

# **МОРФОЛОГИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ**

САРАТОВСКИЙ ГОСУДАРСТВЕННЫЙ УНИВЕРСИТЕТ ИМЕНИ Г. ЧЕРНЫШЕВСКОГО

ФГБОУ ВО «Саратовский государственный университет имени Н. Г. Чернышевского»

Биологический факультет

Кафедра ботаники и экологии

О. В. Седова

## **МОРФОЛОГИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ**

Учебно-методическое пособие для студентов,  
обучающихся по направлению подготовки бакалавриата 06.03.01 Биология

по дисциплине «Введение в ботанику. Раздел “Морфология растений”»

Саратов  
2016

УДК 581.4  
ББК 28.5

Седова О. В.

Морфология высших растений: Учебно-методическое пособие для студентов биологического факультета. – Саратов, 2016. – 68 с.

В учебно-методическом пособии приведены теоретические материалы и изложены рекомендации к ведению лабораторных занятий по дисциплине «Введение в ботанику. Раздел “Морфология растений”». Пособие написано в целях более качественной подготовки студентов к занятиям во внеаудиторное время, лучшей организации их самостоятельной работы во время лабораторных занятий.

Пособие предназначено для студентов, обучающихся по направлению подготовки бакалавриата 06.03.01 Биология.

Рекомендуют к печати:  
кафедра ботаники и экологии

Печатается по решению:  
Методической комиссии биологического факультета  
Саратовского государственного университета имени Н. Г. Чернышевского

© Седова О. В. 2016

## СОДЕРЖАНИЕ

Введение.....	5
МОРФОЛОГИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ.....	6
Тема 1. Морфология корня. Метаморфозы корня.....	6
Тема 2. Морфология побега. Метаморфозы побега.....	10
Тема 3. Морфология листа. Метаморфозы листа.....	18
МОРФОЛОГИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ.....	32
Тема 4. Морфология цветка. Околоцветник. Формула и диаграмма цветка...	32
Тема 5. Морфология андроцея и гинецея. Строение семязачатка и пыльника, характеристика происходящих в них процессов.....	37
Тема 6. Двойное оплодотворение. Опыление. Апомиксис.....	45
Тема 7. Морфология соцветий.....	51
Тема 8. Морфология плодов и способы их распространения.....	55
Тема 9. Строение семян и проростков растений.....	60
Вопросы для промежуточного контроля успеваемости по модулю «Морфология растений».....	65
Список использованных и рекомендуемых источников.....	67

## Введение

Учебно-методическое пособие подготовлено для студентов, обучающихся по направлению подготовки бакалавриата 06.03.01 Биология.

Пособие построено с расчетом на индивидуальную работу каждого студента в лаборатории под руководством преподавателя после предварительного самостоятельного изучения материала по рекомендуемой литературе. К тому же, пособие должно способствовать развитию у студентов элементарных навыков самостоятельного исследования и поиска решений предложенных задач, что так необходимо им в предстоящей научно-практической деятельности.

Пособие содержит описание лабораторных занятий, посвященных основным разделам курса: Морфология корня. Метаморфозы корня; Морфология побега. Метаморфозы побега; Морфология листа. Метаморфозы листа; Морфология цветка. Околоцветник. Формула и диаграмма цветка; Морфология андрогиния и гинеция. Строение семяпочки и пыльника, характеристика происходящих в них процессов; Двойное оплодотворение. Опыление. Апомиксис; Морфология соцветий; Морфология плодов и способы их распространения; Строение семян и проростков растений. Каждое занятие составлено по единому плану: тема, цель работы, теоретические сведения, задания для аудиторной и внеаудиторной работ, пояснение к заданиям и вопросы для самоконтроля. Краткое изложение теоретических вопросов включает современные классификации и терминологию, основные принципы строения. Представленное пособие не заменяет необходимости чтения специальной литературы к каждому занятию.

# МОРФОЛОГИЯ ВЕГЕТАТИВНЫХ ОРГАНОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Вегетативными называют органы, которые составляют тело растения и выполняют основные функции его жизнедеятельности (питание, газообмен, запас питательных веществ и др.), включая вегетативное размножение. Основные вегетативные органы растений – листостебельные побеги (осуществляют фотосинтез) и корни (обеспечивают водоснабжение и минеральное питание).

## Тема 1. Морфология корня. Метаморфозы корня.

### Занятие 1.

**Цель занятия:** познакомиться с различными типами корней и корневых систем, видоизменениями корня.

### Теоретические сведения.

**Корень** – вегетативный орган высших растений, характеризующийся радиальной симметрией, апикальным ростом, осуществляемым деятельностью находящейся на его конце меристемы, и участвующий в транспорте веществ.

Корень отличается от стебля отсутствием листьев, наличием чехлика, прикрывающего апикальную меристему, волосков, поглощающих из почвы воду с растворенными в ней минеральными веществами, и эндогенным ветвлением, то есть заложением зачатков боковых корней во внутренних тканях, удаленных от апикальной меристемы. Стеблю свойственно экзогенное заложение боковых почек, начало которым дают наружные части конуса нарастания побега.

### Основные функции типичного корня:

1. Закрепление растения в субстрате (к субстрату).
2. Обеспечение водоснабжения и минерального питания растения, основу которого составляет поглощение из почвы воды с растворенными в ней веществами и проведение этих растворов в выше расположенные органы.
3. Участие в синтезе аминокислот, нуклеотидов, алкалоидов, гормонов роста и других физиологически активных веществ, образующихся при взаимодействии поступающих из почвы растворов с продуктами фотосинтеза, перемещающихся в корень из стебля и листьев.
4. Выделение ненужных метаболитов.
5. Запасание питательных веществ.
6. Взаимодействие с корнями других растений, микроорганизмами, грибами, обитающими в почве.

### Типы корней.

Закладывается корень в зародыше семени, при росте он направлен вертикально вниз, т.е. обладает положительным геотропизмом. Такой корень называется *главным*, свойственен только семенным растениям.

На нем формируются *боковые корни* первого порядка, на которых, в свою очередь, развиваются боковые корни второго порядка. Их развитие осуществляется акропетально: чем моложе боковой корень или его зачаток, тем ближе к кончику главного корня он находится. Боковые корни растут более или менее горизонтально, так как в отличие от главного корня положительным геотропизмом они не обладают. Морфологически боковые корни сходны с главным, но обычно тоньше и короче его.

*Придаточные корни* очень разнообразны. Могут возникать на стеблях, листьях и корнях. От боковых корней они отличаются тем, что закладываются не только вблизи от апекса материнского корня, но и на старых участках корней. В их расположении нет закономерностей. Придаточные корни увеличивают всасывающую поверхность корневой системы, образуются при повреждении органов (например, при черенковании). Стеблевые придаточные корни в эволюции растительного мира возникли раньше главного. Они свойственны всем споровым архегониальным растениям.

### **Классификация корневых систем.**

Совокупность всех корней одной особи образует *корневую систему*.

У споровых растений придаточные корни закладываются на побеге очень рано, в апикальной меристеме и на более старых участках побега закладываться уже не могут, т.е. являются стеблеродными корнями. Так как у высших споровых семян и зародыш с зародышевым корешком отсутствуют, то вся корневая система образована придаточными корнями и называется *первичногоморизной* (от греч. *гомо* – равный и *риза* – корень) *корневой системой*.

Так как у семенных растений развиваются разные по происхождению типы корней, то их корневые системы внешне отличаются от корневых систем споровых архегониальных. Различают два типа корневых систем у семенных растений: *аллоризную* (от греч. *аллос* – другой) и *вторичногоморизную*.

*Аллоризная корневая система* характеризуется сильным развитием главного корня, достигающего значительной длины и резко отличающегося от боковых корней. Такую корневую систему называют также стержневой.

У большинства однодольных растений и некоторых двудольных (сем. лютиковые, подорожниковые и др.) главный корень быстро отмирает или степень своего развития не отличается от многочисленных придаточных корней, составляющих пучок (мочку). Такую корневую систему называют мочковатой, или *вторичногоморизной*, однако гоморизия у этих растений вторичного происхождения (в исходной гоморизии споровых архегониальных даже зачатка главного корня не бывает).

По глубине проникновения корней в почву выделяют три типа корневых систем: *поверхностные* (20–50 см), *глубинные* (2–10 м и более) и *универсальные* (с корнями глубинными и поверхностными). В условиях сухого и жаркого климата у растений обычно развивается глубоко уходящая в почву корневая система, нередко достигающая грунтовых вод. Напротив, в

условиях вечной мерзлоты в северных районах (например, в тундре, в лесотундре), где в течение короткого и холодного лета почва прогревается на небольшую глубину, у растений развивается поверхностная корневая система. Не проникают глубоко в почву корни растений, произрастающих на болоте, где грунт перенасыщен водой и растения испытывают недостаток в кислороде.

По степени ветвления и охвата почвы различают: *экстенсивные* (маловетвистые, охватывающие большой объем почвы) и *интенсивные* (сильно разветвленные и небольшие по объему).

### **Метаморфозы корня.**

Часто корни выполняют особые функции, и в связи с этим у них меняется строение – метаморфоз корней. Под *метаморфозом* понимают резкое, наследственно закрепленное видоизменение органа, вызванное сменой функций. Видоизменения корня очень разнообразны.

*Микориза и сожительство с бактериями.* Корни многих растений сожительствуют с грибами. Корневые окончания и сросшиеся с ними гифы грибов образуют микоризу. Гифы гриба либо снаружи оплетают корень (такую микоризу называют *эктотрофной*, или эктомикоризой), либо они проникают вглубь корня и живут в его клетках, где сильно ветвятся, образуя клубок (такую микоризу называют *эндотрофной*, или эндомикоризой). В некоторых случаях сочетаются оба типа микоризы. Микоризные корни не имеют корневых волосков. Их апикальный рост рано прекращается, а необычное ветвление приводит к образованию своеобразных утолщений.

*Бактериальные клубеньки* на корнях растений из семейства бобовых представляют собой измененные боковые корни, приспособленные к симбиозу с бактериями из рода *Rhizobium*. Между клетками корня и бактериями существует тесное биохимическое взаимодействие.

*Втягивающие (контрактильные) корни* могут укорачиваться у своего основания, что приводит к втягиванию побега в почву; характерны для луковичных и клубнелуковичных растений (луки, гладиолусы, лилии, тюльпаны).

*Запасные корни* обычно утолщены и сильно паренхиматизированы.

Сильно утолщенные придаточные корни георгина, чистяка называют *корневыми шишками*. У многих, чаще всего двулетних растений (например, морковь, свекла, редис, репа и др.) возникает образование, носящее название *корнеплода*. В его образовании участвуют и главный корень, и нижняя часть стебля (гипокотиль).

*Воздушные корни* образуются у многих тропических эпифитов (растения, которые живут на ветвях и стволах деревьев, используя их как подпорку для поднятия к свету) из семейств орхидных, ароидных, бромелиевых. Воздушные корни этих растений свободно висят в воздухе и приспособлены к поглощению влаги в виде дождя и росы. Сверху они покрыты веламеном – это губчатая, обычно многослойная, гигроскопичная мёртвая ткань, которая, как и ризодерма, относится к первичным покровным тканям. Образуется из поверхностного слоя апикальной меристемы корня.



Протопласт веламена отмирает, поэтому клетки всасывают воду не осмотическим, а капиллярным путём.

*Дыхательные корни (пневматофоры)* хорошо развиты у некоторых тропических мангровых деревьев (например, у соннератии и авиценнии), обитающих по побережью океана, в полосе приливов и отливов, а также у растений, произрастающих на болотах (болотный кипарис). Такие корни имеют постоянно слущивающуюся корку и многочисленные чечевички; в них сильного развития достигает аэренхима; характеризуются отрицательным геотропизмом.

*Ходульные корни* образуются у деревьев, живущих в тех же мангровых зарослях по берегам океанов. От стволов под углом отходят придаточные корни, которые, достигнув земли, сильно разветвляются. Со временем основания стволов перегнивают, и деревья стоят на этих корнях, как на ходулях.

*Столбовидные корни (корни-подпорки)* образуются у индийских баньянов. Эти корни закладываются как придаточные на горизонтальных ветвях дерева и свешиваются вниз. Достигнув почвы, они разветвляются в ней и сильно утолщаются, превращаясь в столбовидные, поддерживающие крону дерева. Такие корни-подпорки позволяют разрастаться дереву, которое может занимать площадь до 2500 м<sup>2</sup>.

#### **Задание для аудиторной работы:**

1. Опишите в рабочей тетради морфологические признаки корней каждого изученного растения (на примере представленных гербарных образцов), зарисуйте растения с различными типами корневой системы, обозначьте тип корневой системы; типы корней (по происхождению), которыми она представлена.

2. Изучите, зарисуйте метаморфозы корней и укажите их функции (на примере представленных гербарных образцов и живых объектов): корневые шишки, корнеплод, присоску, воздушные корни. Определите, какие корни (и их участки), а также другие части растения принимают участие в образовании метаморфоза.

#### **Задание для внеаудиторной работы:**

1. В тетради заполните таблицу 1 и зарисуйте метаморфозы корней. В примечании укажите происхождение корней и другие их особенности.

Таблица 1

Метаморфозы корня

Название метаморфоза	Функции	Примеры растений	Примечания	Рисунок
1.				

#### **Контрольные вопросы:**

1. Что такое корень? Перечислите его основные функции.

2. Какие зоны выделяют в молодом кончике корня?
3. Какие существуют типы корней по происхождению? Назовите отличительные особенности боковых и придаточных корней.
4. Дайте определение понятию корневая система.
5. Приведите классификации корневых систем по способу образования, по морфологическим особенностям и по размещению корней в почве.
6. Какая дифференциация корней существует в корневых системах?
7. Охарактеризуйте метаморфозы корней, приведите примеры.

## Тема 2. Морфология побега. Метаморфозы побега.

### Занятие 2.

**Цель занятия:** познакомиться с общей морфологией побега у древесных и травянистых растений, с различными типами побегов и почек, метаморфозами побега.

### Теоретические сведения.

**Побег** – основной надземный вегетативный орган высшего растения, который характеризуется отрицательным геотропизмом, положительным фототропизмом, полярностью. Вегетативные побеги выполняют функцию фотосинтеза или воздушного питания, но имеют и ряд других функций. Спороносные побеги обеспечивают бесполое размножение.

Побег состоит из оси – стебля, листьев – в типичном случае плоских боковых органов, почек – зачаточного нового побега, обеспечивающих длительное нарастание побега и его ветвление. Побег имеет метамерное строение. *Метамер* – это повторяющийся участок побега, состоящий из узла, листа, почки и нижележащего междоузлия. *Узел* – участок стебля с отходящим от него листом или мутовкой листьев и пазушной почкой (у некоторых растений узлы четко различимы в виде утолщений стебля – злаки, гвоздичные, зонтичные). Если лист или мутовка листьев полностью окружают стебель основанием, то узел называется закрытым; открытый узел несет лист не охватывающий его целиком. *Междоузлие* – участок стебля между соседними узлами.

В зависимости от длины междоузлий побеги бывают *удлиненные (ауксибласты)* и *укороченные (брахибласты)* (рис. 1). У яблони и

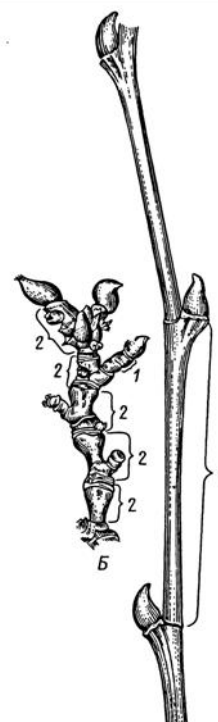


Рис. 1. Укороченный (А) и удлиненный (Б) побеги платана:  
1 – междоузлие,  
2 – годовые приросты  
(по Хржановскому,  
Пономаренко, 1988)

груши на укороченных побегах развиваются цветки, а затем плоды, отчего эти побеги у плодовых деревьев называют *плодушками*. Укороченные побеги есть у лиственницы, сосны, осины и других древесных растений.

### Типы нарастания и ветвления.

*Ветвление* – это биологический процесс, приводящий к увеличению числа одноименных структур у растений. Выделяют два типа ветвления: верхушечное и боковое. *Верхушечное ветвление* – это такое ветвление, при котором оси последующих порядков (дочерние оси) образуются за счет деления верхушечной меристемы материнской оси. При верхушечном ветвлении материнская ось как таковая прекращает свой рост и образуется ограниченное количество (как правило, две, реже три и более) дочерних осей. *Боковое ветвление* характеризуется заложением боковых осей ниже верхушки главной оси, вследствие чего деятельность верхушечной меристемы не прекращается. Термин “ветвление” не синоним термину “нарастание”. Под *нарастанием* понимают процесс увеличения линейных размеров морфологических структур. У растений нарастание осевой системы может быть трех типов: моноподиальное, симподиальное и дихотомическое (рис. 2).

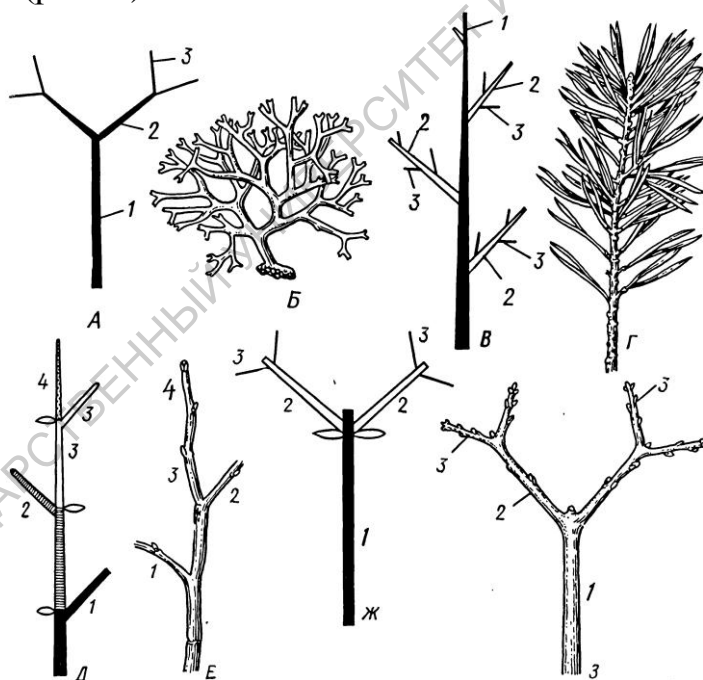


Рис. 2. Типы нарастания и ветвления. Верхушечное дихотомическое: А – схема; Б – водоросль диктиота. Боковое моноподиальное: В – схема; Г – ветка сосны. Боковое симподиальное: Д – схема; Е – ветка черемухи. Боковое ложнодихотомическое: Ж – схема; З – ветка сирени (по Яковлеву, Челомбитько, 1990).

Моноподиальное и симподиальное нарастания наблюдаются при боковом ветвлении, а дихотомическое – при верхушечном. *Дихотомическое нарастание* может быть равновильчатым (изотомным) и неравновильчатым (анизотомным). В первом случае обе боковые оси имеют одинаковые размеры (плаун сплюснутый). При неравновильчатом

нарастании дочерние оси отличаются друг от друга не только по мощности, но и по направлению роста (плаун булавовидный).

*Моноподиальный тип* нарастания характеризуется тем, что главная ось нарастает своей верхушкой неограниченно долго, практически в течение всей жизни, и является осью 1-го порядка. Боковые оси всегда развиты слабее, но их нарастание идет по тому же типу, что и материнской оси. У деревьев с моноподиальным нарастанием часто формируется пирамидальная крона, например, как у ели. Этот тип нарастания встречается также у дуба, клена, ясеня, а из травянистых растений – у одуванчика, подорожника и др.

При *симподиальном* нарастании конус нарастания главного побега функционирует ограниченное время. В результате главная ось растения (ствол у древесных растений) не сопоставима с главной осью растений, характеризующихся моноподиальным нарастанием, так как состоит из осей разных порядков ветвления. Симподиальное нарастание свойственно тополи, березе, липе и другим цветковым растениям.

Разновидность симподиального нарастания, называемая *ложнодихотомическим (ложновильчатым)*, нередко встречается у растений с супротивными листьями – у сирени, омелы. У них из верхушечной почки развивается генеративный побег – одиночный цветок или соцветие, и дальнейший рост главного побега прекращается.

**Почка** – зачаточный, еще не развившийся укороченный побег. По положению на теле растения почки бывают верхушечные, или терминальные, пазушные и придаточные. Рост стебля в высоту у большинства цветковых растений осуществляется за счет *верхушечной* почки, или конуса нарастания; у некоторых растений (злаки, хвощи и др.) – за счет вставочного роста побегов.

*Боковые, или пазушные, почки* дают боковые побеги следующего порядка. Они закладываются в пазухах листьев и имеют такое же строение, что и верхушечные.

Почки на побегах могут располагаться одиночно и группами. При одиночном расположении на побеге выделяют *верхушечное* и *пазушное супротивное* расположение почек (каштан конский, клен, сирень, спирея и др.), *верхушечное* и *пазушное очередное* (ива, вяз, тополь, лещина и др.); при групповом расположении почек – *серийное* (кирказон, бузина и др.), *коллатеральное* (волчье лыко, чеснок посевной и др.) и *мутувчатое* (слива домашняя, элодея, вороний глаз и др.).

*Придаточные* почки могут формироваться у многих растений за счет деятельности камбия, перицикла и других образовательных тканей в разных вегетативных органах (корне, стебле, листе). Появляются эти почки на пнях многих деревьев, образуя пневу поросль (дуб, береза, липа, лещина и др.), а также у большинства многолетних травянистых растений (тысячелистник, осот и др.).

