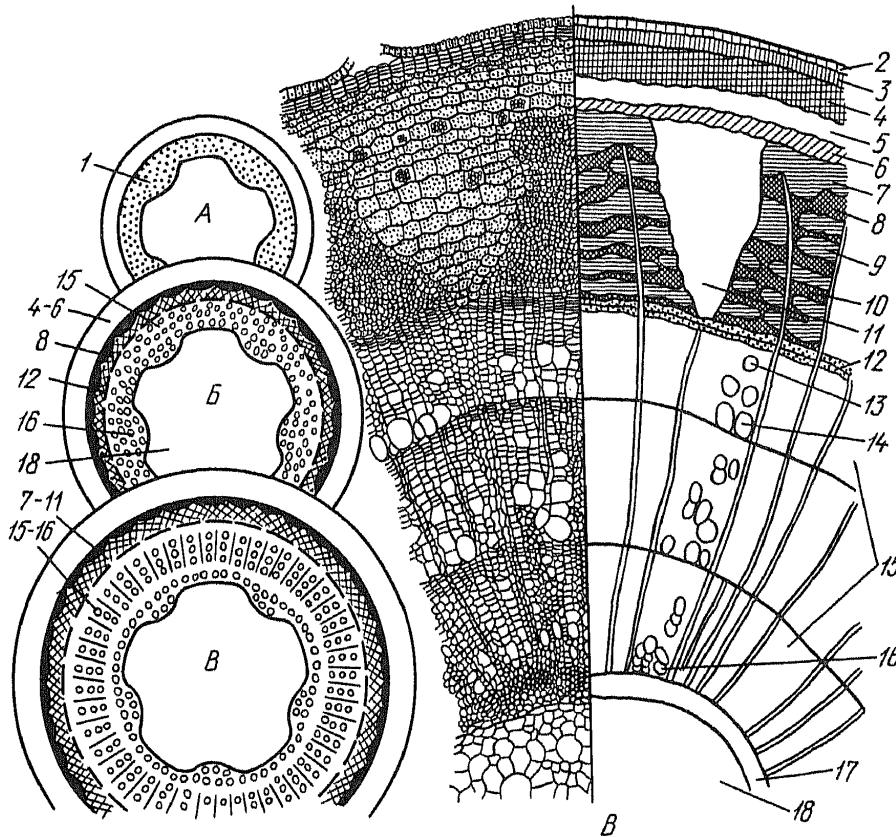


Рис. 70. Будова стебла липи (поперечні зрізи на різних рівнях)

А – на рівні появи прокамбію, Б – на рівні появи камбію, В – на рівні сформованої структури; 1 – прокамбій, 2 – залишки епідерми, 3 – пробка, 4 – коленхіма, 5 – паренхіма кори, 6 – ендодерма, 7 – перициклічна зона, 8 – первинна флоема, 9 – луб'яні волокна, 10 – ситовидні трубки, 11 – серцевинний промінь, 12 – камбій, 13 – осіння деревина, 14 – весняна деревина, 15 – вторинна деревина, 16 – первинна деревина, 17 – перимедулярна зона, 18 – основна паренхіма (4-6 – первинна кора, 7-11 – вторинна кора, 13-14 – річне кільце деревини, 15-16 – деревина, 17-18 – серцевина, 7-18 – центральний циліндр)

При вторинній будові тонка гілка дерева вкрита вторинною покривною тканиною – перидермою. Під нею розташована пластинчаста коленхіма. Глибше лежить паренхіма, утворена великими клітинами, в яких нерідко є друзи оксалату кальцію. Первинна кора закінчується ендодермою, яка у деревних рослин

виражена слабо і майже не відрізняється від паренхіми.

За первинною корою починається вторинна кора, яка закінчується камбієм. Вторинну кору складають перициклічна зона, ділянки флоєми і паренхіма серцевинних променів. Перициклічна зона має групи луб'яних волокон, які чергуються по колу (знаходяться проти ділянок флоєми) і паренхіми (проти серцевинних променів). Ділянки флоєми мають вигляд трапецій, що складаються з шарів ситовидних трубок з супутніми клітинами і луб'яною паренхімою, що чергуються з шарами луб'яних волокон. Між ділянками флоєми знаходяться широкі серцевинні промені, що звужуються в деревині до одного ряду клітин.

У центрі розташована невелика ділянка серцевини, що складається з тонкостінної паренхіми. Серцевина оточена товстим шаром деревини. На межі з серцевиною деревина утворює невеликі виступи. Це ділянки первинної деревини, що складаються в основному з кільчастих і спіральних судин. Вторинна деревина, як і у сосни, має **річні кільця**, весняні ділянки яких складаються з судин переважно з великим діаметром, літньо-осінні – з судин малого діаметра з переважанням трахеїд і деревинних волокон.

Голонасінні рослини (сосна). Гілки сосни вкриті вторинною покривною тканиною – перидермою (рис. 71). Під перидермою розташовані великі клітини паренхіми первинної кори, серед яких помітні великі смоляні ходи. Під первинною корою лежить зона вторинної кори. Вторинна кора складається з перициклічної зони, первинної та вторинної флоєми. Ситовидні трубки флоєми не мають супутніх клітин. Між ними знаходяться більші округлі клітини луб'яної паренхіми. Серцевинні промені у флоємі складаються з одного ряду клітин, які за розміром більші, ніж у ксилемі. Кора хвойних має дві важливі структурні особливості: відсутність супровідних клітин у ситовидних трубках і наявність в первинній корі, як і в деревині, смоляних ходів.

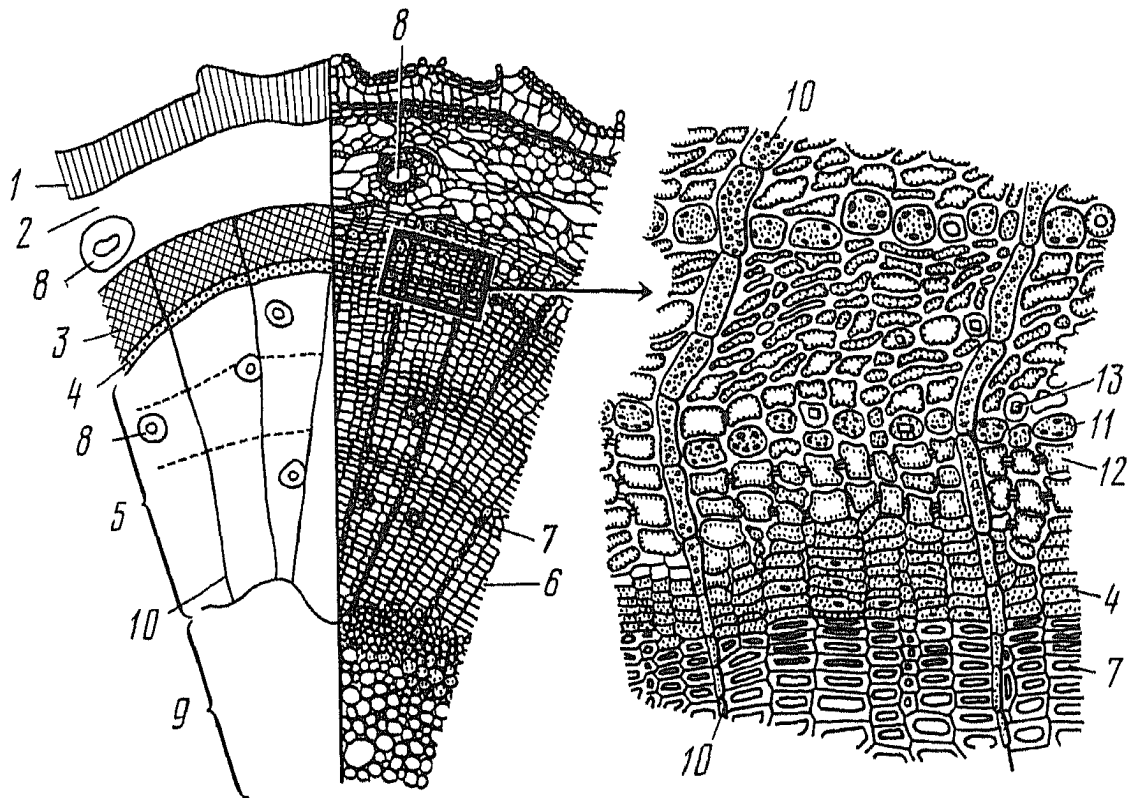


Рис. 71. Стебло сосни (поперечний зріз)