Из почек могут развиваться не только вегетативные побеги, но и цветки, соцветия. Почки, в которых присутствуют зачаточный стебель,

зачаточные листочки и цветки, называют *смешанными*, или *вегетативно-генеративными*, а почки, в которых заложен только зачаточный стебель с листьями, – *вегетативными*. Почки, из которых развиваются лишь цветки, именуют *цветочными*.

По периоду покоя почки делятся на спящие, зимующие, возобновления и обогащения. Многие пазушные почки находятся в состоянии покоя, поэтому их называют *спящими* или *глазками*. Спящие почки все время нарастают своей осью внутри ствола на толщину ежегодного годичного прироста древесины. В результате разных видов обрезки, обмерзания, обкусывания животными и других повреждений, а также при ослаблении роста кроны эти спящие почки могут давать побеги, например, *волчки* (жировые, ивановы, водяные побеги) – сильные, вертикально направленные побеги с длинными междоузлиями и крупными листьями. У старых плодовых деревьев волчки используют для восстановления кроны (омолаживающая обрезка).

Почки, находящиеся, в состоянии покоя зимой, называют *зимующими*. Снаружи они покрыты специализированными кроющими кожистыми почечными чешуйками, которые представляют собой наружные листья или части этих листьев. Кроющие чешуйки защищают внутренние части почки от неблагоприятных зимних условий (испарение, резкие колебания температуры и др.), такие почки называют *закрытыми*. Лишь немногие зимующие почки некоторых растений (у сирени, барбариса, крушины, калины и др.) не имеют типичных защитных почечных чешуй, такие почки называют *открытыми*.

У древесных растений тропических широт, где существует засушливый период года, а также на корневищах и других видоизмененных побегах многолетних трав имеются почки *возобновления*, из которых весной следующего года развиваются надземные побеги.

Почки, лишенные периода покоя, называются почками *обогащения*, из которых вырастают побеги обогащения. Побеги обогащения характерны для большинства однолетников (фасоль, мокрица, донник и др.). Большое количество побегов одного растения существенно увеличивает его фотосинтезирующую поверхность.

**Стебель** – осевая часть побега, состоящая из узлов и междоузлий, и растущая за счет апикальных и интеркалярных меристем. Основные функции стебля: опорная (механическая), проводящая, вынос к свету листьев. Иногда стебель служит органом запаса веществ (клубни, стебли кактусов). Через стебель осуществляется связь между корнями и листьями. По стеблю перемещаются питательные вещества (растворы минеральных солей), поглощенные корнем из почвы и органические вещества, образованные в листьях в процессе фотосинтеза. Стебель несет на себе цветки и плоды. Стебель древесных растений называется стволом.

Стебель обычно имеет более или менее цилиндрическую форму и в поперечном сечении бывает округлым. Однако растения некоторых семейств или отдельные виды отличаются другой формой стебля, что является их систематическим признаком. Например, для растений семейства губоцветные

характерен четырехгранный стебель, для осоковых – трехгранный, для злаков – полый в междоузлиях стебель (соломина) и др. (рис. 3).

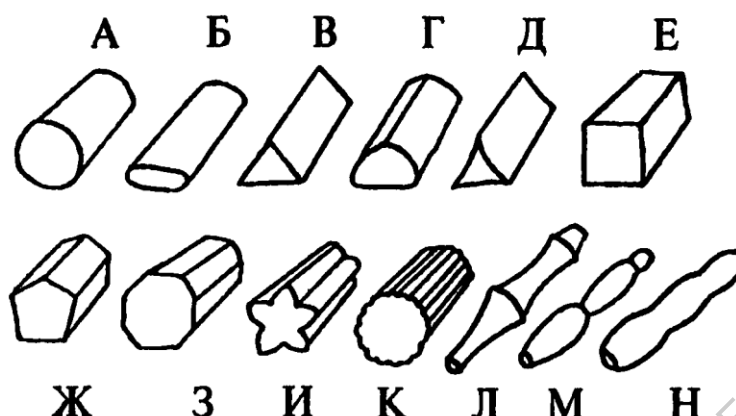


Рис. 3. Стебли в поперечном сечении: А – цилиндрический, Б – сплюснутый, В – треугольный, Г – тупо-трехгранный, Д – вогнуто-треугольный, Е – четырехгранный, Ж – пятигранный, З – восьмигранный, И – ребристый, К – бороздчатый, Л – узловатый, М – членистый, Н – четковидный (по Лотовой, 2000).

#### Направление роста побегов.

По направлению и способу роста стебли часто бывают прямостоячими (ортотропными) (береза, тополь, тысячелистник обыкновенный, астра и др.), реже – приподнимающимися (анизотропными) (клевер луговой, лапчатка серебристая и др.), горизонтальными (плагиотропными), которые делятся на ползучие (в узлах образуются придаточные корни), например, клевер ползучий, костяника, земляника и др. и стелющиеся (вербейник монетчатый, кабачок и др.), вьющимися (хмель, вьюнок полевой и др.), цепляющимися (подмаренник цепкий и др.), лазящими (усиконосными), например, горох, чина и т.д. (рис. 4)

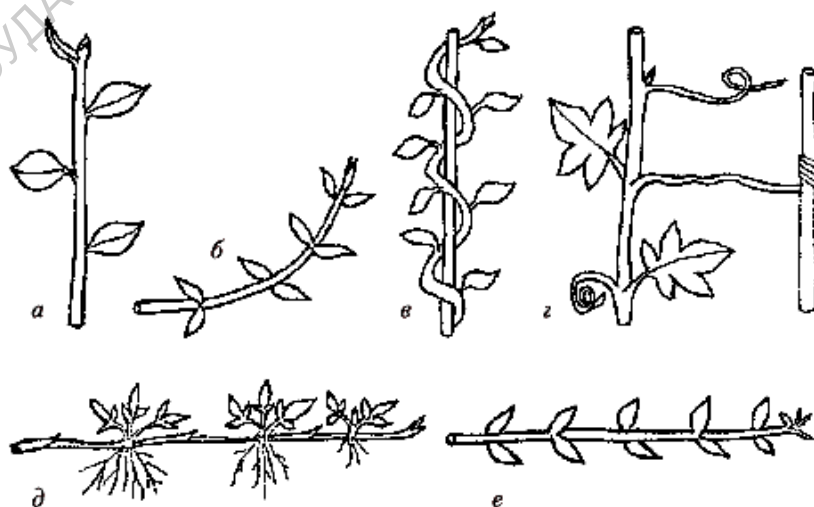


Рис. 4. Типы побегов по направлению и способу роста: а – ортотропный, б – анизотропный, в – вьющийся, г – лазящий, д – ползучий, е – плагиотропный.

### **Метаморфозы побега.**

Побег, представляющий собой целостную структурно-функциональную систему, способен к разнообразным видоизменениям, что связано не только с его мультифункциональностью, но и лабильностью поведения в разных условиях существования. Метаморфизироваться могут главные и боковые побеги растений, почки и листья.

Самым простым видоизменением главного побега можно считать *кочан* столовой капусты, представляющий собой почку гигантских размеров: среднюю часть кочана занимает мясистый стебель (кочерыга), вдоль которого расположены сочные мясистые листья. Наиболее мелкие и молодые из них находятся внутри кочана вокруг конуса нарастания, которым заканчивается кочерыга. В кочане оба органа побега участвуют в накоплении питательных веществ: водорастворимых сахаров и других биологически ценных соединений, в том числе витаминов, но основная роль принадлежит листьям.

В других метаморфизированных побегах запасные вещества сосредоточены либо в стеблях, либо в листьях.

*Корневище* представляет собой побег с чешуевидными листьями низовой формации, почками и придаточными корнями. Как и надземные побеги, корневища могут нарастать моноподиально и симподиально. Почки, развивающиеся в надземные побеги, обычно имеют плотные чешуи, предохраняющие конус нарастания от повреждения почвенными частицами. Тонкие, сильно разветвленные ползучие корневища характерны для пырея, короткие и довольно мясистые – для купены, ириса, очень толстые – для кубышки, кувшинки.

*Столон* – удлиненный тонкий побег с недоразвитыми листьями. В отличие от корневища он обычно недолговечен. Основная функция – участие в вегетативном размножении (например, усы у земляники). У кислицы stolony участвуют в накоплении питательных веществ, откладывающихся в сильно утолщающихся низовых листьях.

*Клубень* в отличие от корневища и stolона сильно укорочен и утолщен. Запасные вещества в нем локализируются в стеблевой паренхиме. Клубни могут развиваться на корневищах, stolонах, главном побеге и других частях растений. Они могут быть подземными и надземными. У картофеля клубни формируются на подземных stolонах – беловатых хрупких побегах с чешуевидными листьями, развивающихся из пазушных почек, находящихся в основании олиственных побегов. На его поверхности в очередном порядке располагаются пазушные одиночные, или чаще собранные в группы почки – глазки, сидящие в небольших ямках, обрамленных с одной стороны бровками – остатками оснований листьев. Мощные корневищные клубни с большим количеством крахмала характерны для таро, или колоказии съедобной из семейства ароидных, которую культивируют в тропических и субтропических странах. Надземные клубни, развивающиеся из нижней части главного побега, характерны для капусты кольраби. У некоторых эпифитных орхидей клубни формируются из одного или нескольких нижних

междоузлий побега. Они зеленые и участвуют в фотосинтезе, имеют шаровидную, цилиндрическую или иную форму и называются туберидиями.

*Луковица*, как и клубень, представляет собой специализированный видоизмененный укороченный побег, служащий не только для хранения питательных веществ, но и для перенесения неблагоприятных периодов года, вегетативного возобновления и размножения растений. Луковицы свойственны однодольным растениям из семейств лилейных, амариллисовых и других. Как исключение они встречаются у двудольных: некоторых видов кислицы и жирянки. Стебель, называемый донцем, в луковице сильно редуцирован и более или менее уплощен. Он несет листья в виде чешуй, а в нижней части – придаточные корни. В отличие от корневища и клубня запасными органами луковицы служат мясистые чешуи. Надземные луковицы значительно мельче, их обычно называют луковичками. Они формируются из пазушных почек вегетативных (лилия тигровая) и цветочных (некоторые виды лука, мятлики луковичный и альпийский и др.) побегов. Луковички отделяются от стебля, падают на землю и укореняются, образуя новые растения.

*Клубнелуковица* – подземное видоизменение побега, сочетающее признаки корневища и луковицы. Она развивается из побега с сильно укороченным стеблем, от нижней части которого отходят придаточные корни. На верхушке клубнелуковицы, или в ее основании находится почка, из которой образуется цветочный побег. Стебель клубнелуковицы покрыт основаниями отмерших прошлогодних листьев, имеющих вид сухих пленчатых чешуй. Из почек, находящихся в их пазухах, развиваются новые клубнелуковицы – детки. Клубнелуковицы имеются у шафрана, гладиолуса и др.

У некоторых растений побеги в процессе развития теряют листья и фотосинтезирующим органом становится стебель, называемый в этом случае *кладодием*. Обычно он уплощен, как у тропического растения мюленбекии, или гомалокладуса, из семейства гречишных. В узлах хорошо выражены перетяжки, поэтому кладодий выглядит членистым. Во влажных условиях кладодии могут быть олиственными, но в сухую погоду листья опадают. Как орган фотосинтеза кладодий имеет хорошо развитую хлорофиллоносную ткань, расположенную под эпидермой. Кладодии, по внешнему виду сходные с листьями, называют *филлокладиями*. Они развиваются из боковых почек, поэтому всегда находятся в пазухе небольшого пленчатого или чешуевидного листа.

*Колючка* – это сильно одревесневший безлистный укороченный побег с острой верхушкой. У боярышника побег, развивающийся весной в пазухе листа, сначала имеет мелкие листья и верхушечную почку. Вскоре верхушечный рост прекращается, листья опадают, стебель сильно одревесневает и превращается в колючку.

Цепляющиеся растения снабжены *усиками*, которые, как и колючки, представляют собой видоизмененные боковые побеги. У пассифлоры усики простые, неветвистые, с закрученной верхушкой. Они находятся в пазухах листьев, как и цветки. Ветвистые усики винограда представляют собой



видоизмененные соцветия. У девичьего винограда пятилисточкового окончания разветвленных усиков дисковидно расширены и играют роль присосок, помогающих растению взбираться на опору. Усики побегового происхождения образуются также у тыквы, арбуза, огурца и других представителей семейства тыквенных.

### Задание для аудиторной работы:

1. Изучите и зарисуйте морфологические особенности побега тополя (*Populus* sp.). Обозначьте удлинённый побег (ауксибласт), укороченный побег (брахибласт), верхушечную почку, узел, междуузлие, листовый след, пазуху листа, пазушную почку, метамер побега.

2. Определите способы нарастания побегов у растений (на примере представленных гербарных образцов), зарисуйте и обозначьте дихотомическое, ложнодихотомическое, моноподиальное, симподиальное нарастания. Римскими цифрами укажите порядки ветвления.

3. Рассмотрите и зарисуйте различные типы почкорасположения боковых почек (на примере представленных гербарных образцов и живых объектов): очередное, супротивное, сериальное, коллатеральное.

4. Определите и зарисуйте поперечное сечение стебля растений (на примере представленных гербарных образцов): трехгранный, четырехгранный, крылатый, бороздчатый.

### Задание для внеаудиторной работы:

1. Изучите по учебнику и материалам лекции основные видоизменения (метаморфозы) побега и заполните таблицу 2.

Таблица 2

Метаморфозы побега

Вид метаморфоза	Особенности строения	Функции	Примеры растений	Рисунок
Корневище				
Луковица				
Клубнелуковица				
Клубень				
Кочан				
Усики				
Колючки				
Филлокладии				
Кладодии				

### Контрольные вопросы:

1. Дайте определение побегу. Какие функции выполняет побег?
2. Что такое метамер побега? Какие существуют типы побегов по длине междуузлий?
3. Что такое ветвление побегов? Какие существуют типы ветвления?

4. Что такое нарастание побегов? Какие существуют типы нарастания?
5. Каково внутреннее строение вегетативной почки?
6. Приведите классификацию почек: по положению на теле растения, по периоду покоя, по органам, развивающимся из почки.
7. Что такое каулифлория?
8. Какие почки называют открытыми и закрытыми?
9. Какие функции выполняет стебель?
10. Какие существуют типы побегов по направлению роста, положению в пространстве?
11. Какие существуют метаморфозы побегов (надземные, подземные)?
12. Каковы функции и биологическое значение метаморфозированных побегов и их частей?

### Тема 3. Морфология листа. Метаморфозы листа.

#### Занятие 3.

**Цель занятия:** познакомиться с основными частями листа, разнообразием листовых пластинок, морфологией простых и сложных листьев, типами прикрепления листьев к стеблю, жилкованием листовой пластинки, типами листорасположения, листовой мозаикой, явлением гетерофиллии, метаморфозами листа.

#### Теоретические сведения.

**Лист** – боковой двусторонне симметричный орган растения с ограниченным верхушечным ростом, выполняющий три главные функции: фотосинтез, транспирацию и дыхание. Типичный лист состоит из пластинки, имеющей дорзиовентральное строение (верхняя – адаксиальная сторона отличается от нижней – абаксиальной) основания, черешка и прилистников.

**Основание листа** обычно расширенное, сросшееся со стеблем в области узла и частично или полностью обрастающее его. В первом случае узел называют неполным, во втором – полным.

**Черешок** развивается у большинства цветковых, некоторых голосеменных растений (саговник, гинкго) и папоротников. Он укрепляет листовую пластинку на стебле, в большой степени определяет ее ориентацию, так как может менять свое положение, осуществляет передвижение веществ. Черешок может значительно превышать длину листовой пластинки, как у настурции, или бывает очень коротким, как у вяза.

В зависимости от наличия черешка листья делятся на *черешковые* (*короткочерешковые*, *длинночерешковые*) и *сидячие*. Если листовая пластинка соединена со стеблем при помощи черешка, лист называют *черешковым*, если черешка нет и пластинка соединена со стеблем основанием – *сидячим*. Если края основания пластинки полностью охватывают стебель в области узла, лист называют *стеблеобъемлющим*, если они окружают стебель лишь наполовину – *полустеблеобъемлющим*. Если в

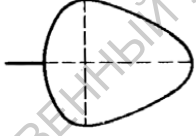
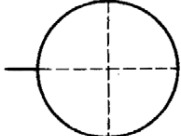
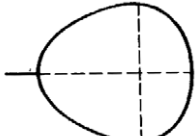
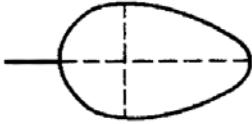

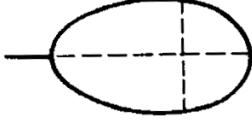


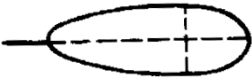
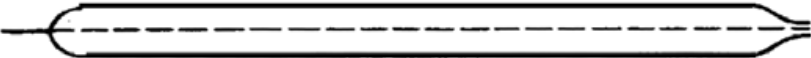
стеблеобъемлющем листе края основания пластинки срастаются между собой, возникает *пронзенный* лист. Если основание пластинки, срастаясь со стеблем, образует на нем продольную кайму, лист называют *низбегающим*.

**Влагалищные листья.** Длинные влагалища характерны для листьев злаков. Если края влагалища срастаются между собой на значительном протяжении, образуя трубку, его называют закрытым, или замкнутым, если они остаются свободными, но заходят один за другой, влагалище называют открытым, или незамкнутым. В месте перехода в листовую пластинку влагалище образует язычок (*ligula*) в виде довольно длинной или короткой пленочки, оторочки, либо волосков. Язычок плотно прилегает к стеблю, препятствуя попаданию воды внутрь влагалища, защищающего находящуюся в основании междоузлия зону интеркалярного (вставочного) роста.

**Пластинка** – самая важная часть листа, так как именно в ней осуществляются наиболее активно функции фотосинтеза, транспирации и дыхания. Листовые пластинки внешне очень разнообразны. При их описании обращают внимание на два признака: соотношение длины и ширины и расположение наиболее широкой части посередине листовой пластинки либо выше или ниже ее (табл. 3).

Таблица 3

Основные формы листьев

Соотношение длины и ширины листа	Наиболее широкая часть		
	ближе к основанию листа	посередине листа	ближе к верхушке листа
Длина равна ширине или немного превышает ее	 Широкояйцевидный	 Округлый	 Обратно-широкояйцевидный
Длина превышает ширину в 1,5–2 раза	 Яйцевидный	 Эллиптический	 Обратнояйцевидный
Длина превышает ширину в 3–4 раза	 Узкояйцевидный	 Ланцетный	 Обратно-узкояйцевидный
Длина больше ширины в 5 и более раз	 Линейный		

В ряде случаев листья описывают по сходству с очертаниями каких-либо предметов, например, игольчатые, тесьмовидные, мечевидные, сердцевидные, лировидные, щитовидные, чешуевидные и др. (рис. 5).

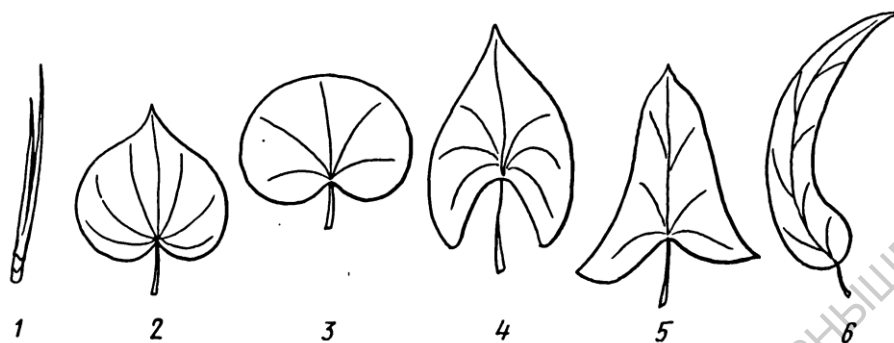


Рис. 5. Особые формы пластинок листьев: 1 – игольчатая, 2 – сердцевидная, 3 – почковидная, 4 – стреловидная, 5 – копьевидная, 6 – серповидная (по Яковлеву, Челомбитько, 1990).

Морфологическое разнообразие листовых пластинок связано также с особенностями строения их оснований, верхушек и краев (рис. 6, 7). Край листовой пластинки может иметь неглубокие вырезы разных очертаний.

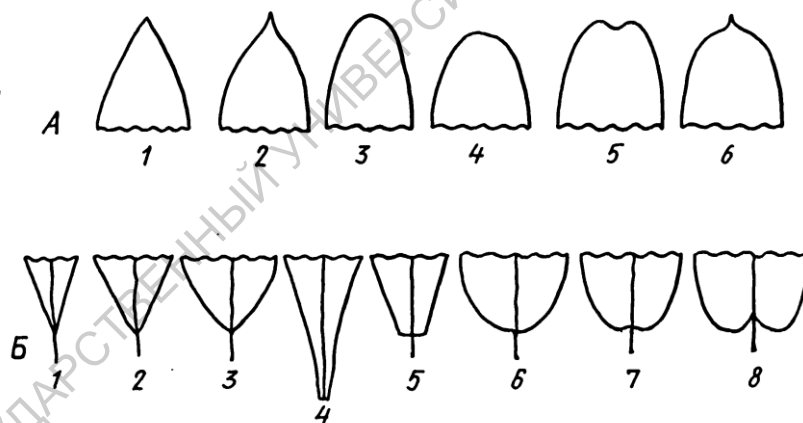


Рис. 6. Основные типы оснований и верхушек листовых пластинок.  
 А – верхушки: 1 – острая, 2 – оттянутая, 3 – туповатая, 4 – округлая, 5 – выемчатая, 6 – с остроконечием;  
 Б – основания: 1 – узкоклиновидное, 2 – клиновидное, 3 – ширококлиновидное, 4 – низбегающее, 5 – усеченное, 6 – округлое, 7 – выемчатое, 8 – сердцевидное (по Яковлеву, Челомбитько, 1990).

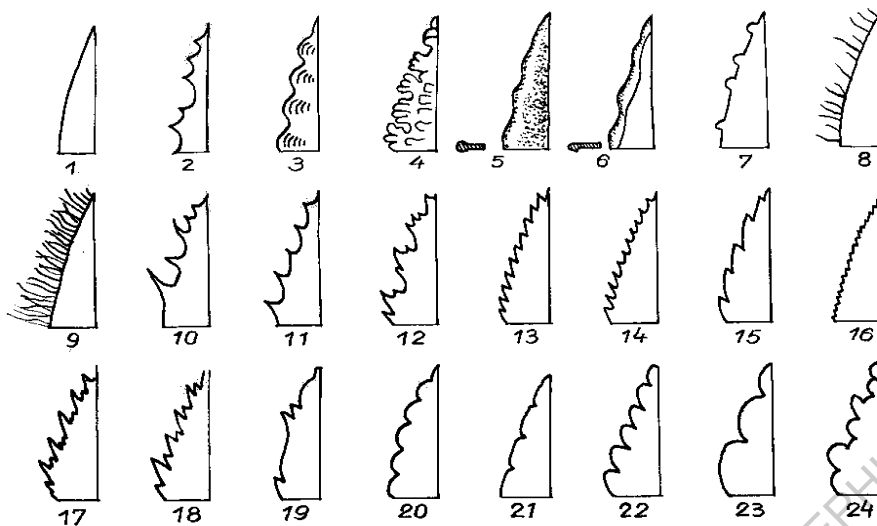


Рис. 7. Типы края пластинки листа.

- 1 – цельнокрайний; 2 – выемчатый; 3 – волнистый; 4 – курчавый; 5 – хрящеватый; 6 – завернутый; 7 – с мозолистыми утолщениями; 8 – реснитчатый; 9 – волосистый; 10 – шиповатый; 11 – зубчатый; 12 – двоякозубчатый; 13 – пильчатый; 14 – тонкопильчатый; 15 – крупнопильчатый; 16 – мелкопильчатый; 17 – неравнопильчатый; 18 – двоякопильчатый; 19 – расставлено-пильчатый; 20 – городчатый; 21 – тупогородчатый; 22 – острогородчатый; 23 – крупногородчатый; 24 – двоякогородчатый (Атлас по описательной морфологии высших растений, 1956).

Более глубокие вырезы, достигающие до  $1/4$ ,  $1/2$  половины пластинки листа или до средней жилки, свойственны *расчлененным листьям* (рис. 8).

		Тройчато- (трех-)	Пальчато-	Перисто-
Простые листья	Лопастный (расчлененный менее чем до половины ширины полуластинки)			
	Раздельный (расчлененный глубже половины ширины полуластинки)			
	Расчлененный до средней жилки)			

Рис. 8. Типы расчленения пластинки простого листа (по Яковлеву, Челомбитко, 1990).

Если глубина вырезов меньше половины полупластинки, лист называют *лопастным*; если она примерно равна половине полупластинки – *раздельным*; если вырезы доходят до средней жилки – *рассеченным*. Соответственно и сами части пластинки листа между вырезами называют лопастями, долями или сегментами. В зависимости от их числа и расположения листья могут быть тройчатыми, пальчатыми и перистыми.

Иногда выросты различаются по размерам и очертаниям. Так, могут быть лировидные листья с крупной конечной лопастью или долей; прерывисто-перистые, в которых крупные доли или сегменты чередуются с более мелкими; струговидные с треугольными очертаниями выростов и др. (рис. 9).

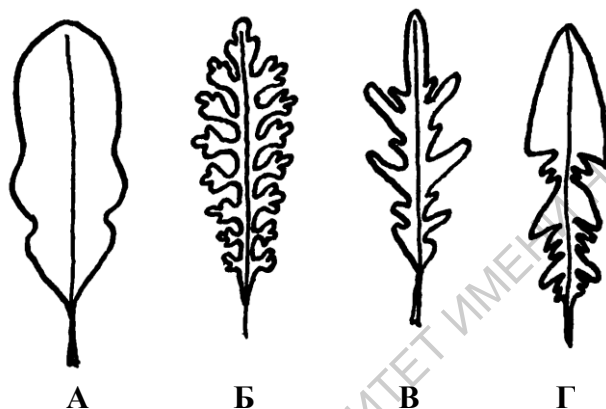


Рис. 9. Особые типы расчленения пластинки простого листа: А – лировидный, Б – дуперисторассеченный, В – прерывчато-перисторассеченный, Г – струговидный (по Лотовой, 2000).

На основании листа многих растений образуются парные, часто несимметричные, пленчатые или похожие на листовые пластинки выросты – **прилистники**. У бобовых, травянистых розоцветных, а также у розы, они сохраняются в течение всей жизни листа, а у яблони, клена, липы, бегонии они рано опадают. Прилистники могут срастаться с черешком, как у шиповника, или между собой, образуя вокруг стебля муфту, называемую *раструбом*, что характерно для растений семейства гречишные.

#### **Жилкование листьев.**

*Жилки* – это проводящие пучки, проходящие по листу, затем идущие в стебель. Их функции – проводящая и механическая. Соотношение между средней и боковыми жилками, их топографические особенности и характер коммуникаций между ними создают разные типы жилкования, представляющего собой важный диагностический признак растения (рис. 10).

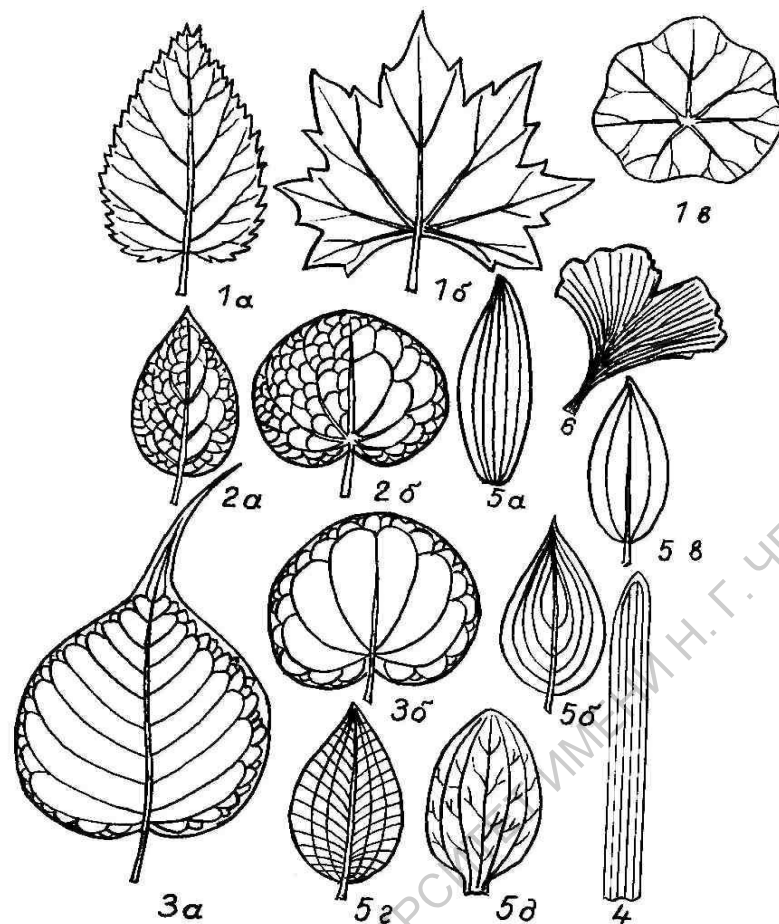


Рис. 10. Типы жилкования. Закрытое: 1а – перистокраебежное; 1б – пальчато-краебежное; 1в – лучисто-краебежное; 2а – перисто-сетчатое; 2б – пальчато-сетчатое; 3а – перисто-петлевидное; 3б – пальчато-петлевидное; 4 – параллельное; 5а – дуговидное; 5б – перисто-дуговидное; 5в – пальчато-дуговидное; 5г – дуговидно-кривобежное; 5д – дуговидно-остробежное. Открытое: 6 – дихотомическое (Атлас по описательной морфологии высших растений, 1956).

Различают два основных типа жилкования: открытое и закрытое. В первом случае жилки, или проводящие пучки, не связаны между собой и слепо заканчиваются близ края листовой пластинки. Классическим примером открытого жилкования служит вильчатое, или *дихотомическое*, жилкование, встречающееся у современных папоротников, а из голосеменных – у гинкго двулопастного. При дихотомическом жилковании главная жилка не выражена.

Закрытое жилкование характеризуется наличием анастомозов между боковыми жилками, которые, в свою очередь, могут разветвляться на жилки 2-го, 3-го и последующих порядков. Тип закрытого жилкования определяется также соотношениями между главной и боковой жилками. При *параллельном* жилковании, свойственном линейным листьям злаков, осок, все жилки идут вдоль всей листовой пластинки, местами образуя анастомозы. Жилки сходятся у верхушки листовой пластинки.

*Дуговидное* жилкование, характерное для широких листьев, отличается от параллельного лишь тем, что жилки, проходящие от основания до верхушки листовой пластинки, дуговидно изогнуты, как у ландыша.

Жилкование называют *перистым*, если в листовой пластинке хорошо выражена главная, или средняя, жилка, идущая от основания до верхушки, а от нее под углом отходят боковые жилки, которые, в свою очередь, могут разветвляться. Такое жилкование имеют листья дуба, березы, ольхи, осины и многих других растений.

*Пальчатое* жилкование отличается от перистого наличием одной или нескольких крупных боковых жилок, лучеобразно отходящих от основания главной жилки, как у клена, манжетки. В зависимости от топографических особенностей боковых жилок высших порядков ветвления близ края листовой пластинки перистое и пальчатое жилкование подразделяют на краевое (краебежное) и петлевидное. В первом случае боковые жилки доходят непосредственно до края пластинки, заходя в зубчики или даже выступая за их пределы в виде щетинок или остей. Во втором случае боковые жилки, не доходя до края листовой пластинки, петлевидно изгибаются, присоединяясь к выше расположенной жилке, также петлевидно изогнутой.

Если все боковые жилки многократно ветвятся и их ответвления соединены анастомозами, жилкование называют *сетчатым*. В этом случае все жилки образуют сеть, каждая ячея которой представляет собой участок листовой пластинки – ареолу.

### **Листорасположение.**

Закономерности заложения листовых зачатков на конусе нарастания побега обуславливают и порядок расположения листьев на стебле. Обычно листья более или менее равномерно распределены на стебле, но у некоторых растений они могут быть сближены, если их междоузлия очень короткие. В этих случаях возникают розетки листьев. Чаще всего встречаются прикорневые розетки, как у манжетки, ястребинки, гравилата и других растений.

Различают пять типов листорасположения, или филлотаксиса (от греч. *филлон* – лист и *таксис* – порядок расположения): очередное, супротивное, двурядное, мутовчатое и ложномутовчатое.

При *очередном* листорасположении в каждом листовом узле развивается один лист (береза, дуб, вишня, тополь, яблоня, пшеница и др.). Очередное, или спиральное, листорасположение является самым сложным и наиболее распространенным у покрытосеменных растений. Оно характеризуется различными вариантами листового цикла. При спиральном листорасположении, начиная от верхушечной почки, основания последовательно возникающих листьев можно соединить условной линией. Эту линию называют *генетической спиралью* (парастихой). На генетической спирали листья располагаются так, что группы их находятся друг над другом в виде продольных рядов. Их можно соединить вертикальной прямой линией, которую называют *ортостихой*.



Участок побега между двумя ближайшими листьями, лежащими на одной ортостихе, называется *листовым циклом*.

Число оборотов генетической спирали в листовом цикле может быть различным – 1, 2, 3, 5 и больше. Число листьев в листовом цикле – 2, 3, 5 и больше. Эту закономерность установил итальянский ученый Фибоначчи. Формулу очередного расположения листьев можно представить в виде дроби: в числителе показывают число оборотов генетической спирали, а в знаменателе – число листьев в листовом цикле. При подсчете листьев не считают первый лист следующего цикла. Если сложить числители и знаменатели двух соседних дробей, то получим следующий вариант очередного расположения листьев. Этот ряд известен в математике как ряд Фибоначчи:  $1/2$ ,  $1/3$ ,  $2/5$ ,  $3/8$ ,  $5/13$  и т.д. (рис. 11).

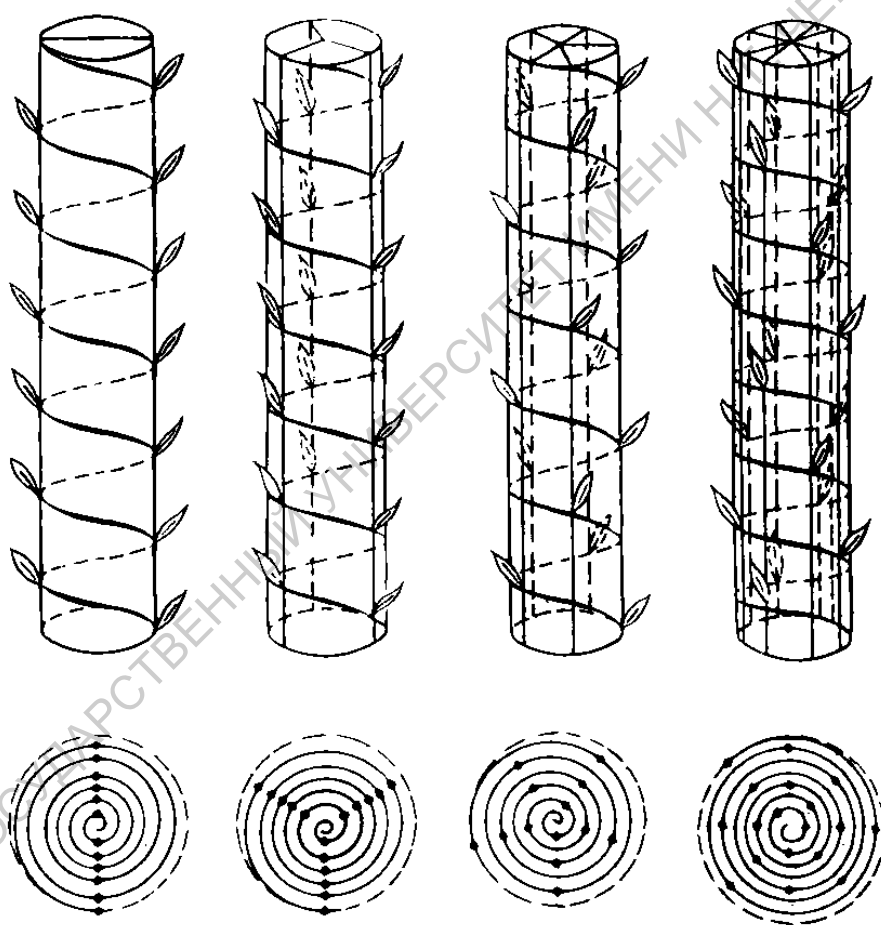


Рис. 11. Спиральное расположение листьев:  $1/2$  (формула листорасположения) – ирис, гладиолус;  $1/3$  – камыш, осоки;  $2/5$  – дуб, тополь, шиповник, табак;  $3/8$  – капуста, подорожник.

*Супротивное* листорасположение характеризуется наличием в узле двух листьев – одного напротив другого. Угол расхождения между ними составляет  $180^\circ$ , или  $1/2$  окружности стебля. Супротивные листья в соседних узлах могут располагаться строго один над другим, то есть двумя продольными рядами. Однако гораздо чаще листья каждого узла расположены между листьями соседних узлов. При таком накрест-супротивном расположении, характерном, например, для представителей

семейства губоцветных, стебель будет иметь четыре ряда листьев с углом расхождения  $90^\circ$ , или  $1/4$  окружности стебля.

*Двурядное листорасположение* характерно для однодольных, когда листья на стебле располагаются с двух сторон в одной плоскости. Угол расхождения составляет  $180^\circ$ .

При *мутовчатом* листорасположении от узла отходят более двух листьев, углы расхождения между ними будут равны  $360^\circ/n$ , где  $n$  — число листьев в мутовке. В мутовке из трех листьев угол расхождения составляет  $120^\circ$ , или  $1/3$  окружности стебля.

*Ложномутовчатое* — прилистники принимают форму листьев, в результате от узла могут отходить два листа и два прилистника, только в пазухе листьев имеются почки.

### Листья простые и сложные.

Если у листа одна пластинка, его называют *простым*. В *сложных* листьях пластинок несколько или много. Каждая из них обычно имеет собственный черешочек, отходящий от общего черешка — *рахиса*. Отдельную пластинку сложного листа называют листочком (рис. 12).

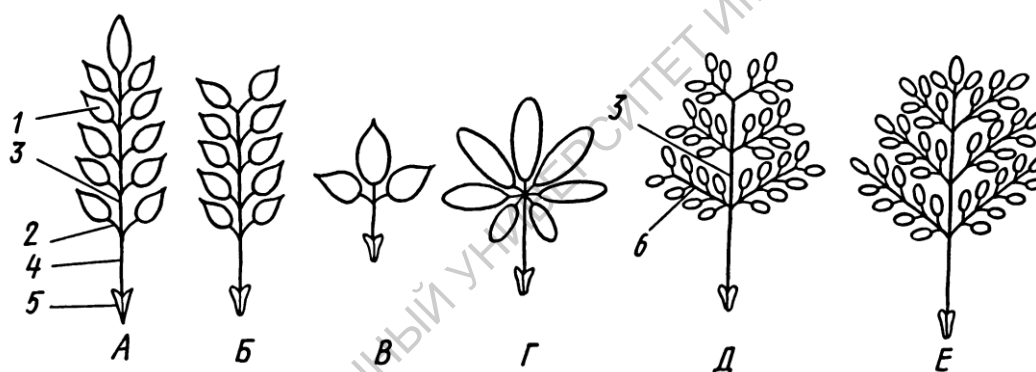


Рис. 12. Типы сложных листьев. А — непарноперистосложный;

Б — парноперистосложный; В — тройчатосложный; Г — пальчатосложный;

Д — дваждыпарноперистосложный; Е — дваждынепарноперистосложный.

1 — листочек, 2 — черешочек, 3 — рахис, 4 — черешок, 5 — прилистники,

6 — рахис первого порядка (по Яковлеву, Челомбитько, 1990).

В зависимости от числа листочков и их расположения на общем черешке различают листья тройчатосложные, пальчатосложные, в которых листочки расположены веером, и перистосложные, в которых листочки расположены вдоль рахиса в два ряда, один напротив другого. Число листочков может быть парным и непарным. Для некоторых растений характерны дважды- и даже многократносложные листья.

### Листовая мозаика. Формации листьев.

Листья древесных растений нередко различаются размерами пластинок и черешков, что характерно для листовой мозаики, благодаря которой достигается более или менее равномерное освещение листьев, находящихся в одной плоскости. Так, у клена и конского каштана между длинночерешковыми листьями с крупными пластинками располагаются

более мелкие короткочерешковые листья. В листовой мозаике вяза листья различаются лишь размерами пластинок, черешки у них очень короткие.

Разновидностью листовой мозаики можно считать *анизофиллию* (от греч. *анизос* – неравный и *филлон* – лист) – разнолистность срединных листьев в пределах 1 – 2 близлежащих узлов. Ярко проявляется на плагиотропных побегах у древесных растений (например, у клена платановидного), у некоторых видов селлагинеллы (отдел Плауновидные). Ее плагиотропные побеги имеют четыре ряда листьев: два ряда крупных, расположенных по краям уплощенного стебля, и два ряда мелких, смещенных на верхнюю сторону.

В пределах одного и того же побега листья имеют неодинаковое строение, составляя три *ярусные формации*. Листья, находящиеся в основании побега, называют низовыми, приуроченные к средней его части, наиболее активно участвующие в фотосинтезе – срединными, а расположенные на его верхушке в области соцветий – верховыми. При описании листьев наибольшее внимание уделяют срединным.

*Низовые листья* могут быть пленчатыми, как у ландыша, или чешуйчатыми. Такие листья характерны для корневищ, луковиц. К низовым листьям относят семядоли и почечные чешуи, опадающие по мере развития почки.

*Верховые листья* – это кроющие листья цветков и соцветий. Они могут быть мелкими пленчатыми зелеными или бурыми. Иногда верховые листья имеют крупные размеры и яркую окраску. У белокрыльника кроющий лист соцветия ярко-белый, у некоторых видов антуриумов из того же семейства ароидных он пурпуровый. Яркая окраска верховых листьев привлекает опылителей.

*Срединные листья* не всегда одинаковы. При *гетерофиллии* (от греч. *гетерос* – разный и *филлон* – лист), или разнолистности, различия между ними очень резкие. Так, у водного растения стрелолиста нижние из срединных листьев, развивающиеся под водой, тесьмовидные, выше находятся длинночерешковые листья с плавающими овальными пластинками, еще выше – также длинночерешковые листья со стреловидными пластинками, выступающими над водой. Хорошо выражена гетерофиллия у водных лютиков. У колокольчика круглолистного первые срединные листья округлые, выше расположенные листья – с узкими пластинками. Таким образом, гетерофиллия связана либо с разными условиями, в которых развиваются разные по возрасту листья, либо с выполнением ими разных функций.

### **Метаморфозы листа.**

Листовые *колючки* свойственны барбарису. У очень молодых побегов их нет. Оставшиеся сегменты, представляющие собой по существу жилки бывшей листовой пластинки, впоследствии сильно одревесневают и превращаются в 3-5-рассеченные колючки, в пазухах которых находятся почки или развившиеся из них укороченные побеги.