1 – пробка, 2 – паренхіма первинної кори, 3 – флоема, 4 – камбій, 5 – ксилема, 6 – весняні трахеїди, 7 – осінні трахеїди, 8 – смоляний хід, 9 – серцевина, 10 – серцевинний промінь, 11 – луб'яна паренхіма, 12 – ситовидна трубка, 13 – клітина з кристалом

Під вторинною корою знаходиться камбій, який зовні продукує флоему, всередину – ксилему. Деревина (ксилема) займає більшу частину стебла. Вона складається з трахеїд, що утворюють концентричні шари – річні кільця. Річне кільце виникає через періодичність функціонування камбію, який навесні диференціюється в тонкостінні трахеїди з великою порожниною, що виконують провідну функцію, а влітку і восени – в товстостінні трахеїди з малою порожниною, що виконують в основному механічну функцію. У деревині всюди, але переважно в осінніх ділянках річних кілець, розташовані смоляні ходи. Масив трахеїд перетинають по радіусу серцевинні промені, що складаються з одного ряду живих паренхімних клітин. По ним здійснюється пересування речовин в горизонтальному напрямку.

Таким чином, деревина сосни, як і інших хвойних, має досить однорідну і тому примітивну організацію: ні судин, ні деревинних волокон немає, а деревинна паренхіма представлена тільки клітинами серцевинних променів і епітеліальними клітинами смоляних ходів. В центрі стебла у сосни знаходиться невелика ділянка тонкостінних паренхімних клітин – серцевина (рис. 71).

Вторинна пучкова будова стебла трав'янистої рослини (гарбуз, хвилівник)

На поперечному зрізі стебла гарбуза видно, що судинно-волокнути пучки розташовані п'ятилопатеvim кільцем: ближче до центру більшого розміру, далі від центру – меншого розміру. Це пояснюється наявністю п'ятилопатевої повітряної порожнини. З поверхні стебло вкрите епідермою, під якою лежить куткова коленхіма, що надає стеблу міцності та еластичності. Цей шар досить добре виражений. Під ним розташовано декілька шарів паренхіми, що переходить у крохмалоносну піхву. Цим шаром закінчується первинна кора. Далі всередину розміщується центральний циліндр. Його зовнішній шар представлений багат шаровим перициклом, клітини якого перетворилися у склеренхіму. Центральна частина стели утворена основною паренхімою, у якій і лежить 10 провідних пучків (рис. 72).

Провідні пучки гарбуза відкриті, біколатеральні. Будова такого судинно-провідного пучка показана на рис. 73.

Аналогічну будову має стебло хвилівника, але у нього судинно-волокнути пучки утворюють справжнє коло (рис. 74). У стебла хвилівника епідерма покрита шаром кутикули. Під нею розташована коленхіма, частіше пластинчаста, інколи куткова. Паренхіма складається з великих тонкостінних клітин. У деяких з них є кристали оксалату кальцію у вигляді друз. Закінчується первинна кора ендодермою. Під первинною корою розташований центральний циліндр, який розподіляється на вторинну кору (від первинної кори до камбію), ксилему та серцевину. Повітряної порожнини немає. Пучки у хвилівника відкриті колатеральні.

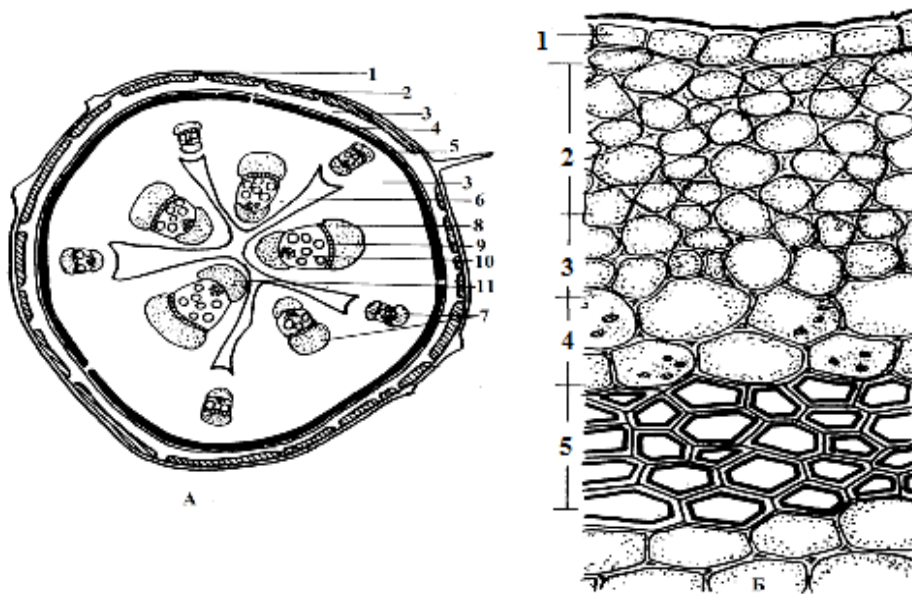


Рис. 72. Будова стебла гарбуза

А – схема будови поперечного зрізу, Б – будова зовнішньої частини стебла, 1 – епідерма, 2 – куткова коленхіма, 3 – паренхіма, 4 – крохмалоносна піхва, 5 – склеренхіма перициклу, 6 – внутрішня порожнина, 7 – біколateralний провідний пучок, 8 – зовнішня флоема, 9 – камбій, 10 – ксилема, 11 – внутрішня флоема

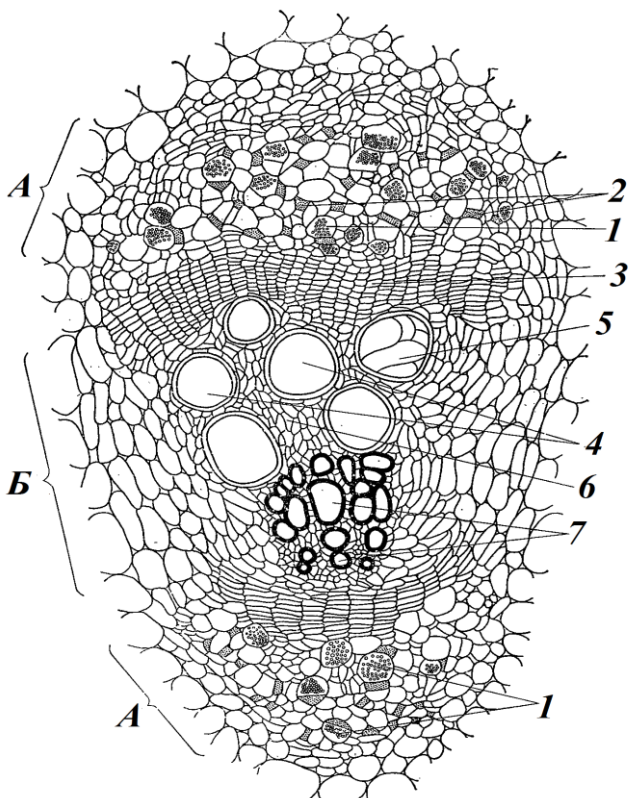


Рис. 73. Біколateralний судинно-волокнутий пучок гарбуза

А – зовнішня (зверху) та внутрішня (знизу) флоема;
 Б – ксилема;
 1 – ситовидні трубки;
 2 – клітини-супутниці;
 3 – камбій;
 4 – судини вторинної ксилеми;
 5 – судина, закупорена тилами;
 6 – деревинна паренхіма;
 7 – первинна ксилема