В колючки могут превращаться и прилистники. Такие парные колючки, находящиеся в основании перистосложных листьев, имеют белая акация и карагана.

*Усики*, характерные для многих представителей семейства бобовых, образуются из верхних частей перистосложных листьев.

У чернодревесинной акации, произрастающей в Австралии, исходный тип листа дваждыперистосложный. Однако у взрослых растений развитие листа сопровождается расширением черешка (рахиса), приобретающего вид удлиненной листовой пластинки, и редукцией настоящих листочков. Такие листовидные черешки, осуществляющие фотосинтез, называют *филлодиями*. Они встречаются и у некоторых бразильских видов кислицы.

Своеобразную форму листьев имеет тропическая лиана дисхидия Раффлеза, у которой наряду с обычными развиваются также *мешковидные листья*. Они образуются вследствие срастания краями свертывающихся вдоль средних жилок листовых пластинок, так что верхние их стороны становятся внутренними. Такой мешковидный лист служит для хранения воды, попадающей в него через находящееся наверху отверстие. Через него же внутрь этого органа вырастают отходящие от стебля придаточные корни, поглощающие содержащуюся в нем воду.

#### **Ловчие листья хищных растений.**

Большое морфологическое разнообразие свойственно листьям так называемых хищных, или плотоядных, растений. Они принадлежат к разным семействам, живут в разных климатических зонах, среди них есть и водные, и болотные, и эпифитные растения. В этих условиях растения не получают достаточного минерального питания, прежде всего они страдают от недостатка азота. В связи с этим растения выработали ряд приспособлений для переваривания сажащихся на их листья мелких беспозвоночных, восполняя, таким образом, недостаток натрия, калия, магния, фосфора, азота. Ловчими органами у этих растений служат видоизмененные листья.

Наиболее широко распространена росянка, растущая на торфяных болотах почти повсеместно. Это растение с розеткой листьев, имеющих округлые или овальные листовые пластинки, по краям и на верхних сторонах которых расположены волоски с красноватыми головками, выделяющими капельки прозрачной густой липкой слизи, к которой прилипает сажащееся на лист насекомое. Его движения приводят к изгибанию волосков и обволакиванию насекомого слизью. Продуцируемые растением вещества из класса аминов парализуют животное. Края листа загибаются внутрь, прикрывая добычу, переваривающуюся под действием пищеварительных ферментов и других веществ, содержащихся в слизи. Всасывание веществ, освобождающихся при разложении насекомого, осуществляют железистые волоски. Переваривание длится несколько дней, после чего лист раскрывается, на железистых волосках снова появляются капельки слизи.

У североамериканской венеиной мухоловки листья расположены розеткой вокруг цветоноса. Черешок листа плоский, фотосинтезирующий, а пластинка представляет собой две створки, расположенные под углом одна к

другой. Края створок с длинными крепкими зубцами. На верхней стороне каждой створки расположены по три чувствительных волоска, при прикосновении к которым, происходит захлопывание створок, при этом зубцы заходят друг за друга. Внутренняя (морфологически верхняя) сторона створок богата мелкими красноватыми железками, выделяющими пищеварительные ферменты и муравьиную кислоту, активизирующую их действие.

Более сложно устроен ловчий аппарат у водного растения – пузырчатки. Наряду с перисторассеченными фотосинтезирующими листьями она имеет и листья, превратившиеся в косоуцеvidные или шаровидные ловчие пузырьки диаметром 2–5 мм. Входное отверстие в пузырек окружено разветвленными волосками – антеннами и жесткими щетинками. Нижний край отверстия утолщен, а верхний образует тонкий эластичный клапан с железками на наружной поверхности, выделяющими клейкую сахаристую жидкость, служащую приманкой для мелких беспозвоночных. При легком прикосновении клапан открывается, животное засасывается внутрь пузырька с током воды, после этого клапан закрывается. Внутренняя поверхность пузырька покрыта железистыми волосками, вырабатывающими пищеварительные ферменты.

Жирианка из того же семейства пузырчатковых ведет прикрепленный образ жизни, так как у нее есть корни. Цельные, мясистые, удлиненные узкие листья, собранные в прикорневую розетку, играют роль ловчих аппаратов. Одни железистые волоски, находящиеся на верхней поверхности листа, выделяют в качестве приманки сахаристую жидкость, другие – пищеварительные ферменты. Улавливание добычи и ее переваривание сходно с таковыми у росянки.

У непентеса – тропической лианы, произрастающей во влажных местообитаниях, наряду с нормальными крупными очередными листьями есть и специфические ловчие листья. Нижняя плоская и широкая часть черешка такого листа выполняет функцию фотосинтеза, а верхняя его часть превращена в длинный усик, обвивающий ветку дерева-хозяина. На конце усика находится кувшинчатый орган, представляющий собой видоизмененную листовую пластинку, верхняя лопасть которой превращена в «зонтик», или крышечку, прикрывающую входное отверстие кувшина. Обычно кувшины ярко окрашены: белые, красные, пятнистые, светло-зеленые, крапчатые. Утолщенный верхний край кувшина имеет бороздки, заполненные сладкой жидкостью, выделяемой нектарниками. Внутренняя сторона верхней части кувшина покрыта железками, секретирующими воск. Прилипая к лапкам насекомого, привлеченного нектаром, он способствует их скольжению внутрь кувшина, на дне которого находятся железки, выделяющие жидкость с пищеварительными ферментами. Протеолитический фермент непенсин активен только в кислой среде, поэтому железки вырабатывают также муравьиную кислоту, не только активирующую действие фермента, но и играющую роль антисептика. В процессе разложения животных и размножения находящихся в кувшине бактерий

возникает запах гнили, привлекающий других насекомых. Переваривание продолжается 5–8 часов; это значительно быстрее, чем у всех других плотоядных растений. У разных видов непентеса кувшины имеют длину от 2,5 до 30 и даже 50 см и могут содержать до 2 л воды. Наиболее крупные кувшины образуются в тех случаях, если усиковидная часть черешка обвита вокруг какой-либо опоры.

Самые крупные ловчие аппараты характерны для представителей тропического семейства саррацениевых. Нижние листья саррацении чешуйчатые. Над ними расположена розетка из нескольких крупных короткочерешковых ловчих листьев в виде трубковидного кувшина или урны с широким входным отверстием. У разных видов длина кувшина варьирует от 10–40 до 70–80 см. Они пестро окрашены в пурпурно-желто-зеленые цвета. Кувшин имеет крыловидную оторочку, верхняя часть которой, соответствует верхней лопасти листовой пластинки, прикрывает отверстие в виде крыши, препятствуя попаданию внутрь дождевой воды. Оторочка имеет также нектароносные железки с приятным ароматом вырабатываемого ими секрета и жесткие, длинные, вниз направленные волоски, благодаря которым севшее на оторочку насекомое может двигаться только вниз к отверстию кувшина. Внутренняя поверхность его ребристая, между ребрами по ложбинкам стекает нектар, увлекаая насекомое в кувшин. Его скольжению на дно кувшина способствует гладкая «отполированная» внутренняя поверхность этого органа. Пищеварительные железки находятся на дне кувшина. Есть сведения, что железки способны выделять антисептические вещества, благодаря которым процессы разложения находящихся в кувшине животных не сопровождаются гнилостным запахом.

Таким образом, ловчие аппараты, характерные для некоторых растений, живущих в разных географических, климатических и экологических условиях, представляют собой весьма сложные структурно-функциональные системы, обеспечивающие нормальное питание растений.

### **Задание для аудиторной работы:**

1. Рассмотрите гербарные образцы растений с простыми и сложными листьями. Дайте морфологическое описание листьев по следующему плану:

- а) зарисуйте листья и подпишите названия растений.
- б) определите тип листорасположения;
- в) определите, лист простой или сложный (укажите тип сложного листа), тип прикрепления, укажите все имеющиеся части листа (пластинка, прилистники, основание листа, влагалище, черешок);
- г) определите форму и характер листовых пластинок (цельные, лопастные, отдельные, рассеченные), для лопастных, отдельных, рассеченных укажите также форму лопастей, сегментов и долей (рис. 7, 8);
- д) определите форму основания и верхушки листовой пластинки, характер края и жилкование листа (таб. 1; рис. 4 – 6, 9).

### Задание для внеаудиторной работы:

1. Изучите по учебнику и материалам лекции основные видоизменения листьев и заполните таблицу 4.

Таблица 4

#### Метаморфозы листа

Название метаморфоза	Происхождение	Функции	Примеры растений	Рисунок
Колючки				
Усики				
Филлодии				
Чешуевидные листья				
Запасающие (суккулентные) листья				
Ловчие листья хищных растений				

2. Подберите примеры гомологичных и аналогичных органов. Установите, какие признаки позволяют выявить их морфологическую природу. Заполните таблицу 5.

Таблица 5

Органы	Тип видоизменения	Происхождение видоизменения	Функции	Название растения
Аналогичные				
Гомологичные				

### Контрольные вопросы:

1. Какие функции выполняет лист? Назовите морфологические части листа.
2. Что такое раструб?
3. Какие существуют типы простых листьев в зависимости от расчленения листовой пластинки?
4. Какие существуют формы листовых пластинок, формы края и основания?
5. Что такое жилки листа? Каковы их функции? Какие существуют типы жилкования листьев?
6. Какие существуют типы листорасположения?
7. Что такое генетическая спираль, листовой цикл и ортостиха?
8. Как можно выразить тип расположения формулой?
9. Какие различают типы прикрепления листьев к стеблю?
10. Что такое листовые формации листьев?
11. Что такое гетерофиллия и анизотрихия? Приведите примеры.
12. Чем отличаются друг от друга простые и сложные листья? Назовите основные типы сложных листьев.
13. Какие существуют метаморфозы листьев?
14. Что такое аналогичные и гомологичные органы? Приведите примеры.

## МОРФОЛОГИЯ ГЕНЕРАТИВНЫХ ОРГАНОВ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Репродуктивные, или генеративные, органы растений предназначены для полового или бесполого размножения. У покрытосеменных к ним относят цветок и его производные семя и плод.

### Тема 4. Морфология цветка. Околоцветник. Формула и диаграмма цветка

#### Занятие 4

**Цель занятия:** познакомиться с морфологическим строением, составлением формул и диаграмм цветков.

#### Теоретические сведения.

**Цветок** – это высокоспециализированный орган полового и бесполого размножения покрытосеменных растений. В цветках происходят процессы микро- и мегаспорогенеза, микро- и мегagamетогенеза, опыления, оплодотворения, образования плода и семени. Цветок состоит из следующих частей: цветоножка, цветоложе, околоцветник, андроцей и гинецей.

**Цветоножка** представляет собой междоузлие под цветком и соединяет его со стеблем. Цветки, не имеющие цветоножек, называют сидячими. На цветоножке могут располагаться листочки, называемые прицветниками.

**Цветоложе** – это расширенная часть цветоножки, к которой прикрепляются все остальные части цветка. Чаще всего оно плоское, реже выпуклое (лютик, малина) или вогнутое. Части цветка (околоцветник, тычинки, пестики) могут располагаться на цветоложе по спирали – *спиральное расположение* (магнолия, калужница) или по кругу – *циклическое расположение* (ландыш, примула). Иногда может быть смешанное (*гемциклическое*) расположение, когда, например, части околоцветника располагаются по кругу, а тычинки и пестики – по спирали (лютик, земляника, лапчатка).

Большинство цветковых растений имеют *обоеполые* цветки. Для некоторых групп ветроопыляемых растений характерны *раздельнополые цветки*, состоящие из одних тычинок (мужские, или тычиночные) или из одних пестиков (женские, или пестичные). Такие цветки обычно имеют редуцированный околоцветник или лишены его. Раздельнополые цветки могут развиваться на одной и той же особи. В этом случае растение называется *однодомным*. Если цветки образуются на разных особях, растения называют *двудомными*.

В зависимости от особенностей строения *околоцветника* различают несколько типов цветков.

*Ахламидные* цветки не имеют околоцветника, их называют голыми. Такие цветки свойственны иве, ясеню.



*Гаплохламидные* цветки характеризуются простым околоцветником, элементы которого могут быть расположены в один круг, как у мари, калужницы.

*Диплохламидные* цветки с двухкруговым околоцветником. Они бывают 2 типов: *гомохламидные* цветки с простыми околоцветниками, состоящими из одинаковых элементов в виде листочков, чешуек, щетинок и т.д., характерны для однодольных растений: тюльпана, ожики, камыша; *гетерохламидные* цветки с двойными околоцветниками, дифференцированными на чашечку и венчик, свойственны двудольным и некоторым однодольным (частуха).

В *апохламидных* цветках редуцирован весь околоцветник, внешне они сходны с ахламидными цветками, отсутствие околоцветника в которых первично.

Простой околоцветник и чашечка могут быть свободно- или сростнолистными, а венчик – свободно- или сростнолепестным. Нередко их называют соответственно спайнолистными и спайнолепестными.

**Чашечка** в основном выполняет защитную функцию, состоит из чашелистиков, окрашенных обычно в зеленый цвет. Чашелистики могут быть свободными или сросшимися (как у бобовых) и образуют спайную или колокольчатую чашечку, на верхушке которой находятся зубцы. В некоторых группах чашечка редуцируется (зонтичные) или видоизменяется в волоски, щетинки (сложноцветные).

**Венчик** имеет разнообразную окраску и по размерам обычно значительно превосходит чашечку. Состоит из лепестков. У некоторых растений (гвоздика, мыльнянка) верхняя, расширенная, часть лепестка называется пластинкой, или отгибом, нижняя, суженная, – ноготком. Лепестки венчика могут быть одинаковыми или различаться между собой. У многих растений венчик является сросшимся. При этом различают трубку венчика и отгиб, который обычно заканчивается зубцами или лопастями. Место перехода трубки в отгиб называется зевом.

В зависимости от симметрии различают цветок правильный, или *актиноморфный*, если через него можно провести несколько плоскостей симметрии, каждая из которых делит его на две равные части. Таковы цветки герани, яблони, незабудки. *Зигоморфный* цветок имеет лишь одну плоскость симметрии, как у фиалки, львиного зева, гороха и других растений. *Асимметричны* цветки, через которые невозможно провести ни одной плоскости симметрии, как у валерианы, канны. Однако не все части цветка имеют одинаковую симметрию. У гороха, например, чашечка правильная, а венчик зигоморфный. У крестоцветных чашечка и околоцветник правильные, а андроцей имеет билатеральную симметрию. Симметрию цветка обычно определяют по венчику.

**Андроцей** (от греч. *андрос* – мужчина и *ойкиа* – дом) – совокупность тычинок. Тычинка имеет *тычиночную нить*, *пыльник*, обычно с четырьмя пыльцевыми гнездами, и *связник* (продолжение тычиночной нити между двумя половинками пыльника). Иногда связник продолжается и выше

пыльника (надсвязник). Пыльники, обращенные к оси цветка, называют *интрозными*, ориентированные от оси – *экстрозными*.

Тычинки имеют либо одинаковые, либо разные по длине нити. У крестоцветных, например, две тычинки наружного круга короче четырех тычинок внутреннего. Такие тычинки называют четырехсильными. У губоцветных тычинки двусильные, они расположены в одном круге, но две из них длинные, а две – короткие.

Как и другие элементы цветка, тычинки могут срастаться между собой. Андроцей, состоящий из свободных тычинок, называют *многобратственным*, а если все тычинки срослись между собой нитями – *однобратственным*, как у кислицы, герани, люпина. Если сросшиеся тычинки составляют две группы, то независимо от числа тычинок в каждой из них, андроцей называют *двубратственным*. Так, у чины, гороха, клевера тычинки срастаются, образуя трубку, девять тычинок, принадлежащих к двум кругам, а одна тычинка внутреннего круга остается свободной. У некоторых растений тычинки в процессе развития расщепляются. Это свойственно тычинкам мальвовых.

Основная функция тычинок – образование пыльцевых зерен, развивающихся в гнездах пыльника. Однако некоторые тычинки не имеют пыльников. Такие стерильные тычинки называют *стаминодиями*. Они представляют собой либо образования промежуточного типа между тычинками и лепестками, как у магнолии, белой кувшинки, либо превращаются в секреторные элементы цветка, вырабатывающие нектар.

**Пестик (гинецей)** состоит из *завязи*, в которой располагаются семязачатки, *стилодия* и *рыльца*, воспринимающего пыльцу. Сросшиеся стилодии нескольких плодолистиков называют *столбиком*.

В зависимости от типа цветоложа завязь может занимать разное положение по отношению к другим органам цветка.

*Верхняя завязь* не срастается с околоцветником, свободно располагается на цветоложе, а части околоцветника и тычинки прикрепляются под ней. Цветок в этом случае называют *подпестичным*. *Средняя завязь* свободная, но погружена в вогнутое образование – *гипантий*. Французский ученый Филипп ван Тигем, установил, что гипантий в нижней части образован цветоложем, а в верхней – цветочной трубкой (сросшиеся околоцветник и нижняя часть тычиночных нитей). Цветок в этом случае называют *околопестичным*. *Нижняя завязь* полностью срастается с вогнутым цветоложем, основанием частей околоцветника и тычинок. Она находится как бы под околоцветником и тычинками. Цветок, обладающий нижней завязью, называют *надпестичным*. *Полунижняя завязь* частично срастается с цветоложем и чашечкой, цветок – *полунадпестичный* (рис. 13).

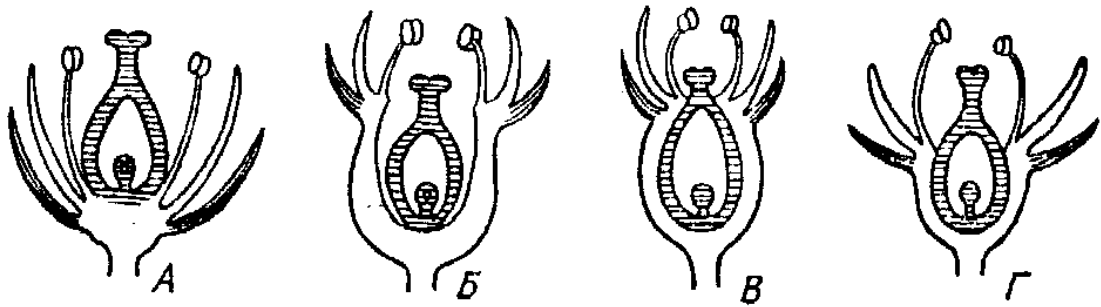


Рис. 13. Положение завязи в цветке:  
а – верхняя; б – средняя; в – нижняя; г – полунижняя.

### Диаграммы и формулы цветков.

Принципы строения цветков наглядно демонстрируют диаграммы и формулы. Диаграмма представляет собой схему строения цветка, точнее, бутона, и его положение на растении (рис. 14).

При составлении диаграммы мысленно проводят плоскость через главную ось растения, цветок и кроющий лист. Диаграмма пазушного цветка состоит из 3 частей: поперечного сечения главной оси (стебля) в виде кружочка сверху, плана строения цветка и расположенного под ним поперечного сечения кроющего листа. Схема строения цветка должна отображать его симметрию, число элементов и их расположение, наличие срастания.

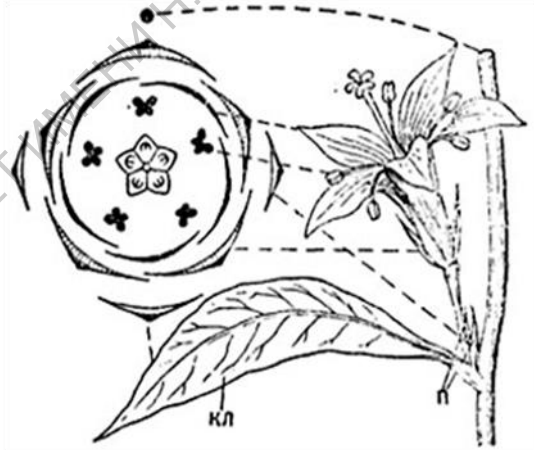


Рис. 14. Пример диаграммы цветка (кл – кроющий лист, п – прицветники).

Составляя схему строения цветка, необходимо точно отразить характер расположения его членов, особенно в циклическом цветке, не забывая о правиле чередования кругов и правиле кратных отношений, состоящем в том, что число членов в каждом круге одинаково или кратно какому-то числу. Вследствие редукции некоторых членов это правило не всегда соблюдается.

Чашелистики на диаграммах принято изображать килеватыми скобками, а лепестки, как и листочки простого околоцветника, – округлыми. Тычинки и пестики показывают в виде поперечных сечений пыльников и завязей, в которых отмечают расположение семязачатков. Соединение частей цветка короткими линиями означает их срастание.

Формула – краткое описание строения цветка с использованием буквенных и цифровых обозначений. Она дополняет диаграмму, так как показывает также положение завязи в цветке, а в ряде случаев отражает происхождение некоторых элементов вследствие расщепления их зачатков. Формулы пишут в определенном порядке, от наружных членов к внутренним.

Для обозначения частей цветка используют начальные буквы их латинских названий:

P – perigonium – простой околоцветник;

Ca (K) – calyx – чашечка;

Co (C) – corolla – венчик;

A – androceum – андроцей;

G – gynaecium – гинецей.

Симметрию обозначают значками:

\* – цветок правильный, актиноморфный;

↑ – цветок моносимметричный, зигоморфный;

цифры соответствуют числу элементов, если их очень много, то используют знак – ∞;

+ показывают наличие кругов;

запятые при необходимости отделяют элементы одного круга, какими-то признаками отличающимися от других;

x – означает, что элементы возникли вследствие расщепления;

() – скобками показывают срастание элементов одного круга;

G<sub>(3)</sub> – черта под цифрой, соответствующей числу плодолистиков, означает верхнюю завязь, над цифрой – нижнюю, справа от цифры – полунижнюю.

#### **Задание для аудиторной работы:**

1. Зарисуйте актиноморфный цветок с простым сростнолепестным околоцветником, обозначьте цветоножку, цветоложе, венчик, тычинки, пестик. Напишите формулу, зарисуйте диаграмму.

2. Зарисуйте актиноморфный цветок с простым раздельнолепестным околоцветником, обозначьте цветоножку, цветоложе, венчик, тычинки, пестик. Напишите формулу, зарисуйте диаграмму.

3. Зарисуйте правильный (актиноморфный) цветок с двойным околоцветником, обозначьте цветоножку, цветоложе, чашечку, венчик, тычинки, пестик. Напишите формулу, зарисуйте диаграмму.

4. Зарисуйте неправильный (зигоморфный) цветок, обозначьте венчик (парус, весла, лодочку), чашечку, тычинки, пестик. Напишите формулу, зарисуйте диаграмму.

#### **Задание для внеаудиторной работы:**

1. Приведите основные теории происхождения цветка у покрытосеменных растений в процессе эволюции. В чем их суть?

#### **Контрольные вопросы:**

1. Дайте определение цветку, назовите его составные части.

2. Какие функции выполняет околоцветник?

3. Назовите типы расположения частей цветка.

4. Какие существуют типы симметрии цветка? Приведите примеры растений.
5. Назовите типы околоцветника.
6. Что такое гинецей и каково его строение?
7. Как взаимосвязаны положение завязи (верхняя, средняя, нижняя) и других частей цветка?
8. Что такое гипантий?
9. Каково строение андроцея?
10. Какие существуют типы андроцея?
11. Что такое формула цветка?
12. Что такое диаграмма цветка?

## **Тема 5. Морфология андроцея и гинецея. Строение семязачатка и пыльника, характеристика происходящих в них процессов**

### **Занятие 5**

**Цель занятия:** познакомиться с различными типами гинецея, строением семязачатка, строением пыльника тычинки, спорогенезом и гаметогенезом.

#### **Теоретические сведения.**

**Гинецей** может быть *мономерным*, если состоит из одного плодолистика, *олигомерным* (от греч. *олигос* – малый), состоящим из небольшого числа плодолистиков, и *полимерным*, если плодолистиков много, как у магнолии, лютика, лапчатки. У этих растений плодолистки расположены по спирали. Мономерный гинецей представлен одним пестиком, в остальных случаях число пестиков либо равно числу плодолистиков, либо пестик единственный, возникший вследствие срастания плодолистиков.

В связи с этим различают два типа гинецея: *апокарпный*, в котором плодолистки свободны и каждый из них образует пестик (их может быть много или один), и *ценокарпный*, характеризующийся срастанием плодолистиков и формированием единственного пестика. Плодолистки могут срастаться в разной степени. В апокарпном гинецее завязь всегда одногнездная. Вдоль ее брюшного шва располагаются семяносцы, или плаценты, несущие семязачатки. Такую чаще всего встречающуюся плацентацию, называют краевой (рис. 15).

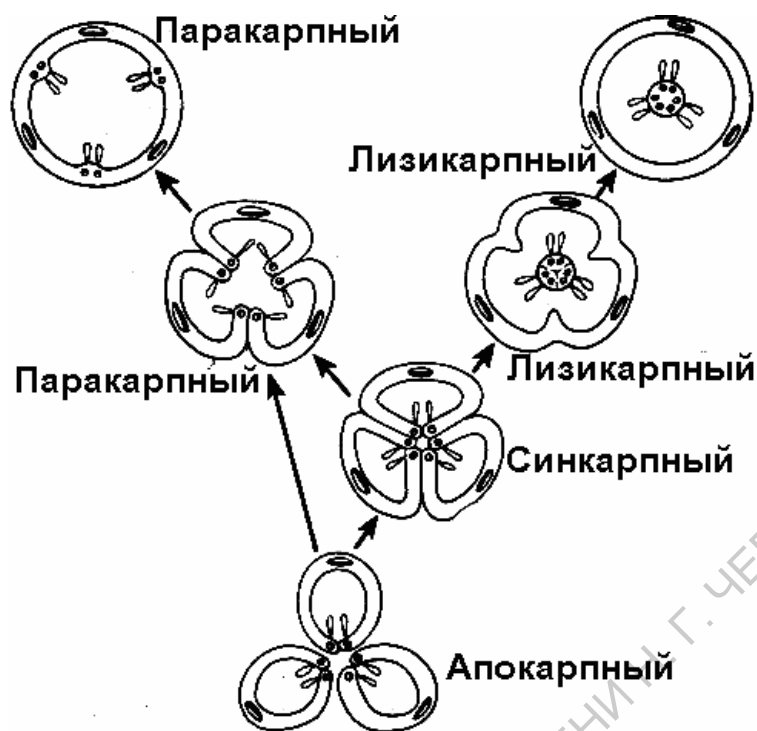


Рис. 15. Основные типы гинецея  
(стрелками показаны эволюционные связи).

Для *синкарпного* гинецея характерно срастание плодолистиков боковыми частями, образуя перегородки, разделяющие сформировавшиеся гнезда завязи, число которых соответствует числу сросшихся плодолистиков. Брюшные швы плодолистиков, несущие плаценты, оказываются в центре завязи. Такую плацентацию называют *центрально-краевой*, или *центрально-угловой*. В *паракарпном* гинецее плодолистики срастаются не боковыми поверхностями, а краями, образуя одногнездную завязь. Плацентация в этом типе гинецея *постенная*, или *париетальная*: *постенно-краевая*, если плаценты расположены по краям плодолистиков, и *постенно-спинная*, если они приурочены к средним жилкам плодолистиков.

*Лизикарпный* гинецей также имеет одногнездную завязь, но плаценты в ней находятся на поднимающейся со дна завязи колонке. Такую плацентацию называют *колончатой*, или *осевой*.

**Семязачаток** покрытосеменного растения состоит из нуцеллуса (мегаспорангия), окружающих его интегументов и семяножки (funiculus), прикрепленной к плаценте. В семязачатке покрытосеменного растения различают микропилярную часть с узким или довольно широким пыльцевходом (микропиле) и халазальную, в которой соединяются нуцеллус, интегументы и семяножка (рис. 16).

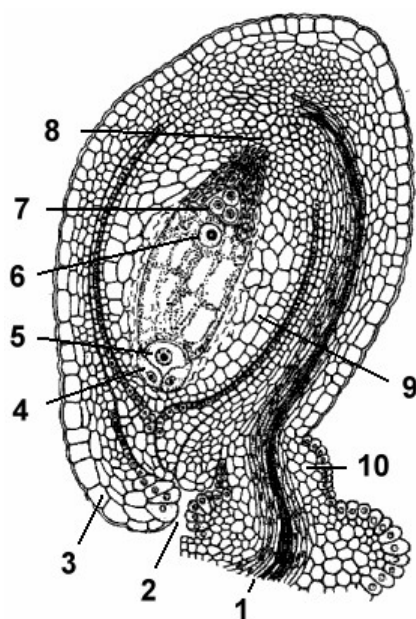


Рис. 16. Строение семязачатка и женского гаметофита:  
 1 – плацента, 2 – микропиле, 3 – интегументы, 4 – синергиды,  
 5 – яйцеклетка, 6 – центральное ядро зародышевого мешка, 7 – антиподы,  
 8 – халаза, 9 – нуцеллус, 10 – фуникулюс (семяножка)  
 (по Е.И. Барабановой, С.Г. Зайчиковой, 2006).

Семязачаток закладывается на плаценте в виде бугорка с тупой верхушкой. В его образовании обычно участвуют несколько клеток субэпидермального слоя, делящихся периклинально, в то время как клетки эпидермы делятся антиклинально. В верхней части бугорка, представляющего собой зачаток нуцеллуса, рано обособляются спорогенная или археспориальная клетка, а чуть ниже ее в виде кольцевого валика вокруг нуцеллуса последовательно закладываются два интегумента – внутренний и наружный. Они обрастают нуцеллус со всех сторон, оставляя на верхушке небольшое отверстие – микропиле. Из основания семязачатка развивается семяножка.

Число интегументов варьирует. Наиболее распространены семязачатки с двумя интегументами. Их называют *битегмальными* (от лат. *би* – дважды и *тегмен* – покров). Наружный интегумент, закладывающийся позднее внутреннего, в большинстве случаев развит сильнее. У многих растений, например, у березы, вереска, зонтичных семязачатки *унитегмальные*, так как имеют один покров, возникший либо вследствие слияния первоначально двух покровов, либо в результате редукции одного из них. Лишь в крайне редких случаях семязачатки исходно однопокровные. Увеличение числа покровов до трех, встречающееся у некоторых растений, – следствие расщепления наружного покрова. Упрощение строения цветка, свойственное ряду растений-паразитов, часто сопровождается редукцией интегументов и образованием голых, или *атегмальных*, семязачатков.

Семяножка служит не только для прикрепления семязачатка к плаценте, но и для проведения в него из завязи питательных веществ. В нее из плаценты входит проводящий пучок, заканчивающийся в халазе и лишь в

редких случаях продолжающийся в интегументах. Семяножка может быть очень короткой (иногда ее нет, и семязачаток называют сидячим) или длинной. У некоторых кактусов она закручивается вокруг семязачатка, у магнолии она спирально скручена в его основании.

Семязачатки классифицируют по их ориентации к плаценте, обусловленной особенностями взаимного расположения нуцеллуса и семяножки. Различают пять основных типов семязачатков (рис. 17).

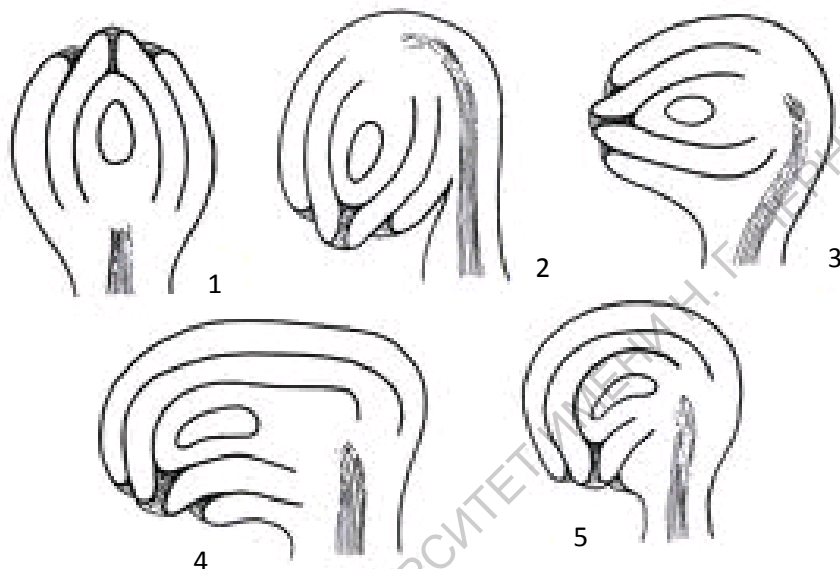


Рис. 17. Типы семязачатков:

1 – ортоотропный; 2 – анатропный; 3 – гемианатропный;  
4 – кампилотропный; 5 – амфитропный.

*Ортоотропный* (от греч. *ортос* – прямой и *тропос* – поворот, направление), или прямой, семязачаток расположен перпендикулярно к плаценте, при этом нуцеллус и микропиле находятся на одной прямой. Такие семязачатки характерны для перца, платана, роголистника, гречихи.

*Анатропный* (от греч. *анатропе* – перевернутый), или обратный, семязачаток изогнут в халазальной части так, что семяножка и нуцеллус расположены под острым углом одна к другому, а микропиле обращено к плаценте. В анатропном семязачатке семяножка с одной стороны срастается с интегументом, образуя семенной шов, обычно выступающий на его поверхности в виде одностороннего валика. Этот тип семязачатка наиболее широко распространен у покрытосеменных.

*Гемиотропный* (от греч. *геми* – половина, «полу»), или полусогнутый, семязачаток, в отличие от анатропного, изогнут в халазальной части под прямым углом, нуцеллус расположен параллельно плаценте (губоцветные, пасленовые и др.).

*Кампилотропный* (от греч. *кампинос* – изогнутый) семязачаток характеризуется изогнутостью и нуцеллуса, и интегументов (гвоздичные, гераниевые, вербеновые и др.).



Реже встречаются *амфитропные* (от греч. *амфи* – оба) семязчатки, изогнутые посередине так, что на продольном срезе мегаспорангий (нуцеллус) имеет подковообразные очертания.

**Мегаспорогенез и развитие женского гаметофита.** Наиболее важную роль в семязчатке играет нуцеллус, или мегаспорангий, в котором образуются мегаспоры и впоследствии развивается женский гаметофит.

На ранней стадии развития семязчатка в нуцеллусе обособляется единственная *археспориальная клетка* (очень редко возникают 2 и более клеток), непосредственно превращающаяся в *мегаспороцит* (рис. 18).

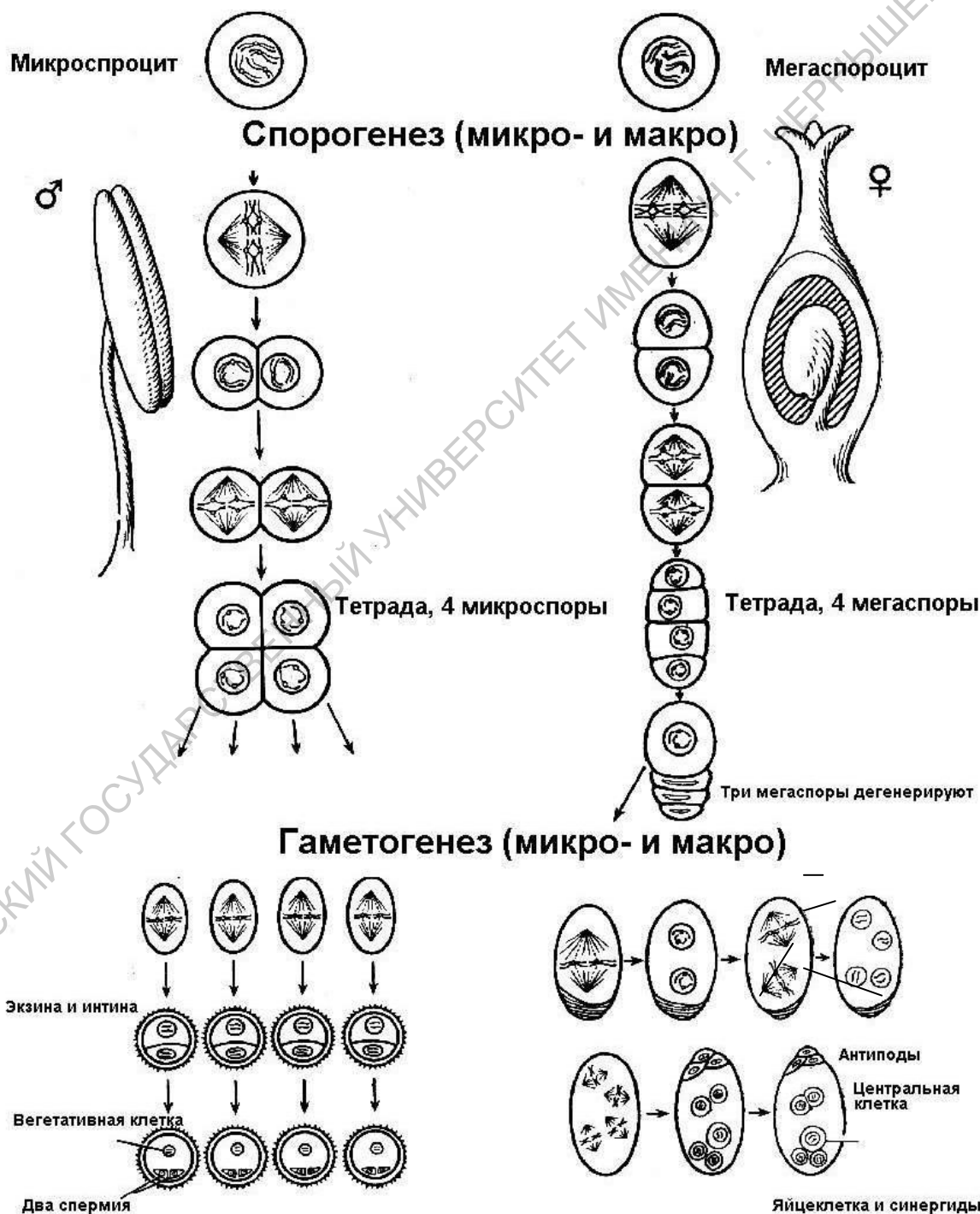


Рис. 18. Спорогенез и гаметогенез цветковых растений.

По размерам он больше остальных клеток нуцеллуса, имеет плотную цитоплазму и крупное диплоидное ядро. В результате редукционного деления ядра мегаспороцита возникают гаплоидные *мегаспоры*, составляющие линейную тетраду. Из самой нижней, сильно разрастающейся мегаспоры, в дальнейшем развивается женский гаметофит, а остальные мегаспоры отмирают. *Женский гаметофит* покрытосеменных называют *зародышевым мешком*. Он формируется следующим образом. Ядро увеличившейся в размерах мегаспоры митотически делится, возникшие два ядра расходятся к разным полюсам клетки. В ее центральной части формируется крупная вакуоль. При втором делении образуются четыре ядра, при третьем – восемь. К началу клеточной дифференциации зародышевого мешка исходная клетка достигает значительных размеров. Параллельно с ее ростом разрастается и весь семязачаток, нуцеллус, как правило, истончается, а иногда, как у сложноцветных, исчезает полностью, так как содержащиеся в нем питательные вещества расходуются на развитие заростка. От каждого полюса клетки в ее центральную часть отходит по одному ядру, которые впоследствии сливаются, образуя *диплоидное ядро центральной клетки зародышевого мешка*.

На микропиллярном полюсе зародышевого мешка вокруг каждого из трех оставшихся ядер обособляется цитоплазма, формируются оболочки и образуется *яйцевой аппарат*, состоящий из яйцеклетки и двух вспомогательных клеток – *синергид*. *Яйцеклетка* обычно крупнее, ее ядро находится в нижней части, под вакуолью, а в синергидах, наоборот, ядра располагаются в верхних частях клеток, над вакуолями. На халазальном полюсе зародышевого мешка таким же путем возникают три *антиподы*.

Таким образом, женский гаметофит покрытосеменных по сравнению с женскими гаметофитами всех других разноспоровых растений достиг крайней степени редукции. Он состоит из крупной диплоидной центральной клетки, окруженной оболочкой мегаспоры, и шести находящихся внутри нее мелких клеток. Женский гаметофит покрытосеменных растений утратил архегонии, сохранив способность к формированию женской гаметы – яйцеклетки.

**Тычинки** закладываются на цветоложе в виде бугорков после появления на нем зачатков будущего околоцветника. Из бугорка, первоначально состоящего из однородных тонкостенных клеток, формируется пыльник, а тычиночная нить развивается путем интеркалярного роста перед распусканием цветка.

Анатомическая дифференциация пыльника начинается, когда бугорок приобретает четырехлопастные очертания поперечного сечения. Под эпидермой в каждой лопасти обособляются крупные инициальные клетки. Их тангентальные (периклиналильные) деления приводят к образованию двух слоев: наружного – париетального – ткани. Клетки археспория либо непосредственно становятся микроспороцитами, либо предварительно делятся митотически. Каждая лопасть формирующегося пыльника с археспорием соответствует одногнезду микроспорангию. Эпидерма и

производные париетального слоя составляют стенку пыльника. Эпидерма имеет типичное для этой ткани строение. Наружные стенки ее клеток обычно утолщены и покрыты кутикулой, а иногда и восковым налетом. Клетки содержат хромопласты. Париетальный слой вследствие периклинальных делений его клеток образует *эндотеций*, расположенный под эпидермой, и несколько слоев паренхимных клеток. Эндотеций называют *фиброзным слоем*, если оболочки его клеток с внутренней стороны имеют разнообразные утолщения, способствующие вскрыванию пыльника (рис. 19). Если он не участвует в этом процессе, то оболочки его клеток не утолщены.

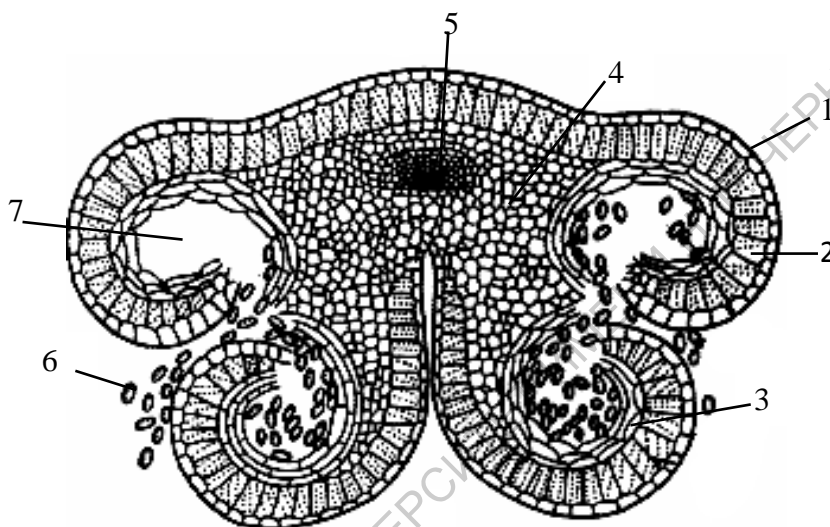


Рис. 19. Внутреннее строение пыльника:

- 1 – эпидермис, 2 – эндотеций (фиброзный слой), 3 – тапетум, 4 – связник,  
5 – проводящий пучок связника, 6 – пыльца, 7 – гнезда пыльника  
(по Барабановой, Зайчиковой, 2006).