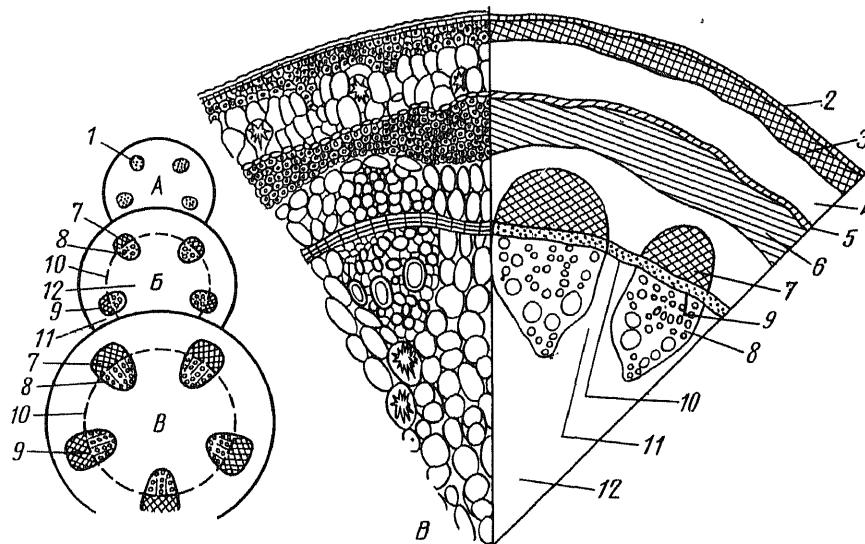


Рис. 74. Стебло хвилівника (поперечні зрізи на різних рівнях)

А – на рівні появи прокамбію, Б – на рівні появи камбію, В – на рівні сформованої структури; 1 – прокамбій, 2 – епідерма, 3 – коленхіма, 4 – паренхіма кори, 5 – ендодерма, 6 – склеренхіма перициклу, 7 – флоема, 8 – ксилема, 9 – пучковий камбій, 10 – міжпучковий камбій, 11 – серцевинні промені, 12 – паренхіма серцевини (3-5 – первинна кора, 7-9 – відкритий колатеральний пучок, 6-12 – центральний циліндр)

Первинна флоема знаходиться на самих зовнішніх ділянках флоєми, первинна ксилема – на ділянках ксилєми, наближених до центру. Вторинна ксилема та флоєма утворені камбієм.

**Вторинна проміжна будова стебла трав'янистої рослини
(соняшник)**

У стебла соняшника (рис. 75) зовні розташована епідерма з великими багатоклітинними волосками, під нею знаходиться механічна тканина – коленхіма, а під коленхімою – невеликий шар паренхіми первинної кори, що закінчується звивистим шаром ендодерми. У паренхімі є схізогенні смоляні ходи. Таким чином, первинна кора складається з коленхіми, основної паренхіми, ендодерми.

Всередину від первинної кори розташований центральний

циліндр. Він починається перициклічною зоною, яка складається з ділянок склеренхіми, що чергуються по колу з тонкостінної паренхіми.

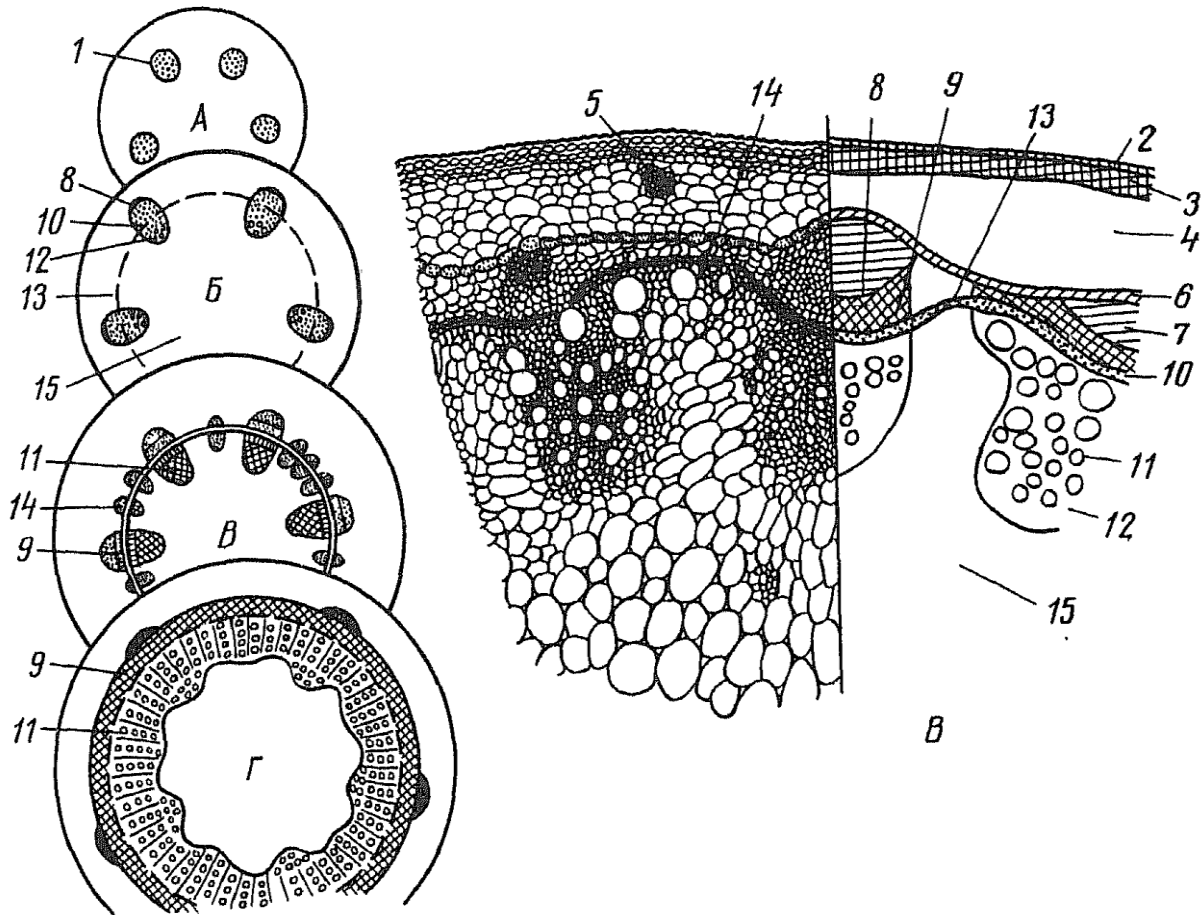


Рис. 75. Стебло соняшника (поперечні зрізи на різних рівнях)

А – зріз на рівні появи прокамбію, Б – на рівні появи камбію, В – на рівні переходу до непучкової будови, Г – на рівні сформованої структури; 1 – прокамбій, 2 – епідерма, 3 – коленхіма, 4 – паренхіма кори, 5 – смоляний хід, 6 – ендодерма, 7 – склеренхіма, 8 – первинна флоема, 9 – вторинна флоема, 10 – пучковий камбій, 11 – вторинна ксилема, 12 – первинна ксилема, 13 – міжпучковий камбій, 14 – пучок з міжпучкового камбію, 15 – паренхіма серцевини (3-6 – первинна кора, 7-15 – центральний циліндр)

Тяжі склеренхіми розташовані в комплексі з колатеральними провідними пучками, вони прилягають до флоємної частини пучка. Пучки відкриті, розташовані рівномірно по окружності стебла. Дещо увігнута зона пучкового камбію, виходячи за межі пучка, формує опуклу дугу міжпучкового камбію.