Самый внутренний слой расположенных под эндотецием паренхимных клеток, выстилающий каждое гнездо пыльника, составляет *тапетум* (у некоторых растений он может состоять из двух и более слоев). Тапетум может развиваться не только из производных париетального слоя, но и из наружного слоя археспория.

Молодые клетки тапетума одноядерные, позднее число ядер в них увеличивается вследствие митотических делений, нередко они соединяются между собой, образуя крупные полиплоидные ядра. У покрытосеменных встречается два типа тапетума. Первый тип – *секреторный тапетум* – состоит из железистых клеток, экскретирующих вещества в гнезда пыльника. Второй тип – *периплазмодий* (амебоидный) – возникает вследствие растворения оболочек клеток и слияния их содержимого в общую массу, проникающую в гнездо пыльника. Содержащиеся в тапетуме питательные вещества впоследствии используются на развитие пыльцевых зерен.

Находящиеся в гнездах пыльника диплоидные *микроспороциты* (материнские клетки микроспор) первоначально плотно соединены. Затем они расходятся и покрываются каллозой, изолирующей их от остального

содержимого пыльцевого гнезда. Делясь редуционно (мейотически), каждый микроспороцит образует тетраду *микроспор* (рис. 18).

Разъединение собранных в тетрады микроспор происходит после растворения каллозы и собственной оболочки микроспороцита. К этому времени каждая микроспора имеет две оболочки: наружную – экзину и внутреннюю – интину.

*Микроспора* представляет собой одноядерную гаплоидную клетку, из которой внутри пыльника развивается мужской заросток – пыльцевое зерно, или пылинка. Зрелое пыльцевое зерно, покидающее пыльник, может быть двухклеточным или трехклеточным. В первом случае оно состоит из крупной *вегетативной*, или *сифоногенной*, клетки и погруженной в нее маленькой *генеративной*, или *сперматогенной*, клетки, которая делится на два спермия только в пыльцевой трубке. Во втором случае спермии образуются уже в самом пыльцевом зерне. *Спермии* представляют собой клетки, имеющие сравнительно крупное ядро, плотную цитоплазму и очень тонкую прозрачную оболочку.

Как и микроспора, пыльцевое зерно имеет две оболочки: *экзину* и *интину*. Пыльцевые зерна некоторых растений имеют еще третью оболочку – *перину*, расположенную поверх экзины. Она возникает за счет тапетального периплазмодия. Перина соединена с экзиной неплотно и легко разрушается.

*Экзина* имеет несколько слоев, самый наружный из них (*эктэксина*) часто скульптурирован и снабжен всевозможными выростами в виде гребней, бугорков, шипиков, складок и т. п., внутренний нескульптурированный – *эндэксина*. Экзина, состоящая из спорополенина, очень устойчива к разным воздействиям, в том числе химическим. Она имеет утонченные места – апертуры, иногда достигающие интины. По характеру апертур, через которые прорастают пыльцевые трубки, различают бороздные и поровые пыльцевые зерна, число борозд и пор варьирует у разных растений от одной до многочисленных.

*Интина*, содержащая целлюлозу и пектиновые вещества, обладает эластичностью. Это имеет важное значение, так как при прорастании пыльцевого зерна она, сильно растягиваясь, образует пыльцевую трубку, развивающуюся из сифоногенной клетки. Через апертуру пыльцевая трубка выходит наружу.

Морфология пыльцевых зерен, строение их оболочек представляют собой очень устойчивые видоспецифические признаки, широко используемые в систематике. Наука, изучающая пыльцу, называется *палинологией*.

### **Задание для аудиторной работы:**

1. Ознакомьтесь с микроскопическим строением пыльника тычинки. Рассмотрите микропрепарат «Пыльник – поперечный срез» на малом увеличении. Зарисуйте поперечный срез пыльника тычинки. Обозначьте эпидермис, эндотений, срединные слои (если имеются), тапетум, микроспоры, ткань связника, проводящий пучок.

2. Рассмотрите под малым увеличением постоянный микропрепарат «Поперечный срез завязи». Определите тип гинецея, тип плацентации, зарисуйте поперечный срез через завязь, обозначьте плодолистик, гнезда завязи, плаценту, семязачаток.

3. Рассмотрите под большим увеличением постоянный микропрепарат «Поперечный срез завязи», найдите семязачаток. Определите тип семязачатка. Зарисуйте и обозначьте интегументы, нуцеллус, семяножку, микропиле, халазу.

### **Задание для внеаудиторной работы:**

1. Кратко опишите основные пути эволюции андрогенных цветковых растений?

2. Кратко опишите основные пути эволюции гинецея цветковых растений?

### **Контрольные вопросы:**

1. Какое строение имеет гинецей?
2. Какие типы гинецея вы знаете?
3. Что такое плацента?
4. Какие существуют типы плацентаций?
5. Какое строение имеют семязачатки, назовите их типы?
6. Назовите основные этапы мегаспорогенеза.
7. Как происходит развитие зародышевого мешка (женского гаметофита) цветковых растений?
8. Какое строение имеет пыльник?
9. Назовите основные этапы микроспорогенеза.
10. Какова роль эндотеция и тапетума?
11. Какие существуют типы тапетума?
12. Какое строение имеет мужской гаметофит (пыльцевое зерно) цветковых растений?
13. Что изучает наука палинология?

## **Тема 6. Двойное оплодотворение. Опыление. Апомиксис**

### **Занятие 6.**

**Цель занятия:** познакомиться с приспособлениями растений к различным типам опыления, двойным оплодотворением, явлением апомиксиса.

### **Теоретические сведения.**

#### **Особенности оплодотворения, развитие зародыша и эндосперма.**

Пыльцевое зерно, перенесенное на рыльце пестика тем или иным способом, прорастая, образует пыльцевую трубку, которая растет внутри стилодия, по поверхности выстилающей его канал особой проводниковой ткани, в самой этой ткани, а также в межклетниках других тканей, раздвигая

плотно соединенные клетки. Дойдя до семязачатка, она проникает в зародышевый мешок через микропиле (*порогамия*), через интегументы и нуцеллус (*мезогамия*) или через халазу (*халазогамия*).

В растущую пыльцевую трубку из пыльцевого зерна входят ядро сифоногенной клетки и сперматогенная клетка или спермии. Сперматогенная клетка делится, образуя два спермия. Пыльцевых трубок может быть несколько, в зародышевый мешок тоже входит более одной пыльцевой трубки, но в оплодотворении, как правило, участвуют спермии лишь одной из них. Проникнув в зародышевый мешок, пыльцевая трубка изливает свое содержимое вблизи яйцевого аппарата, чаще всего в синергиду, которая при этом разрушается. Другая синергида сохраняется еще некоторое время. Один из спермиев соединяется с яйцеклеткой, образуя зиготу, второй — направляется ко вторичному ядру зародышевого мешка и сливается с ним, образуя триплоидное ядро.

Особенности поведения спермиев внутри зародышевого мешка были впервые описаны С. Г. Навашиным в 1898 г. Он назвал этот процесс двойным оплодотворением.

После оплодотворения зародышевый мешок разрастается. Этому способствует приток питательных веществ из нуцеллуса и интегументов. Вместе с этим увеличиваются и размеры семязачатка. Из оплодотворенной яйцеклетки развивается *зародыш спорофита*, а триплоидное ядро дает начало *эндосперму*.

Первым обычно делится триплоидное ядро зародышевого мешка. По характеру развития различают два основных типа эндосперма: ядерный, или нуклеарный, и клеточный, или целлюлярный. *Ядерный* тип характеризуется тем, что сначала образуются многочисленные ядра, свободно лежащие в цитоплазме зародышевого мешка. Эта стадия впоследствии сменяется клеточной, так как вокруг каждого ядра обособляется цитоплазма и формируется оболочка. Образование клеток обычно происходит центростремительно: сначала возникают периферические, а затем — внутренние клетки эндосперма. При *клеточном* типе развития эндосперма каждое деление ядра сопровождается цитокинезом. Независимо от способа образования вполне сформировавшийся эндосперм состоит из довольно крупных клеток, накапливающих запасные вещества в виде крахмала, жиров, алейрона или гемицеллюлозы, которая откладывается в клеточных оболочках. Еще есть *гелобильный* тип — развитие эндосперма в верхней части зародышевого мешка идет по нуклеарному, а в нижней части — по целлюлярному типу.

У некоторых растений по мере развития зародышевого мешка нуцеллус не полностью расходуется, а частично сохраняется, превращаясь в запасную ткань — *перисперм*, состоящий из диплоидных клеток.

Деление зиготы, приводящее к образованию зародыша, начинается обычно спустя некоторое время после начала развития эндосперма. Зигота имеет четко выраженную полярность. При ее первом делении образуются две клетки: богатая цитоплазмой апикальная и более крупная базальная. Из

первой в результате ряда последующих делений образуется зародыш, а из второй – подвесок, способствующий продвижению зародыша в эндосперм .

Развитие зародыша осуществляется в два этапа. Сначала образуется предзародыш (проэмбрио), представляющий собой морфологически недифференцированное тело. По мере увеличения размеров предзародыша в нем закладываются зачатки вегетативных органов. На примыкающем к подвеску полюсе предзародыша образуется зачаток зародышевого корня, а на противоположном полюсе – зачатки зародышевых листьев – семядолей, между ними впоследствии развивается конус нарастания будущего побега или вполне сформированная почка. Между семядолями и корнем находится подсемядольное колено – гипокотиль.

Описанные процессы, а также преобразования интегументов в семенную кожуру (спермодерму) приводят к развитию из семязачатка семени, а из завязи – плода.

**Апомиксис.** Развитие зародыша, которому предшествует слияние мужской и женской гамет, называют *амфимиксисом* (от греч. *амфи* – с обеих сторон и *миксис* – смешение, слияние). Однако в некоторых случаях зародыш развивается и без полового процесса. Это явление называют *апомиксисом* (от греч. *апо* – без). Апомиксис рассматривают как один из способов семенного размножения, а не простую аномалию полового процесса, тем более, что во многих случаях происходит вторая фаза двойного оплодотворения – слияние спермия с вторичным ядром зародышевого мешка, которое стимулирует деление клетки, образующей зародыш.

Классификация апомиксиса должна отражать не только многообразие вариантов его проявления, но и цитогенетическую неоднородность развивающихся зародышей, обусловленную пloidностью мегаспор, из которых формируются зародышевые мешки – женские гаметофиты.

При *эвспории* образуются гаплоидные мегаспоры вследствие редукционного деления ядра мегаспороцита.

При *апоспории* образуются диплоидные мегаспоры из мегаспороцита или какой-либо другой клетки археспория без редукционного деления их ядер.

Эти особенности спорообразования и составляют генетическую основу апомиксиса, редуцированного или нередуцированного.

Зародышевый мешок развивается нормально, только в первом случае все клетки яйцевого аппарата будут гаплоидными, во втором – диплоидными, а центральная клетка, соответственно, диплоидной или тетраплоидной.

Наиболее распространены три формы апомиксиса: партеногенез, апогаметия и адвентивная эмбриония.

*Партеногенезом* называют развитие зародыша из яйцеклетки, апогаметией – из синергиды или антиподы. При редуцированном апомиксисе зародыши в обоих случаях будут гаплоидными, при нередуцированном – диплоидными. Гаплоидные зародыши мельче диплоидных. Выросшие из них растения недолговечны и, как правило, стерильны. Из диплоидных

зародышей независимо от способа их образования развиваются вполне жизнеспособные растения, дающие нормальное потомство.

При *адвентивной эмбрионии* зародыши развиваются из каких-либо клеток нуцеллуса или интегумента и вырастают внутрь рядом расположенного зародышевого мешка. В одних случаях адвентивная эмбриония носит постоянный характер, как у цитруса, в других – случайный, но всегда образуется несколько придаточных зародышей, что приводит к полиэмбрионии.

*Полиэмбриония* не всегда связана с апомиксисом. Она может быть следствием развития в одном семязачатке двух и более зародышевых мешков. Это встречается у растений с многоклеточным археспорием, образующим не один мегаспороцит. Кроме того, добавочные зародышевые мешки могут формироваться не из одной клетки тетрады, а из двух и более. Полиэмбриония нередко связана с нарушением деления клеток зиготы, а также с расщеплением зародыша на ранней стадии его развития. Таким образом, она может быть результатом и апомиксиса, и амфимиксиса.

Апомиксис широко распространен в природе. Он встречается у разных высших растений, в частности у мхов и папоротников, но особенно много апомиктов у покрытосеменных. Апомиксис установлен более чем у 300 родов из 80 семейств этого отдела. Часто, однако, растения представляют собой не облигатные (от лат. *облигатус* – обязательный) апомикты, так как наряду с ними известны и обычные амфимиктичные особи. Апомиксис широко распространен у двудольных растений, у которых перекрестное опыление почему-либо затруднено, обычно эти растения активно размножаются вегетативно.

**Опыление** – перенос пыльцевых зерен на рыльце пестика. Этот процесс может происходить с помощью разных факторов, как биотических, так и абиотических.

Различают два понятия: *автогамию*, или самоопыление, при котором на рыльце попадает пыльца того же цветка, и *аллогамию* – перенос пыльцы с одного цветка на другой. Если цветки находятся на одном растении, опыление называют *гейтеногамией*, если на разных – *ксеногамией*.

**Самоопыление** – этот тип свойствен только обоеполым цветкам. Автогамия может быть случайной и регулярной. Случайная автогамия – нередкое явление. Трудно перечислить все факторы, способствующие ее осуществлению. Важно только, чтобы была физиологическая совместимость пыльцевых зерен и рыльца. Регулярная автогамия может быть гравитационной, если пыльцевое зерно в силу своей тяжести падает на рыльце из находящегося над ним пыльника. Переносчиками пыльцевых зерен внутри цветка могут быть капли дождя, мелкие насекомые – трипсы, поселяющиеся в цветке. Чаще всего встречается контактная автогамия, при которой вскрывающийся пыльник соприкасается с рыльцем пестика (копытень). Автогамия тесно связана с временным фактором и условиями среды.



В цветках, в которых самоопыление осуществляется до цветения, часто редуцируются те или иные элементы. Крайнюю степень такой редукции представляют *клеистогамные* цветки. Важная особенность клейстогамного цветка в том, что в нем никогда не вскрываются пыльники, но из находящихся в них пыльцевых зерен вырастают пыльцевые трубки, прободающие стенку пыльника и растущие в сторону рыльца, нередко изгибаясь при этом. Рыльце часто находится на верхушке завязи, столбика нет. В большинстве случаев клейстогамия возникает в нестабильных условиях обитания, неблагоприятных для перекрестного опыления. Это явление встречается у частухи подорожниковой, росянки, фиалки удивительной, кислицы.

**Перекрестное опыление** генетически более благоприятно, чем самоопыление, не случайно, поэтому растения имеют ряд приспособлений, способствующих перекрестному опылению и препятствующих самоопылению. Это однополость цветков, двудомность растений, диогогамия и гетеростилия.

Если однополые цветки развиваются на одном растении, их опыление может происходить по типу гейтеногамии. Двудомность растений, при которой пестичные и тычиночные цветки находятся на разных особях, часто удаленных одна от другой, исключает возможность самоопыления. Такие растения могут опыляться только перекрестно.

Большое значение имеет *диогогамия* (от греч. *диос* – отдельно, и *гамос* – брак). Диогогамию объясняют разновременностью достижения зрелости тычинками и пестиками одного цветка. Она проявляется в двух вариантах: *протоандрии* и *протогинии*. В первом случае пыльники созревают и вскрываются, высыпая пыльцу раньше, чем рыльце пестика того же цветка готово к ее восприятию. Во втором случае, наоборот, развитие пыльцы задерживается по сравнению с рыльцем. Наиболее распространена протоандрия. Это связано с особенностями формирования цветка: зачатки тычинок появляются на цветоложе раньше зачатков плодолистиков и развиваются быстрее.

*Гетеростилия* – разностолбчатость (от греч. *гетерос* – другой и *стилос* – столб). Это одно из проявлений гетероморфизма. Классическим примером диморфных цветков служат цветки первоцвета со спайнолепестным околоцветником. Диморфные цветки развиваются на разных особях. У длинностолбчатых цветков рыльце находится в зеве венчика, а тычинки – в глубине его трубки, в короткостолбчатых цветках – наоборот.

#### **Абиотическое перекрестное опыление:**

*анемофилия* – опыление ветром – встречается у многих древесных и травянистых растений;

*гидрофилия* – опыление, происходящее с помощью воды. Она встречается либо у растений, целиком погруженных в воду, либо у растений, у которых цветки перед опылением поднимаются на поверхность воды.

**Биотическое опыление** отличается от абиотического тем, что в этом процессе участвуют два живых организма – растение и представитель

животного мира, для которого посещение цветка – одно из проявлений его жизнедеятельности. В процессе эволюции между этими организмами установились определенные взаимоотношения, которые и приводят к опылению. Животные, выступающие в роли опылителей, весьма разнообразны, в связи с этим и способы опыления называют по-разному: *энтомофилия* – опыление насекомыми (пчелами, осами, шмелями, мухами, комарами, бабочками, жуками и др.); *орнитофилия* – опыление птицами; *хироптерофилия* – опыление летучими мышами и т. д. По мнению ряда ученых, опыление теплокровными животными было широко распространено в третичный период, а в настоящее время его следует считать реликтовым. По распространению на Земном шаре оно значительно уступает энтомофилии.

### Задание для аудиторной работы:

Рассмотрите рисунок 20, зарисуйте жизненный цикл цветковых растений; обозначьте все изображенные структуры, отметьте, когда происходит мейоз, оплодотворение, покажите гаплоидные и диплоидные стадии.

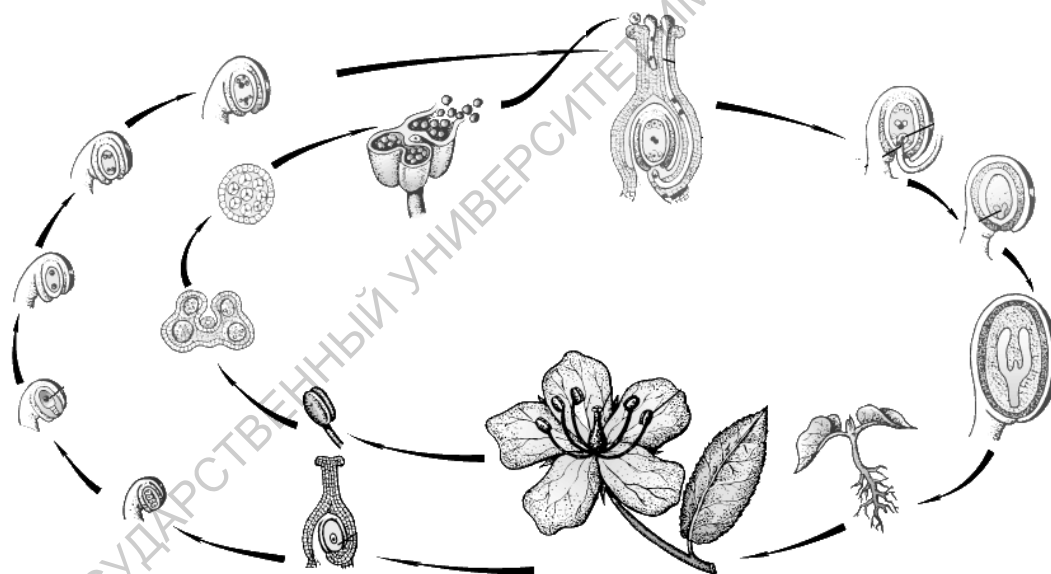


Рис. 20. Жизненный цикл цветковых растений

### Задание для внеаудиторной работы:

Изучите по учебнику и материалам лекций способы опыления, приспособления растений к различным способам опыления, приведите примеры растений, заполните таблицу 6.

Таблица 6

Приспособления растений к основным способам опыления

Тип опыления	Особенности строения в зависимости от типа опыления	Примеры растений
Анемофилия		
Гидрофилия		
Энтомофилия		
Орнитофилия		

## Контрольные вопросы:

1. Что такое самоопыление и перекрестное опыление?
2. Каково биологическое значение перекрестного опыления?
3. Какие растения называют однодомными, двудомными и многодомными?
4. Какие у растений существуют приспособления к защите от самоопыления?
5. В чем заключается процесс двойного оплодотворения, каково его биологическое значение?
6. Как происходит образование семени, формирование зародыша и эндосперма?
7. Что такое апомиксис? Назовите типы апомиксиса.

## Тема 7. Морфология соцветий

### Занятие 7

**Цель занятия:** ознакомиться с разнообразием соцветий и их классификацией.

#### Теоретические сведения.

Побеговые системы цветковых растений, служащие для образования цветков и в этой связи разнообразно видоизмененные, называют **соцветиями**.

Для классификации и морфологической характеристики соцветий используют четыре группы признаков: 1 – характер олиственности, 2 – порядок ветвления побегов, 3 – способ их нарастания, 4 – состояние апикальных меристем на главной и основных боковых осях.

По характеру олиственности соцветия делят на *фрондозные*, или олиственные (от лат. *фрондиз* – листва, зелень, листья), т.е. имеющие зеленые листья срединной формации (фиалка, фуксия), *брактеозные* (от лат. *брактеа* – чешуя) с прицветниками-чешуями, т.е. листьями верховой формации (ландыш, сирень), и *эбрактеозные*, или голые, т.е. вообще не имеющие листьев (пастушья сумка).

В зависимости от степени разветвленности побегов соцветия делят на *простые* и *сложные*. У простых соцветий на главной оси располагаются одиночные цветки, и ветвление, таким образом, не превышает двух порядков. У сложных соцветий на главной оси располагаются веточки с цветками, а ветвление достигает трех и более порядков.

Если оси соцветия простые, т.е. образованы побегами одного порядка и растут моноподиально за счет апикальной меристемы, то соцветия – *моноподиальные*, или *рацемозные* (от лат. *рацемус* – кисть, гроздь), или *ботрические* (от греч. *ботрион* – кисть, гроздь). Рацемозные соцветия называют еще неопределенными.

Если нарастание осей происходит симподиально (за счет пазушных почек), формируются *цимозные* (от греч. *циме* – волна), верхоцветные, или

определенные, соцветия. Для цимозных соцветий характерно перевершинивание боковых осей, так что верхушки побегов последующих порядков перерастают верхушку предыдущего.

Апикальные меристемы рацемозных, или моноподиальных, соцветий, могут оставаться все время в вегетативном состоянии и тогда соцветия называют *открытыми*. У открытых рацемозных соцветий апексы осей или растут неопределенно долго, или со временем замирают, становятся рудиментами. Если апикальные меристемы главных осей формируют цветы, то соцветия называют *закрытыми*.

Все цимозные соцветия относятся к закрытым, отсюда их второе название – *верхоцветные*. Среди рацемозных соцветий наряду с открытыми (бокоцветными) соцветиями встречаются и закрытые (верхоцветные). У них апикальные меристемы вначале функционируют как вегетативные, но позже образуют терминальные цветки.

Цветоносные зоны побеговых систем, возникающих из почек возобновления и целиком отмирающих после обсеменения, рассматривают как структурное единство, которое называют *объединенным соцветием*, или *синфлоресценцией*. Такой подход дает возможность анализировать соцветия на фоне общих закономерностей побегообразования у растений. Синфлоресценция включает главное соцветие, завершающее главную ось побега возобновления, и зону обогащения, состоящую из боковых цветоносных побегов – паракладиев. В результате на одном цветущем разветвленном побеге возобновления можно выделить иерархию соцветий, включающих частные, или элементарные, соцветия, из которых состоят главное соцветие и соцветия паракладиев, и все они объединяются в синфлоресценцию.

При типологическом подходе выделяют синфлоресценции *полителические* (главная ось и паракладии первого порядка открытые) и *монотелические* (главная ось и паракладии первого порядка закрытые, т.е. заканчиваются верхушечными цветками).

**Рацемозные соцветия** могут быть простыми (цветки сидят непосредственно на главной оси соцветия) и сложными (цветки сидят на разветвлениях главной оси соцветий).

К простым соцветиям относятся:

*кисть*, когда цветки расположены на удлиненной оси, имеют цветоножки (черемуха);

*колос*, сходный с кистью, но с сидячими цветками (подорожник);

*початок* – колос с толстой мясистой осью (кукуруза);

*головка*, сходная с кистью, но при этом главная ось сильно укорочена, расширена, цветки сидячие или на коротких цветоножках (клевер).

*щиток*, у которого на укороченной оси развиваются нижние цветки на более длинных цветоножках, верхние – на более коротких, благодаря чему все цветки расположены почти в одной плоскости (спирея);

*зонтик*, главная ось которого сильно укорочена, цветоножки выходят из ее верхушки и имеют одинаковую длину (проломник);

*корзинка*, сидячие цветки которой расположены на очень уплощенном и расширенном конце укороченной главной оси (сложноцветные)

К сложным рацемозным соцветиям относятся следующие:

*сложный колос*, на главной оси которого сидят элементарные колоски (пшеница);

*двойная кисть*, на главной оси которой сидят пазушные простые кисти (донник);

*метелка*, отличающаяся от двойной кисти более обильным ветвлением, а также тем, что в нижней части она более ветвистая, чем в верхней (сирень);

*сложный зонтик*, главная ось соцветия которого укорочена, а от нее отходят несколько осей, несущих на конце простые зонтики (укроп, борщевик).

**Цимозные соцветия** характеризуются симподиальным ветвлением, относятся к сложным закрытым и представлены следующими типами:

- *монохазий*, т. е. ось первого порядка заканчивается цветком, под которым закладывается одна ось второго порядка. Она перерастает ось первого порядка и также заканчивается цветком, ниже закладывается следующая ось. В зависимости от порядка заложения боковых осей различают завиток, извилину и веер. В *завитке* все цветки направлены в одну сторону (незабудка). В *извилине* боковые оси с цветком отходят поочередно в противоположные стороны (гладиолус); *веером*, если все ответвления извилины лежат в одной плоскости (лаперузия рыхлая);

- *дихазий*, т. е. ось первого порядка несет на верхушке цветок, под ним образуются, обычно супротивно, две боковые оси, также заканчивающиеся цветками. Под цветком на боковых осях могут закладываться по две оси третьего порядка и т. д. (герань, гвоздика);

- *плейохазий*, т. е. из каждой оси, несущей верхушечный цветок, выходит более двух ветвей, перерастающих главную ось (белоголовник) (рис. 21).

К сложным относятся также *составные* (агрегатные) соцветия и *тирсы*.

У **составных соцветий** характер ветвления главной и боковых осей различен. Например, если главная ось ветвится по типу кисти, а боковые частные соцветия представлены корзинками, то такое соцветие называется кистью корзинок. Наиболее распространенными типами составных соцветий являются следующие: щиток корзинок, кисть корзинок, кисть зонтиков, метелка колосков и т. д.

**Тирс** – это соцветие, имеющее моноподиально ветвящуюся главную ось, несущую боковые цимозные соцветия (монохазии и дихазии). Пример сережки березы, имеющие гибкую главную ось.

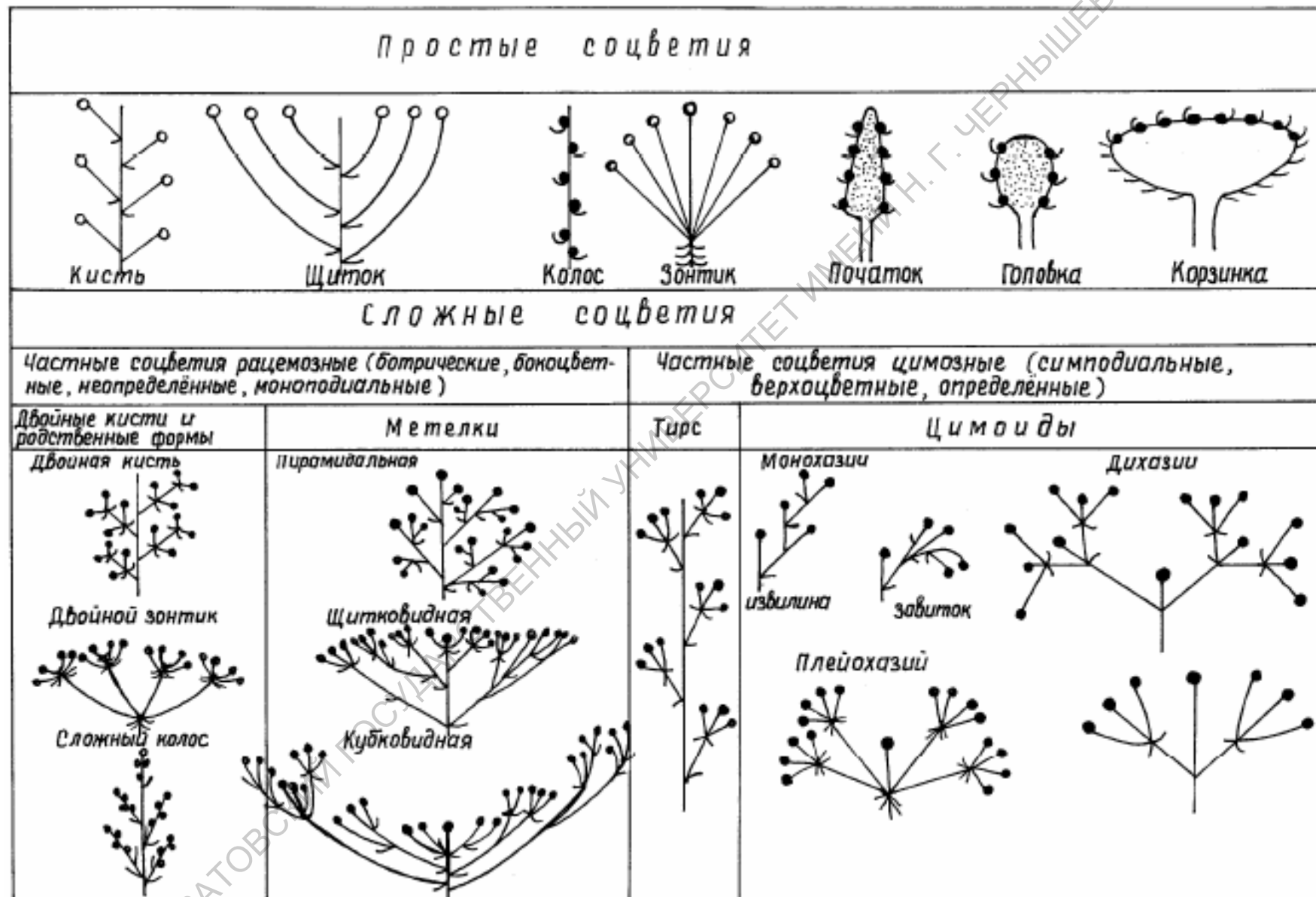


Рис. 21. Схема простых и сложных соцветий

### **Задание для аудиторной работы:**

1. Изучите и зарисуйте простые моноподиальные соцветия, обозначьте кисть, колос, зонтик, щиток, головку, корзинку. Охарактеризуйте их по признакам облиственности и состоянию их апикальных меристем (закрытые или открытые), стрелками обозначьте порядок распускания цветков (центробежные или центростремительные).

2. Изучите и зарисуйте схему симподиальных соцветий, обозначьте извилину, завиток, дихазий, плейохазий, тирс. Охарактеризуйте их по признакам облиственности и состоянию их апикальных меристем (закрытые или открытые), стрелками обозначьте порядок распускания цветков (центробежные или центростремительные).

3. Изучите и зарисуйте сложные соцветия, обозначьте сложный зонтик, метелку, метелку из сложных колосьев, тирсоидную сережку.

### **Задание для внеаудиторной работы:**

1. Составьте схему цветущего рацемозного побега донника белого (*Melilotus albus* Medik.), разветвленного до 4–5 порядков. Парциальное соцветие обозначьте прямоугольниками. Укажите главное соцветие, основное междоузлие, зону обогащения, паракладии, парциальные соцветия, объединенное соцветие – синфлоресценцию.

2. Используя учебник и материалы лекции поясните, каково биологическое значение соцветий?

### **Контрольные вопросы:**

1. Дайте определение понятию соцветие.
2. Какие выделяют типы соцветий по характеру облиственности?
3. Какие соцветия называют ботрическими и на какие типы они делятся?
4. Что такое простые соцветия? Приведите примеры.
5. Что такое сложные соцветия? Приведите примеры.
6. Дайте определения цимозным соцветиям, приведите их классификацию.
7. Что такое тирсоидные соцветия?
8. Что такое объединенные соцветия?
9. Что такое составные соцветия?
10. Каково биологическое значение соцветий и их происхождение?

## **Тема 8. Морфология плодов и способы их распространения**

### **Занятие 8**

**Цель занятия:** изучить строение и разнообразие плодов, способы их распространения.

### Теоретические сведения.

Раздел ботаники, изучающий семена и плоды, называют *карпологией*.

**Плод** – конечный этап развития цветка, видоизменённого в процессе двойного оплодотворения; генеративный орган покрытосеменных растений, который служит для формирования, защиты и распространения заключённых в нём семян. В его образовании наряду с завязью пестика нередко принимают участие другие части цветка.

Семена в плодах окружены *околоплодником (перикарпием)*. Он может быть довольно мощным (апельсин, яблоня), тонким (подсолнечник) или даже срастаться с семенной кожурой (пшеница). В плодах с хорошо развитым околоплодником нередко четко выражены три слоя: наружный (экзокарпий), средний (мезокарпий) и внутренний (эндокарпий) (рис. 22).

Хотя морфология плода представляет собой устойчивый систематический признак растения, однако у некоторых видов на одной и той же особи развиваются морфологически, а часто и анатомически разные плоды. Это явление называют *гетерокарпией* – генетическим свойством вида формировать на одной особи морфологически разнотипные диаспору, семена которых также различаются морфологически и физиологически. Гетерокарпия распространена среди сложноцветных, крестоцветных, бобовых, зонтичных и других семейств цветковых растений. Она проявляется в форме, размерах плодов, числе семян, наличии всевозможных придатков, способности к вскрыванию и других признаках.

Плоды могут развиваться и без оплодотворения. Это явление называют *партенокарпией*. Семян такие плоды не имеют и встречаются у многих культурных растений (груша, яблоня, банан, мандарин, инжир, огурец).

Многие растения являются *монокарпиками*, т.е. в онтогенезе образуют один раз плоды и семена и после этого погибают. К ним относят все однолетние, а также двулетние растения, дающие плоды и семена только на второй год. Среди многолетних растений также встречаются монокарпики, например, агавы американская может дожить до ста лет и отмирает после цветения и плодоношения.

Растения многократно образующие в течение онтогенеза плоды и семена, относят к *поликарпикам*.

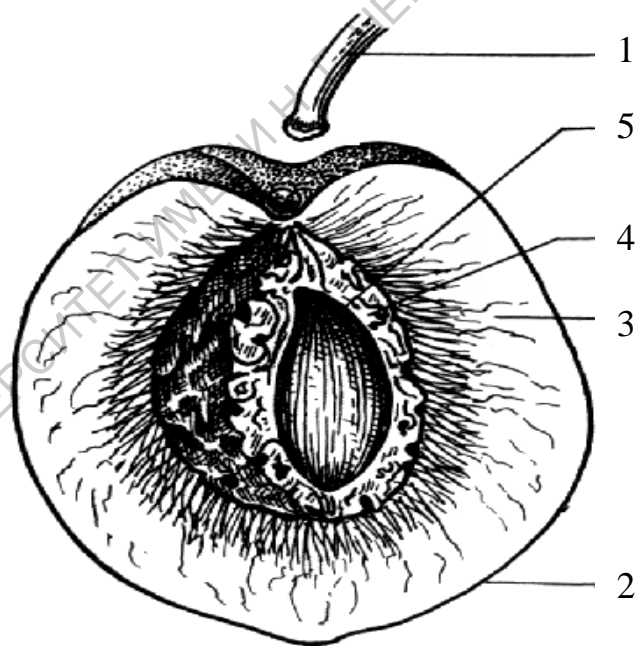


Рис. 22. Строение плода:  
1 – плодоножка; 2 – экзокарпий;  
3 – мезокарпий; 4 – эндокарпий; 5 – семя.



### Принципы классификации плодов.

Плоды разнообразны по размерам, внешнему виду и строению. Существует несколько классификаций плодов:

- 1 – по типу гинецея (апокарпные, ценокарпные);
- 2 – по числу плодолистиков для апокарпных плодов (мономерные и полимерные);
- 3 – по числу семян (односемянные, многосемянные);
- 4 – по типу завязи (верхние, нижние, полунижние);
- 5 – по строению околоплодника (сухие, сочные);
- 6 – по способу вскрывания;
- 7 – по способу распространения.

Важное значение имеет классификация, основанная на взаимоотношениях плодолистиков между собой и с другими частями цветка.

*Простой* плод развивается из одного пестика, который может быть представлен одним свободным или несколькими сросшимися плодолистиками (горох, тюльпан).

*Сборный* плод развивается из нескольких или многочисленных свободных плодолистиков, каждый из которых образует пестик. Сборные плоды имеют малина, ежевика, магнолия, земляника. Отдельные плодики, составляющие сборный плод, могут быть разными: орешками, костянками, листовками. В зависимости от этого сборные плоды называют многоорешками (земляника), многокостянками (малина), многолисточками (магнолия, калужница).

*Дробный* плод развивается из многогнездной завязи ценокарпного гинецея, если каждое гнездо завязи превращается в самостоятельный плодик (мальва). Распадающиеся ценокарпии получили название *схизокарпиев*, их отдельные доли называются *мерикарпии*.

У кленов формируется особый плод – *двукрылатка*, приспособленный к распространению с помощью ветра.

Плод зонтичных – *вислоплодник* – также распадается на две доли. Созревшие два мерикарпия остаются у него некоторое время висеть на двураздельной плодоножке (*карпофоре*).

Высокоспециализированный дробный плод – *ценобий*, характерен для бурачниковых и губоцветных. Главная его особенность состоит в образовании ложной перегородки. В результате ценобий распадается на число долей (*эремов*), вдвое превышающих количество плодолистиков.

*Членистый* плод распадается на отдельные членики по имеющимся на них поперечным перетяжкам (стручки многих крестоцветных, бобы вяза пестрого и арахиса). В этом случае число члеников не соответствует числу гнезд завязи.

Под *соплодием* обычно понимают группу тесно сближенных и сросшихся плодов, образующих единую диаспору. Однако иногда к соплодию относят совокупность зрелых плодов одного соцветия, четко

обособленного от вегетативной части побега. Такие соплодия характерны для платана, ежеголовника, хмеля, а также для многих сложноцветных.

Весьма своеобразное соплодие характерно для инжира. Его соцветие образуется в результате срастания мясистых осей соцветия, образующих полость с отверстием в верхней части. При созревании соцветия образуется сочное соплодие (*сиконий*) диаметром до 5 см, окружающее мелкие сухие односемянные плоды. Нередко к образованию соплодий приводит разрастание околоцветников (свекла, шпинат). Сочная ткань соплодий шелковицы также образована разросшимися околоцветниками. У ананаса соплодие образуется при срастании и суккулентизации разросшейся оси соцветия, цветков и кроющих листьев. Снаружи оно покрыто жестким образованием из верхушек кроющих листьев.

Важным морфологическим признаком плода, положенным в основу филогенетической классификации, служит тип гинецея, из которого он развивается. На основании этого признака плоды делятся на апо-, син-, пара- и лизикарпные.

Основные направления эволюции апокарпных плодов следующие: 1 – уменьшение и стабилизация числа плодолистиков, 2 – уменьшение количества семян, 3 – суккулентизация и склерофикация отдельных частей околоплодника, 4 – появление специальных приспособлений к распространению семян (табл. 7).

Таблица 7

Классификация плодов

Типы плодов по характеру околоплодника	Апокарпные плоды	Синкарпные плоды	Паракарпные плоды	Лизикарпные плоды
Сухие	Листовка, многолистовка (представители семейств магнолиевые, лютиковые)	Синкарпная листовка (нигелла)	Паракарпная коробочка (фиалка, ива, чистотел, мак)	Лизикарпная коробочка (гвоздичные)
	Орешек, многоорешек (лютик, лапчатка, гравилат и др.), фрага (земляника), цинародий (шиповник)	Синкарпная коробочка (ирис, белена, подорожник)	Стручок, стручочек (крестоцветные)	Орех (гречишные, маревые)
	Боб (Семейство бобовые)	Дробные плоды: двукрылатка (клен), вислоплодник (зонтичные), ценобий (бурачниковые, норичниковые), схизокарпий (мальвовые).	Зерновка (злаки)	
		Орех (лещина, береза, каштан, бук) Желудь (дуб)	Семянка (сложноцветные)	
Сочные	Костянка (слива, вишня, абрикос, черемуха), многокостянка (малина, ежевика)	Ягода (виноград, картофель, томат, банан)	Паракарпная ягода (крыжовник, кактусы)	-
		Яблоко (яблоня, груша, боярышник, рябина)	Тыквина (огурец, дыня, тыква)	
		Гранатина (гранат)		
		Гесперидий (цитрусовые)		

Паракарпные и лизикарпные плоды произошли от синкарпных, о чем свидетельствуют многочисленные примеры. Так, в основании плод коробочка – многогнездный, а на остальном протяжении – одногнездный с центральной плацентой (смолевка, смолка). У золототысячника и подбельника в основании коробочек имеется перегородка, а в верхней части они одногнездные с постенной плацентацией.

### Задание для аудиторной работы:

1. Изучите и зарисуйте настоящие плоды (образованные завязью пестика) – раскрывающиеся сухие плоды, обозначьте листовку, боб, стручок, стручочек, коробочку.

2. Изучите и зарисуйте нераскрывающиеся сухие плоды, обозначьте зерновку, семянку, орешек, крылатку, желудь.

3. Изучите и зарисуйте сочные плоды:

а) зарисуйте поперечный разрез через *ягоду*, обозначьте пленчатый экзокарпий, сочный мезокарпий, семена;

б) зарисуйте поперечный разрез через *костянку*, обозначьте пленчатый экзокарпий, сочный мезокарпий, деревянистый эндокарпий, семя.

4. Изучите и зарисуйте ложные плоды (образованные завязью пестика и цветоложем):

а) *земляника*, обозначьте разросшееся цветоложе, плодики – орешки;

б) *яблоко*, обозначьте часть плода, образованного завязью, часть плода, образованного цветоложем.

5. Изучите и зарисуйте дробные плоды (образованные в результате распада завязи на части по месту срастания плодолистиков).

а) *борщевик* – дробная семянка, обозначьте плодоножку, отдельные плодики – семянки;

б) *клен* – двукрылатка, обозначьте отдельные плодики, выросты крылатки.

### Задание для внеаудиторной работы:

Изучите по учебнику и материалам лекций способы распространения плодов и семян, приспособления растений к различным способам распространения, приведите примеры растений, заполните таблицу 8.

Таблица 8

Типы распространения плодов и семян

Тип распространения	Особенности строения в зависимости от типа распространения	Примеры растений
Барохория		
Баллистохория		
Анемохория		
Гидрохория		
Зоохория: - эндозоохория; - эпизоохория; - синзоохория.		
Антропохория		

### Контрольные вопросы:

1. Дайте определение понятию плод.
2. Какое строение имеет околоплодник и какие части цветка участвуют в его образовании?
3. Приведите классификацию плодов по строению околоплодника?
4. Что такое простой, сборный, дробный, членистый плоды и соплодия?
5. Что такое апокарпные плоды, приведите их классификацию?
6. Что такое синкарпные плоды, приведите их классификацию?
7. Что такое паракарпные плоды, приведите их классификацию?
8. Какие плоды называют лизикарпными?
9. Какие существуют способы распространения плодов и семян?