При перехідній будові прокамбій закладається окремими тяжами, первинна будова пучкова. Камбій утворюється з прокамбію і паренхіми первинних серцевинних променів. Пучковий камбій диференціюється в елементи вторинної флоєми і ксилеми. Міжпучковий камбій диференціюється так само, як і пучковий, в елементи флоєми і ксилеми і утворює нові пучки, розташовані між існуючими. Поступово ті й інші розростаються і можуть зливатися. В результаті діяльності міжпучкового камбію в більш старій частині стебла з'являється суцільний шар деревини і лубу. Таку будову мають деякі трав'янисті рослини (соняшник, топінамбур, осот та ін.).

Колатеральні провідні пучки розташовані в один ряд по колу. Флоєма відрізняється від оточуючої її паренхіми дрібнішими клітинами. Вона складається з сітовидних трубок, супутніх клітин і тонкостінної луб'яної паренхіми. Первинна флоєма, розташована в зовнішній частині пучка, деформована. Вторинна ксилема, утворена камбієм, включає судини великого діаметру (сітчасто-пористі), деревинні волокна і деревинну паренхіму. Первинна ксилема, розташована на межі з серцевиною, складається з невеликого числа кільчастих і спіральних судин малого діаметру і трахеїд.

У пучку між ксилемою і флоємою лежить камбіальна зона. Пучки розділені первинними серцевинними променями. На більш пізніх фазах росту в паренхімі серцевинних променів також утворюється камбій. Тяжі міжпучкового камбію примикають до пучкового камбію, утворюючи суцільний камбіальний циліндр. Міжпучковий камбій диференціюється тільки в паренхіму серцевинних променів.

Серцевина складається з пучко розташованих паренхімних клітин. У деяких з них також є друзи.

Якщо порівняти деревні та трав'янисті рослини, треба відзначити, що структура стебел у трав'янистих дводольних рослин більш різноманітна, ніж у дерев і чагарників, що служить показником їхньої високої спеціалізації. До особливостей будови стебел трав'янистих рослин, на відміну від деревних, треба віднести: відсутність або слабкий розвиток фелогену, значну паренхіматизацію, ослаблення діяльності камбію, редукцію механічних і частково провідних тканин.

Анатомічна будова листка

Внутрішня будова листків досить одноманітна, вона визначається основною функцією листа – фотосинтезом, а також транспірацією, газообміном. У листовій пластинці розрізняють 1) епідерму, 2) мезофіл, 3) провідні пучки (жилки). Функцію фотосинтезу виконує мезофіл, що містить хлорофіл. Епідерма, що покриває лист, забезпечує газообмін і транспірацію. Провідні пучки забезпечують лист водою. На поперечному зрізі листа також можуть бути зафіксовані й інші структури, які виконують специфічні функції в залежності від виду рослин.

Лист і зверху, і знизу вкритий епідермою. Клітини її тісно змикаються і містять продиhi. Залежно від наявності продиhiв тільки на верхній, тільки на нижній або на обох боках листа виділяють три групи листових пластинок.

Епістоматичні (від грец. *epi* – над, зверху і *stoma* – рот, гирло) листові пластинки містять продиhi у верхній епідермі.

Гіпостоматичні (від грец. *hypo* – внизу, під) – продиhi розташовані тільки в нижній епідермі листових пластинок.

Амфістоматичні (від грец. *amphi* – з обох боків) листові пластинки мають продиhi у верхній і нижній епідермі.

Часто епідерма вкрита захисною кутикулою і волосками, які захищають лист від зайвого випаровування. Звичайно епідерма одношарова, але у деяких рослин може бути багат шаровою, наприклад, у фікуса (рис. 77).

Між верхньою і нижньою епідермою знаходиться мезофіл. Є листя, у яких мезофіл складається з однакових клітин (папороті, хлорофітум). Але у більшості рослин мезофіл диференційований на стовпчастий (палісадний) і губчастий. Будова типового листа показана на рис. 76.

Кількість шарів стовпчастої паренхіми визначається тим, в яких умовах росте лист: навіть у одного виду рослин, що розвиваються на яскравому світлі, листя мають 2-3 шари стовпчастої паренхіми, в той час як тіньові – 1 шар.

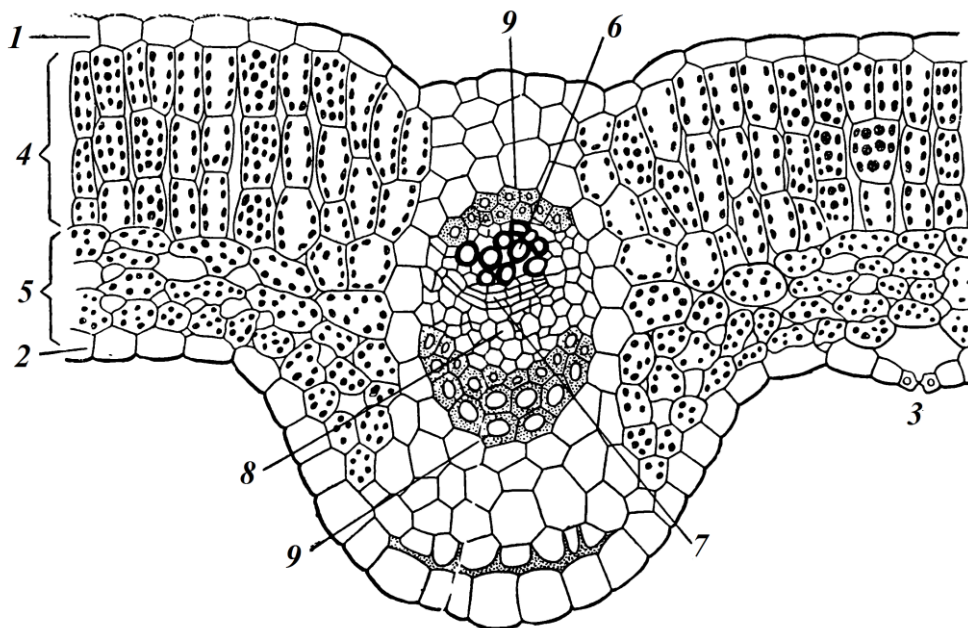


Рис. 76. Поперечний зріз листа редьки

1 – верхня епідерма, 2 – нижня епідерма, 3 – продих с повітряною порожниною, 4 – палисадний мезофіл, 5 – губчастий мезофіл, 6 – ксилема, 7 – камбій, 8 – флоема, 9 – склеренхіма, 10 – паренхіма

Під стовпчастим знаходиться губчастий мезофіл з більш пухким розташуванням клітин. Така його структура сприяє газообміну в листі. Вуглекислий газ, заходячи через продихи всередину листа, розподіляється по міжклітинникам, що підвищує ефективність фотосинтезу. В цілому завдяки розвиненій системі міжклітинників мезофіл має величезну внутрішню поверхню, яка у багато разів перевищує поверхню листової пластинки.