## Тема 9. Строение семян и проростков растений

### Занятие 9.

**Цель занятия:** ознакомиться с различием в строении семян и проростков двудольных и однодольных растений.

#### Теоретические сведения.

**Семя** – орган размножения и расселения семенных растений, развивающийся из семязачатка. Снаружи оно покрыто *семенной кожурой*, образованной из интегумента и выполняющей защитную функцию. *Эндосперм*, возникший из триплоидной клетки, содержит запасные вещества, питающие зародыш при прорастании. У некоторых растений запасную функцию может выполнять *перисперм*, образовавшийся из нуцеллуса. Зародыш развивается из оплодотворенной яйцеклетки и представлен *осью* (зародышевым стебельком) и *семядольными листьями*. На оси зародыша у некоторых растений формируется *почечка* с зачатками настоящих листьев. С другой стороны расположен *корешок* с корневым чехликом. Часть оси, к которой прикрепляются семядоли, называют *семядольным узлом*. Участок оси, расположенный ниже семядолей и выше корешка, называется *гипокотилем* (подсемядольным коленом). Между семядольным узлом и почечкой располагается надсемядольное колено, или *эпикотиль*.

**Зародыш.** По степени морфологической дифференциации зародыши составляют три группы: хорошо дифференцированные, недифференцированные и рудиментарные.

Дифференцированный зародыш имеет зачатки всех вегетативных органов будущего растения: зародышевый корень, гипокотиль, семядоли.

Строение семени *двудольных растений* рассмотрим на примере фасоли. Снаружи располагается довольно плотная семенная кожура. На ней находится рубчик – место прикрепления семени к семяножке. На одной линии с рубчиком, рядом с ним, расположено микропиле. С противоположной стороны от микропиле к рубчику примыкает семенной шов. Зародыш состоит из двух крупных семядолей, в которых содержится

запас питательных веществ, зародышевого корешка, гипокотилия, семядольного узла, эпикотилия и почечки (рис. 23). Эндосперм в семени бобовых отсутствует.

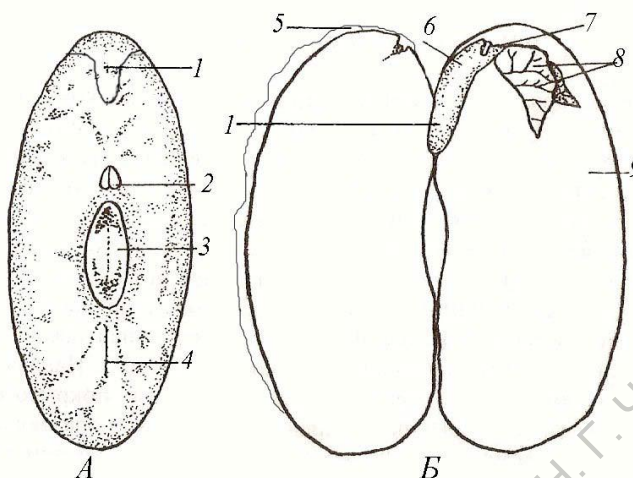


Рис. 23. Семя фасоли: А – общий вид; Б – развернутые семядоли.

1 – зародышевый корень; 2 – семяход; 3 – семенной рубчик; 4 – семяшов; 5 – семенная оболочка; 6 – гипокотиль; 7 – эпикотиль; 8 – зачатки листьев; 9 – семядоля (из Лотовой, 2000 с изменениями).

В семени злаков (однодольные растения) эндосперм занимает значительный объем, так как в нем откладываются запасные вещества. Он дифференцирован на два слоя (рис. 24). Наружный – *алеиновый слой*, в котором откладываются белки. Он расположен сразу под семенной кожурой. Ближе к центру находятся клетки с крахмальными зёрнами.

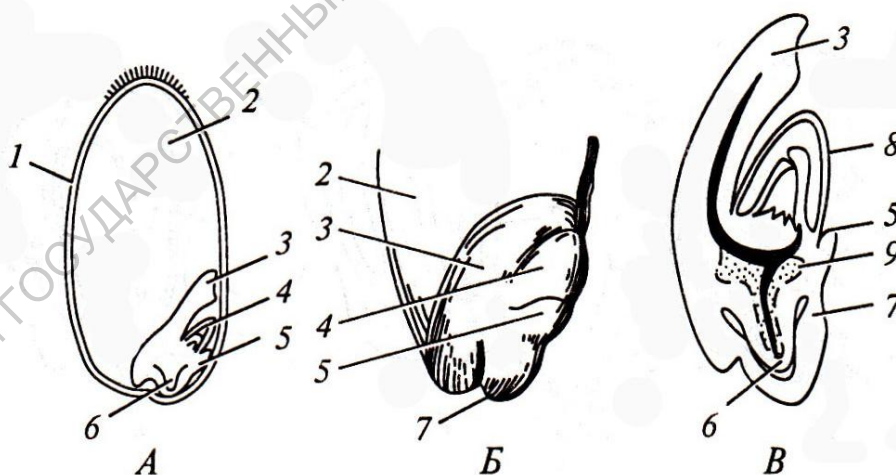


Рис. 24. Зерновка пшеницы:

А – схема продольного разреза зерновки; Б – зародыш пшеницы после снятия покровов зерновки (объемно); В – схема продольного разреза зародыша пшеницы; 1 – покровы зерновки; 2 – эндосперм; 3 – щиток; 4 – почечка; 5 – эпибласт; 6 – главный корень; 7 – колеориза; 8 – колеоптиль; 9 – придаточные корни. (из Барабанова, Зайчиковой, 2006).

Зародыш злаков состоит из одной семядоли, зародышевого корешка, зародышевого стебелька и почечки. Единственная семядоля превращена в *щиток*, при прорастании семени играющий роль гаустория, передающего зародышу из эндосперма питательные вещества после их ферментативного растворения. В центре почечки хорошо заметен конус нарастания стебля, прикрытый примордиями листьев. Наружный колпачковидный лист, окружающий почечку и примордии, называется *колеоптилем*. Зародышевый корешок окружен специальным многослойным чехлом (*колеоризой*), которая при прорастании набухает и развивает на поверхности всасывающие волоски. Иногда на стороне, противоположной щитку, образуется чешуевидный вырост – *эпибласт*. Он расценивается как рудимент второй семядоли.

У растений с недифференцированными, или недоразвитыми, зародышами их дальнейшее развитие и увеличение размеров происходят внутри семени, но после отделения его от материнского организма и попадания в благоприятную среду (некоторые представители отдела Голосеменные). Такое замедленное развитие зародышей объясняют их низкой физиологической активностью.

Рудиментарные, или редуцированные, зародыши, обычно представленные небольшой группой клеток, не дифференцируются и ко времени прорастания (растения-паразиты, орхидные).

#### **Запасные ткани семян.**

По локализации запасных веществ семена составляют четыре группы:

- 1) белковые, имеющие только эндосперм;
- 2) с эндоспермом и периспермом;
- 3) с периспермом;
- 4) с отложением запасных веществ непосредственно в зародыше.

Основная тенденция эволюции семени состоит в редукации эндосперма и увеличении размеров зародыша, в котором и откладываются питательные вещества.

#### **Строение проростков.**

Основные вегетативные органы семенных растений, как подземные (корень), так и надземные (побег), заложены уже в семени. Развитие и последующие осложнения их организации наблюдаются при прорастании семени, росте проростков и становлении взрослых растений.

У однодольных растений (сем. злаковые) при прорастании семени первым трогается в рост корень, который разрывает семенную кожуру и внедряется в почву. Молодой проросток укрепляется в почве, поглощает воду с растворёнными в ней солями. Вслед за корнем начинает расти побег – стебель с листьями и почками. Через почву пробивается почка, защищённая первым зародышевым листом – *колеоптилем*. Первый настоящий лист выходит наружу, разрывая колеоптиль (рис. 25).

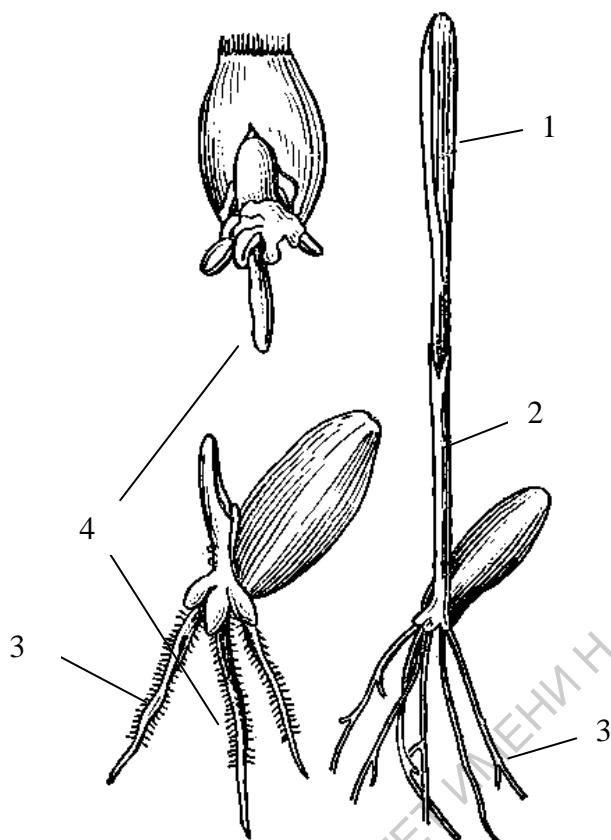


Рис. 25. Проращивание зерновки пшеницы:  
1 – лист; 2 – coleoptиль; 3 – придаточный корень; 4 – главный корень.

Вскоре главный корень, образовавшийся из зародышевого корешка, отмирает, а из укороченных междоузлий образуются придаточные корни, формирующие мочковатую корневую систему.

У двудольных растений первым также трогается в рост зародышевый корешок. Стебель на первых этапах проращивания петлеобразно изогнут. Этим изгибом он пробивает почву, затем выпрямляется и выносит на поверхность семядоли и почечку. Семядоли зеленеют, некоторое время фотосинтезируют, почка продолжает расти вверх, образуя стебель и первые настоящие листья. Их называют ювенильными, так как они резко отличаются от листьев взрослого растения.

Участок между корнем и стеблем называют корневой шейкой. Часть стебля между корневой шейкой и семядолями – гипокотиль, или подсемядольное колено, часть стебля между семядолями и первыми листочками – эпикотиль, или надсемядольное колено (рис. 26). У некоторых двудольных растений (горох, дуб) гипокотиль не развит, и семядоли не выносятся на поверхность, а остаются в почве.

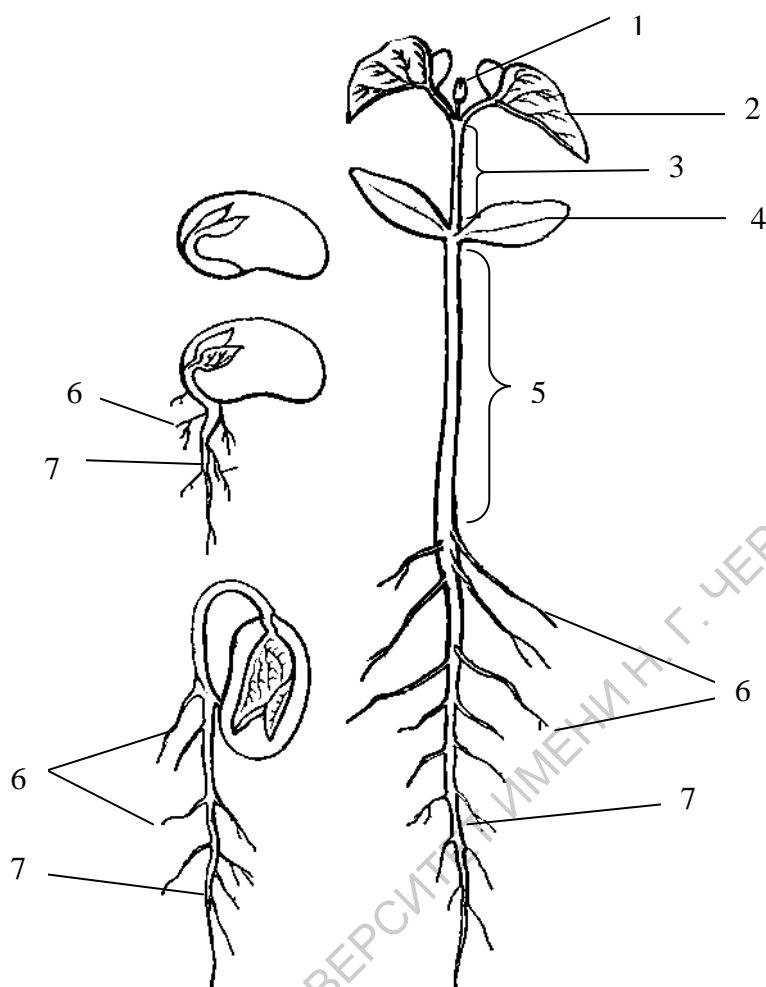


Рис. 26. Проросток семени фасоли:  
 1 – почка; 2 – лист; 3 – эпикотиль; 4 – семядольные листья; 5 – гипокотиль;  
 6 – боковые корни; 7 – главный корень.

### Задание для аудиторной работы:

1. Изучите и зарисуйте семя двудольного растения на примере фасоли. Обозначьте семяход, семенной рубчик, семяшов, семенную оболочку.

2. Рассмотрите под малым увеличением постоянный микропрепарат «Продольный срез через зерновку пшеницы». Обозначьте семенную кожуру, эндосперм, алейроновый слой, зародыш, щиток, эпибласт, зародышевый корешок, колеоризу, зародышевый стебелек, зародышевую почечку, колеоптиль.

3. Изучите и зарисуйте проростки двудольных растений на примере гороха или фасоли. Обозначьте главный корень, боковые корни, корневую шейку, гипокотиль, эпикотиль, зародышевую почечку, семядоли, семенную кожуру, семядольные листья.

4. Изучите и зарисуйте проростки однодольных растений на примере пшеницы или кукурузы. Обозначьте семя, главный корень, придаточные корни, колеоптиль, лист.



### **Задание для внеаудиторной работы:**

Изучите материалы учебника, лекций и ответьте на вопрос: в чем преимущество семени, как единицы размножения и расселения?

### **Контрольные вопросы:**

1. Как происходит формирование зародыша, эндосперма и перисперма?
2. Какие существуют запасающие ткани в семени?
3. Какие существуют типы зародышей?
4. В чем особенности строения зародышей злаков?
5. Чем отличается строение проростков двудольных растений с надземным типом прорастания (фасоль) и подземным типом прорастания (горох)?
6. В чем особенности строения проростка однодольного растения (пшеница, кукуруза)?

### **Вопросы для промежуточного контроля успеваемости по модулю «Морфология растений»**

1. Предмет, задачи и методы морфологии растений.
2. История морфологии. Описательный этап. Сравнительно-морфологический этап. Учение о метаморфозе. Понимание метаморфоза у Гете. Онтогенетическое направление. Экспериментально-экологическое направление.
3. Происхождение жизни и развитие формы тела растений. Простейшие организмы. Увеличение поверхности поглощения и дифференцировка. Появление листа и корня. Разделение функций между органами.
4. Симметрия и ее типы. Полярность.
5. Аналогичные и гомологичные органы.
6. Приспособительные метаморфозы и их значение в жизни растений.
7. Конвергенция. Редукция. Атавизм.
8. Выход растений на сушу. Расчленение тела растений на органы. Происхождение корня, стебля, листа.
9. Корень. Основные функции. Строение (зоны корня, морфологическое строение в связи с выполняемой функцией). Рост корня.
10. Типы корней по происхождению: главный, боковые и придаточные. Происхождение, строение, значение.
11. Типы корневых систем по характеру роста (поверхностные, глубинные, универсальные).
12. Стержневая (аллоризная), мочковатая (вторичногморизная) и первичногморизная корневые системы. Мощность корневых систем. Формы корней.
13. Метаморфозы корня (корневые клубни, ассимилирующие, воздушные, дыхательные, столбовидные, досковидные, втягивающие корни, корни-прицепки, корни-присоски). Строение и функции.

14. Понятие о побеге. Метамер побега. Укороченные и удлиненные побеги.
15. Почки, их строение и классификация.
16. Классификация растений в связи с типами и продолжительностью жизни.
17. Функции типичного надземного стебля. Определение стебля. Формы и размеры стеблей.
18. Ветвление и нарастание побегов: дихотомическое, ложнодихотомическое, моноподиальное, симподиальное.
19. Видоизменения побега. Надземные и подземные видоизмененные побеги: усики, луковички, коллочки, филлокладии, кладодии, клубни, корневища.
20. Листорасположение. Его закономерности. Вычисление угла расхождений.
21. Лист. Определение и функции листа. Заложение, развитие и рост листа. Части листа: прилистники, влагалище, раструб и т.д.
22. Листья простые. Формы (очертание) и величина листовой пластинки. Жилкование.
23. Изрезанность листовой пластинки.
24. Низовые, срединные и верхушечные листья. Строение и функции. Гетерофилия и анизофилия.
25. Видоизменения листа: усики, филлодии, ловчие листья насекомоядных растений.
26. Размножение. Вегетативное размножение. Способы вегетативного размножения.
27. Половое воспроизведение (гаметы и зиготы). Изогамия, гетерогамия, оогамия. Биологическое значение полового размножения. Бесполое размножение. Типы спор.
28. Чередование спорофита и гаметофита. Его биологическое и эволюционное значение. Краткий обзор чередования поколений у высших растений.
29. Цветок. Определение и части цветка. Симметрия цветка. Развитие цветка.
30. Типы околоцветников. Диаграммы и формулы цветка.
31. Андроцей. Морфологическое и анатомическое строение тычинки.
32. Микроспорогенез. Прорастание пыльцы. Развитие мужского гаметофита.
33. Гинецей. Строение пестика. Типы завязи. Типы плацентации.
34. Строение семязачек. Типы семязачек.
35. Мегаспорогенез. Строение типичного зародышевого мешка.
36. Цветение и опыление. Перекрестное опыление. Ветроопыляемые растения. Насекомоопыляемые растения. Опыление птицами. Самоопыление. Клейстогамия.
37. Особые приспособления к перекрестному опылению: дихогамия, гетеростилия и др.
38. Прорастание пыльцы на рыльце. Рост трубки. Двойное оплодотворение покрытосеменных растений, открытое С.Г. Навашиным. Избирательная способность яйцеклетки.
39. Апомиксис: партеногенез, апогамия, апоспория, партенокарпия.
40. Развитие семени. Развитие эндосперма, перисперма, зародыша.

41. Плод. Определени. Развитие и строение плодов.
42. Классификации плодов.
43. Приспособление плодов и семян к распространению.
44. Значение плодов и семян в жизни человека.
45. Соцветия. Различные их типы (ботрические и цимозные). Биологическое значение соцветий.

### Список использованных и рекомендуемых источников

#### *Основная литература*

1. Ботаника с основами фитоценологии. Анатомия и морфология растений: учебник для вузов / Т. И. Серебрякова [и др.]. – Москва: Академкнига, 2007. – 543 с.

#### *Дополнительная литература*

1. Биоморфология растений: иллюстрированный словарь. Учебное пособие / П.Ю. Жмылев, Ю.Е. Алексеев, Е.А. Карпухина, С.А. Баландин. – М., 2002. – 240 с.
2. Ботаника. Анатомия и морфология растений. Учеб. пособие для студентов биол. спец. пед. ин-тов / А.Е. Васильев, Н.С. Воронин, А.Г. Еленевский, Т.И. Серебрякова. – М.: Просвещение, 1978. – 478 с.
3. Ботаника. Учебник для вузов: в 4 т. / П. Зитте, Э.В. Вайлер, Й.В. Кадерайт, и др.; на основе учебника Э. Страсбургера и др.; пер. с нем. Н.В. Хмелевской, К.Л. Тарасова, К.П. Глазуновой и др. – М.: Идательский центр «Академия», 2007.
4. Определитель сосудистых растений Саратовской области. / А.Г. Еленевский, В.И. Радыгина, Ю.И. Буланый. – Саратов: ИП Баженов, 2009. – 248 с.
5. Лотова Л.Ю. Морфология и анатомия высших растений. – М.: Эдиториал УРСС, 2000. – 528 с.
6. Федоров А.А. Атлас по описательной морфологии высших растений: в 4 т. / А.А. Федоров и др. М.: Наука, 1956 – 1979.
7. Хржановский В.Г., Пономаренко С.Ф. Ботаника. – 2-е издание, перераб. и доп. – М.: Агропромиздат, 1988. – 383 с.
8. Яковлев Г.П., Челомбитько В.А. Ботаника: Учеб. для фармац. ин-тов и фармац. фак. мед. вузов / Под ред. И.В. Грушвицкого. – М.: Высш. шк., 1990. – 367 с.

Учебное издание

Седова Оксана Владимировна

## **МОРФОЛОГИЯ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ**

Учебно-методическое пособие для студентов,  
обучающихся по направлению подготовки бакалавриата 06.03.01 Биология

по дисциплине «Введение в ботанику. Раздел «Морфология растений»»

Работа издана в авторской редакции  
оригинал макет подготовлен автором

---

Подписано в печать  
Формат 60x1/16 Бумага офсетная. Гарнитура Таймс.  
Печать офсетная. Усл. печ. л. 4,25  
Тираж 200. Заказ

---