За розташуванням стовпчастого мезофілу виділяють три основні типи листових пластинок (рис. 77).

Біфациальний (від лат *bi* – що складається з двох частин, і *facies* – поверхня, форма) тип характеризується наявністю стовпчастого мезофілу тільки під верхньою епідермою. Такими є листки багатьох дводольних рослин.

Ізолатеральний (від лат *isos* – рівний, однаковий і *lateralis* – бічний) тип відрізняється наявністю стовпчастого мезофілу з обох боків листової пластинки. Така структура характерна для листків, які звичайно орієнтовані паралельно сонячним променям (лист евкаліпта).

Уніфіціальний, або радіальний, тип являє собою модифікацію ізолатерального типу. Його мають вузькі циліндричні або стовпчасті листя, наприклад, цибулі.

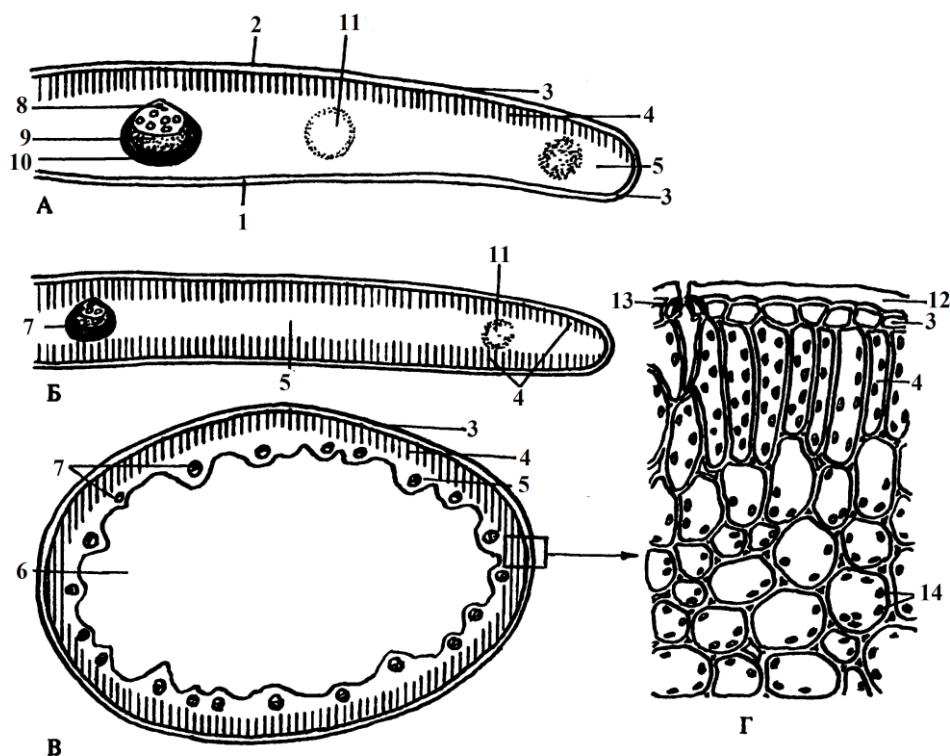


Рис. 77. Типи листових пластинок за розташуванням стовпчастого мезофілу

А – біфасціальний лист (лимон), Б – ізолатеральний лист (евкаліпт), В – уніфасціальний лист (цибуля); Г – фрагмент поперечного зрізу листка цибулі: 1 – абаксіальна сторона листової пластинки; 2 – адаксіальна сторона; 3 – епідерма; 4 – стовпчастий мезофіл; 5 – губчастий мезофіл; 6 – повітряна порожнина; 7 – провідні пучки; 8 – ксилема; 9 – флоема; 10 – склеренхіма; 11 – лізігенне вмістилище виділень; 12 – кутикула; 13 – прорихи; 14 – хлоропласти

У листі також є жилки, які інтенсивно галузяться. Вони виконують провідну і механічну функції. Провідна система листових пластинок представлена первинною ксилемою і первинною флоемою. Вони оточені обкладками з клітин склеренхіми, що підсилює міцність листової пластинки.

Особливістю листків є те, що в судинному пучку ксилема звернена до верхньої поверхні листка, а флоема – до нижньої. Це

пов'язано із структурою судинно-волокнистих пучків стебла, в яких ксилема розташовується ближче до центру.

Будова листка фікуса. Прикладом листка, що має верхній і нижній шари стовпчастого мезофіла, є листок фікуса (рис. 77). На рисунку добре видно кутикулу, що покриває епідерму, шари водозапасаючих клітин. Верхня палисадна тканина складається з двох шарів клітин, нижня – з одного. Продихи є тільки на нижній стороні листка, вони глибоко занурені. Листя фікуса цікаві тим, що в них формуються цистоліти (рис. 78).

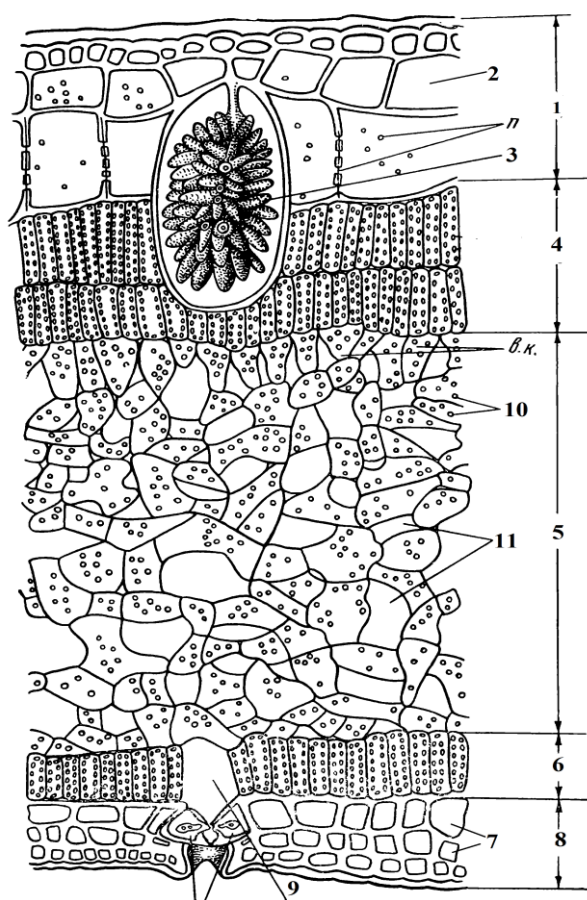


Рис. 78. Будова листка фікуса

- 1 – верхня епідерма з кутикулою,
- 2 – верхня водозапасаюча тканина,
- 3 – цистоліт,
- 4 – верхній стовпчастий мезофіл,
- 5 – губчастий мезофіл,
- 6 – нижній стовпчастий мезофіл,
- 7 – нижня водозапасаюча тканина,
- 8 – нижній епідерміс з продихами,
- 9 – продих з підпродиховою порожниною,
- 10 – хлоропласти,
- 11 – міжклітинники

Лист сосни. Своєрідну будову мають листя хвойних рослин, які називаються хвоєю. Будова такого листа на прикладі сосни показана на рис. 79.

Хвойні рослини, як правило, не скидають листя на зиму. З цим пов'язані особливості анатомічної будови хвої. Взимку рослини відчувають нестачу вологи, так як коріння при низькій температурі втрачає всмоктуючу здатність. У той же час транспірація в зимових

умовах не припиняється. Тому хвоя має пристосування до зменшення випаровування і перенесення низьких температур. Крім того, взимку на хвої затримується багато снігу, тому вона повинна бути досить міцною, щоб витримати його вагу. Голчаста форма хвої є одним з пристосувань до зниження транспірації за рахунок зменшення поверхні випаровування. Хвоя покрита епідермою, клітини якої витягнуті уздовж листа і мають сильно потовщені стінки. Зверху розташовується потужний шар кутикули, а на ньому – восковий наліт.

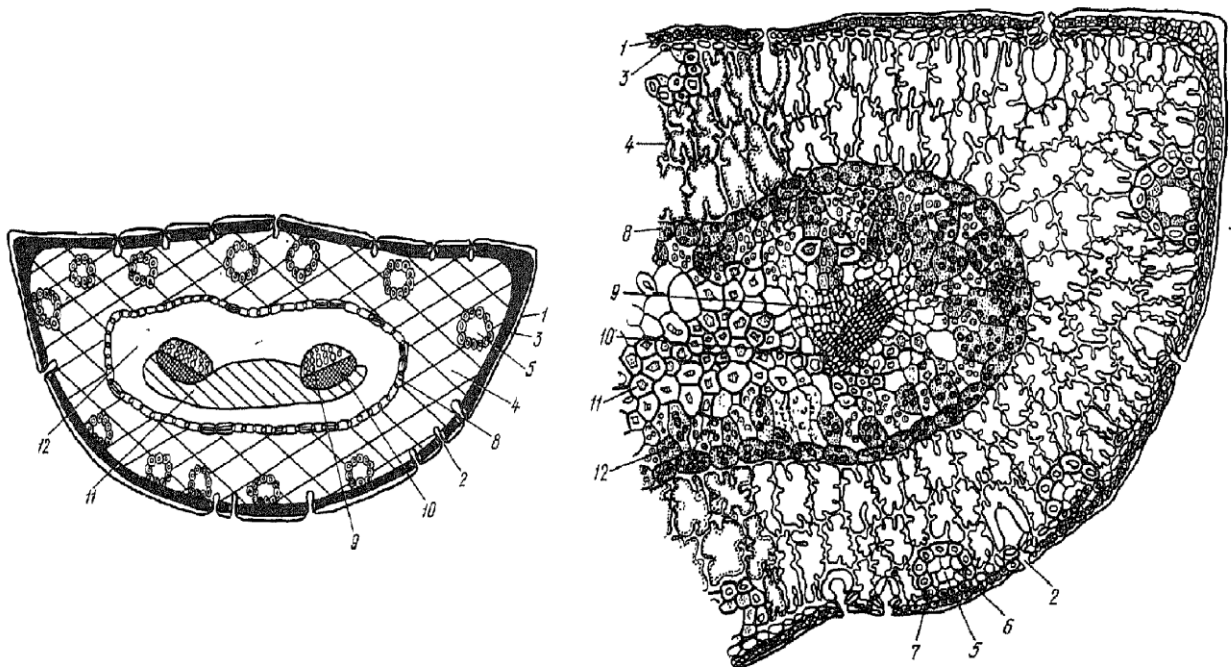


Рис. 79. Будова листка (хвоїнки) сосни

А – схема перерізу, Б – переріз; 1 – епідерма, 2 – продиховий апарат, 3 – гіподерма, 4 – складчастий мезофіл, 5 – смоляний хід, 6 – епітеліальні клітини, 7 – обкладка, 8 – ендодерма, 9 – ксилема, 10 – флоема, 11 – склеренхіма, 12 – паренхіма

Продихи занурені в поглиблення, тому замикаючі клітини знаходяться нижче рівня клітин епідерми. Над заглибленнями з продихами нависають вирости кутикули. Під епідермою розташовані один або кілька шарів товстостінних здерев'янілих мертвих клітин. Це – гіподерма або підкожиця. Вона переривається тільки під продихами. Разом з потовщеною епідермою вона служить захистом від зимового випаровування і низьких температур. Крім того, гіподерма виконує механічну функцію (рис. 79).

Мезофіл у хвої недиференційований, часто складчастий, що дещо компенсує малу поверхню голчастого листка. У мезофілі знаходяться смоляні ходи. Вони вистелені одношаровим епітелієм, який виробляє живицю, і оточені шаром товстостінних нездерев'янілих механічних клітин. Кількість смоляних ходів у хвої різних голонасінних різна: у сосни звичайної їх багато, у сосни європейської – 2-3, у ялини – одиниці, у кедрі їх немає зовсім.

У центрі хвої знаходиться безбарвна область, яку оточує одношарова ендодерма. Вона може мати пояски Каспарі або диференціюватися шляхом потовщення і здерев'яніння клітинних стінок. Іноді в ендодермі накопичуються крохмальні зерна. За ендодермою розміщується тканина, яку називають трансфузійною. Вона складається з двох типів паренхімних клітин. Одні клітини – мертві, з тонкими здерев'янілими стінками і облямованими порами – слугують для проведення води і мінеральних речовин з трахеїд в клітини мезофілу. Інші клітини – живі, тонкостінні, часто містять крохмальні зерна – транспортують асиміляти з мезофіла у флоему. У центрі хвої серед трансфузійної тканини знаходиться тяж склеренхіми, по обидва боки якого розташовуються два провідних пучка колатерального типу. Ксилема в пучках представлена трахеїдами, а у флоемі відсутні клітини-супутниці. Склеренхіма в центрі хвої разом з розташованою на периферії гіподермою надає листкам хвойних міцність (рис. 79).

Листопад

Листопад – це масове опадіння листків у рослин, найчастіше – у деревних дводольних.

Опадіння листків з дерева відбувається завдяки тому, що між листком і тим місцем, де листок прикріплюється, утворюється так званий роздільний шар (рис. 80). Він складається з тонкостінних клітин з целюлозними оболонками та щільною цитоплазмою. Щоб при відриві листка не утворилася рана, через яку можуть потрапити збудники хвороб, клітини під роздільним шаром на рослині пробковіють, а іноді і дерев'яніють. Перед опадінням листків у

роздільному шарі відбувається природна мацерація, і листок утримується лише на провідному пучку. (Клітини провідного пучка, розташовані біля роздільного шара, теж «закриваються» від можливих збудників хвороб: трахеальні елементи закупорюються тилами, камедями чи слизами, на ситовидних трубках утворюється калюс.) При пориві вітру такий листок відривається.

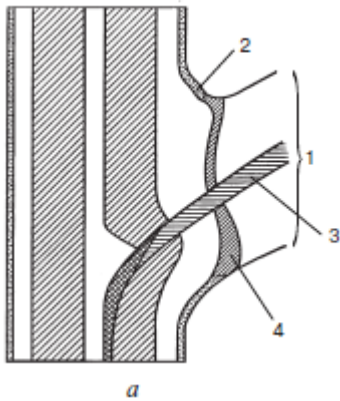


Рис. 80. Роздільний шар в основі черешка листка

1 – черешок; 2 – перидерма; 3 – провідний пучок листового сліду; 4 – роздільний шар

Перед листопадом у листках відбуваються біохімічні зміни. Поживні речовини відтікають з листків у інші органи (хоча значна частина поживних речовин все ж таки залишається). Дegradують органели, зокрема, хлоропласти. Хлорофіл, який маскував інші пігменти, руйнується. Листки змінюють колір на жовтий, червоний, бурий.

Листопад має велике значення в житті рослин помірних широт, тому що є пристосуванням до переживання несприятливого періоду (зими, посухи). Скидаючи листки, рослини різко зменшують поверхню, яка випаровує, що особливо важливо у зимовий період, коли корені воду не всмоктують, а транспірація продовжується. Древа без листків не затримують сніг та не ламаються під його тяжістю. Також листопад сприяє звільненню рослини від деяких речовин, які є шкідливими та гальмують певні процеси, що відбуваються у рослині (наприклад, кальцій, кремній, які накопичуються у листках протягом вегетаційного сезону).

Питання для самоконтролю до розділу 3

1. Вертикальні зони кореня і його конус наростання.
2. Первинна будова кореня (*півники*).
3. Перехід від первинної будови кореня до вторинної.
4. Перехід провідної системи від стеблового типу до кореневого.
5. Закладення і розвиток бічних коренів.
6. Вторинна будова кореня дводольних (*люцерна посівна, гарбуз*).
7. Різноманітність первинної будови стебел.
8. Загальний план первинної будови стебла.
9. Порівняйте первинну будова стебла дводольних і однодольних рослин.
10. Первинна будова стебла однодольних (*кукурудза*).
11. Як в конусі наростання стебла закладається прокамбій?
12. Типи закладення прокамбію у дводольних і їх зв'язок з будовою стебел.
13. Робота камбію в стеблі дводольних. Що таке камбіальна зона?
14. Вторинна будова стебла трав'янистих рослин пучкова (*гарбуз, хвилівник*).
15. Вторинна будова стебла трав'янистих рослин непучкова (*льон*).
16. Вторинна будова стебла трав'янистих рослин перехідна (*соняшник*).
17. Вторинна будова стебла деревних дводольних (*липа*).
18. Вторинна будова стебла хвойних рослин (*сосна*).
19. Будова пластинки листа.
20. Типи мезофіла.
21. Провідна система листа.
22. Будова хвої в зв'язку з пристосуванням її до перенесення зимових умов (*лист сосни*).
23. Що таке листопад? Яке його значення? У чому полягає підготовка рослин до опадання листя?
24. Порівняйте особливості та функції кореня і стебла.

Список рекомендованої літератури

Основна література

1. *Красильникова Л. А., Садовниченко Ю. А.* Анатомия растений. Растительная клетка, ткани, вегетативные органы: Учебн. пос. для вузов. – Харків: Колорит, 2007. – 242 с.
2. *Красильникова Л. О., Садовниченко Ю. О.* Анатомія рослин. Рослинна клітина, тканини, вегетативні органи: Навч. посіб. – Харків: Колорит, 2004. – 245 с.
3. *Красильникова Л. О., Авксентьева О. О., Садовниченко Ю. О.* Анатомія рослин. Рослинна клітина, тканини, вегетативні органи: підручник. – Харків : ХНУ імені В. Н. Каразіна, 2013. – 260 с.

Додаткова література

4. *Александров В. Г.* Анатомия растений. М.: Высшая школа, 1966. – 432 с.
5. *Бавтута Г. А., Ерей Л. М.* Практикум по анатомии и морфологии растений. – Минск : Новое знание, 2002. – 464 с.
6. *Ботаника.* Том. 1. Анатомия и морфология растений / Л. И. Курсанов, Н. А. Комарницкий, В. Ф. Раздорский, А. А. Уранов. – М. : Просвещение, 1966. – 424 с.
7. *Ботаника: Морфология и анатомия растений / А. Е. Васильев, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский, Т. И. Серебрякова, Н. И. Шорина.* – М. : Просвещение, 1988. – 480 с.
8. *Ботаника: Анатомія і морфологія рослин: Навч. посібник / М. І. Стеблянка, К. Д. Гончарова, Н. Г. Закорко.* За ред. М. І. Стеблянка. – К. : Вища школа, 1995. – 384 с.
9. *Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений: Учеб. для вузов / Т. И. Серебрякова, Н. С. Воронин, А. Г. Еленевский и др.* – М. : ИКЦ «Академкнига», 2006. – 543 с.
10. *Брайон О. В., Чикаленко В. Г.* Анатомія рослин: підручник. – Київ : Вища школа, 1992. – 272 с.
11. *Коровкин О. А.* Анатомия и морфология высших растений. Словарь терминов. – М. : Дрофа, 2007. – 268 с.
12. *Лотова Л. И.* Морфология и анатомия высших растений. – М. : Эдиториал УРСС, 2001. – 528 с.

13. *Паутов А. А.* Морфология и анатомия вегетативных органов растений: учебник. – Спб. : Изд-во С.-Петербур. ун-та, 2012. – 336 с.
14. *Потульницький П. М., Первова Ю. О., Сакало Г. О.* Ботаніка. Анатомія і морфологія рослин. – Київ : Вища школа, 1971. – 354 с.
15. *Современная ботаника.* – В 2-х т. / Рейн П., Шверт Р., Айк Хорн С. – М. : Мир, 1990. Т. 1. – 347 с. – Т. 2. – 344 с.
16. *Тутаюк В. Х.* Анатомия и морфология растений. – М. : Высшая школа, 1972. – 336 с.
17. *Хржановский В. Г., Пономаренко С. Ф.* Практикум по курсу общей ботаники. – М. : Высшая школа, 1979. – 422 с.
18. *Яковлев Г. П., Челомбитько В. А., Дорофеев В. И.* Ботаника: учебник для вузов / под ред. Р. В. Камелина. 3-е изд. испр. и доп. – Санкт-Петербург : СпецЛит, 2008. – С. 136 – 252.

ПОКАЖЧИК ТЕРМІНІВ

- Аеренхіма 68
Амілопласт 13
Анатомія рослин 6
Апарат продиховий 43, 44, 100
Астеросклерейда 50
- Брахісклерейда 50
Будова кореня 71, 72-79
- вторинна 71, 76-79
- первинна 71, 72-76
Будова стебла 80-95
- вторинна 80, 82, 83
- кільчасто-пучкова 80, 81
- непучкова 80-83, 86-90
- первинна 80, 81, 83-85
- проміжна 82, 83, 93-95
- пучкова 80-83, 90-92
- розсіяно-пучкова 80, 81, 84
- Вакуоль 7, 8, 14, 18, 19, 25, 42,
44, 52, 54, 55, 64, 71
Веламен 52, 53
Включення 14
Вмістилище 62, 63, 65
- лізігенне 63, 65, 98
- схизогенне 63, 65
Волокно 49, 57, 86, 87
- луб'яне 57, 86, 87
- склеренхімне 49
Волосок водопоглинальний 52,
53
Волосок залозистий 63
- кореневий 52, 70-73
- Гідатода 63-65
Гіподерма 100, 101
Глобоїд 17
Гутація 65
- Деплазмоліз 20
Деревина 33, 41, 57, 78, 81, 87-
90, 93
Дерматоген 72
Друза 24, 88, 92, 95
- Екзодерма 72, 73
Елементи трахеальні 57
Ендодерма 72-75, 77, 84, 86-88,
92-94, 100, 101
Епіблема 52, 72, 77
Епідерма 41-45, 52, 53, 63, 67,
84-86, 90-100
- Залозка 63, 64
Здерев'яніння 32, 33, 74
Зерно алейронове 17, 18, 54
- просте 17
- складне 17, 18
Зерно крохмальне 10, 13, 15, 54,
55, 67, 101
- напівскладне 16
- просте 16
- складне 16
- Зона кореня 52, 70-73
- всисна 52, 73
- поглинальна 70, 71
- поділу 70, 71
- проведення 70, 71, 73

- Зона росту 70, 71
 Зона перимедулярна 87
- Ідіобласти 50, 65
 Ініціалі 39, 40
- Каліптроген 72
 Камбій 40, 56, 60, 76, 77, 78, 84, 86-89, 91-93, 95, 96
 - корковий 40, 41, 45, 78
 - міжпучковий 81-83, 92-95
 - пучковий 81-83, 92-95
- Кільця річні 87-90
 Кірка 47
 - кільчаста 47
 - луската 47
- Клітина видільна 63, 65
 - замикаюча 43, 44
 - ініціальна 39, 40, 70
 - паренхімна 7, 9, 39, 57
 - прозенхімна 7, 8, 39, 49
 - пропускна 73-75
 - супутниця 57, 59, 60, 84, 88, 91, 94
- Коленхіма 48, 49, 84, 87, 92-94
 - куткова 48, 49, 90-92
 - пластинчаста 48, 49, 88, 92
 - пухка 48, 49
- Конус наростання 39, 40, 71, 83
- Кора 33, 53, 71-94
 - вторинна 77-79, 87, 88, 92
 - первинна 33, 53, 71-75, 77, 79, 84, 86-94
- Коркування 32, 33, 46, 71, 73
- Корок 47
 Ксилема 30, 56-62, 70, 81, 84, 89, 91, 92, 95, 96, 98, 100
 - вторинна 56, 77, 84, 86, 93, 94
 - первинна 56, 77, 78, 83, 84, 86, 94, 95, 97
- Кутин 42
 Кутикула 34, 42, 64, 92, 96, 98-100
 Кутинізація 32, 34
- Латекс 66
 Лейкопласт 9, 12, 13, 14, 42, 62
 Листок амфістоматичний 96
 - біфаціальний 97, 98
 - гіпостоматичний 96
 - епістоматичний 96
 - ізолатеральний 97, 98
 - уніфаціальний 97, 98
- Лігнін 33
 Луб 57, 78, 81, 93
- Мацерація 35
 Мезодерма 72-74
 Мезофіл 95-97
 - губчастий 96-99
 - палісадний 96
 - складчастий 100, 101
 - стовпчастий 96-99
- Мембрана порова 31
 Меристема 39, 40
 - апікальна 39, 40
 - бічна 40
 - верхівкова 39, 40

Меристема вставна 40
 - вторинна 41, 68
 - інтеркалярна 40
 - латеральна 40
 - первинна 41, 83
 Міжклітинник 35, 36, 65, 67,
 74, 97, 99
 - рексігенний 36
 - схизогенний 36
 - лізігенний 36
 Мінералізація 32, 34
 Молочник 63, 66
 - нечленистий 63, 66, 67
 - членистий 63, 67

Напівпроникненість 19
 Нектарник 63, 64

Оболонка клітинна 7, 8, 14, 26,
 59, 71
 - вторинна 30
 - первинна 29-31
 Олеопласт 13, 14
 Ослизнення 32, 35

Паренхіма 68, 88, 90-94, 96,
 100
 - основна 68, 79, 84-85, 87,
 90
 Периблема 72
 Перидерма 41, 45-48, 78, 79, 88
 Перицикл 73, 75-77, 79, 84, 90,
 91
 Перфорація 32, 58, 59
 Плазмалема 8

 Плазмодесми 7, 30, 32, 62
 Плазмоліз 19, 20
 - опуклий 20
 - судомний 20
 - ввігнутий 20
 Пластида 7, 9
 Пластинка серединна 31, 32, 35
 Пластинка ситовидна 59
 Плерома 72
 Поле порове первинне 30
 Пора 31, 58
 - напівоблямована 32, 58
 - облямована 31, 32, 57, 58
 - проста 31, 32
 Поровість судин 59
 - драбинна 59
 - супротивна 59
 - чергова 59
 Потовщення судин 59
 - кільчасте 59
 - сітчасте 59
 - спіральне 59
 Пояски Каспарі 74, 75, 101
 Пробка 41, 45-46, 55, 77-78, 87,
 89
 Провідний пучок 60
 Продих 42, 43, 44, 67, 95, 96, 98,
 99, 100
 Продих водяний 64, 65
 Прокамбій 40, 41, 56, 80, 87, 92-
 94
 Промеристема 40
 Промінь серцевинний 81, 82,
 87-90, 92, 95
 Протеїнопласт 13

Протопласт 7, 8, 18, 19, 42
Пучок судинно-волокнистий
60, 84, 90, 92
- біколатеральний 61, 62, 90,
91
- відкритий 60, 61, 78, 92, 93
- закритий 60, 61
- колатеральний 61, 78, 84,
92-94, 101
- концентричний 61, 62
- радіальний 61, 62, 76

Рафіди 24

Ризодерма 52, 72, 73

Ризоїди 51, 52

Серцевина 33, 75, 83, 86-90,
92, 94

Сік клітинний 19, 20

Склереїди 49, 50

Склеренхіма 49, 61, 84, 85, 90-
94, 96-98, 100, 101

Сочевичка 46, 47, 67

Стела 75, 76, 80, 90

Суберин 33

Судини 30

Тканина 6, 38-68

- асиміляційна 38
- губчаста 50, 51
- палісадна 50, 51
- складчаста 50, 51
- стовпчаста 50, 51
- водоносна 55
- вторинна 42
- первинна 42

Тканина твірна 38, 39

Тонопласт 8, 19

Торус 31

Трахеї 57, 58

Трахеїди 57-59, 65, 89, 101

Трихоми 44, 45

Трубка ситовидна 57, 59, 60, 84,
87-89, 91, 94

Фелема 45

Фелоген 45, 49

Фелодерма 45

Флоема 56-62, 70, 81, 84, 86, 88,
89, 91, 96, 98, 100

- вторинна 56, 77-79, 84, 93,
94

- первинна 56, 77, 78, 83, 84,
87, 94, 97

Хлоренхіма 50, 51

- губчаста 50, 51

- складчаста 50, 51

- стовпчаста 50, 51

Хлоропласт 7-10, 14, 42, 50, 51,
98, 99

Хромопласт 9, 11, 14

- глобулярний 12

- кристалічний 12

- трубчастий 12

Центр утворювальний 15, 16

Циліндр центральний 72, 73, 74,
79, 80, 86, 87, 90, 92-94

Цистоліт 65, 99

Чохлик кореневий 35, 70, 71, 72

Навчальне видання

Попова Олена Миколаївна

Анатомія рослин

КОНСПЕКТ ЛЕКЦІЙ

Для студентів заочної форми навчання
з дисципліни «Ботаніка»
(НАПРЯМ 6.040102. БІОЛОГІЯ)

За редакцією автора

Підп. до друку 26.09.2017. Формат 60x84/16.
Ум.-друк. арк. 6,16. Тираж 40 пр.
Зам. № 1627.

Видавець і виготовлювач
Одеський національний університет
імені І. І. Мечникова

Свідоцтво суб'єкта видавничої справи ДК № 4215 від 22.11.2011 р.

Україна, 65082, м. Одеса, вул. Єлісаветинська, 12
Тел.: (048) 723 28 39. E-mail: druk@onu.edu.ua