

Лекция. Ткани растений. Общая характеристика. Образовательные ткани. Покровные ткани.

План лекции.

1. Понятие о ткани. Классификация растительных тканей.
2. Образовательные ткани (меристемы).
3. Покровные ткани.

1. Понятие о ткани. Классификация растительных тканей.

Переход растений от относительно однообразных условий жизни в водной среде к наземной среде сопровождался процессом разделения их тела на органы — корень и побег. Это стало предпосылкой к глубокой внутренней дифференциации тела растения и появлению в нем устойчиво повторяющихся комплексов клеток, имеющих специфическое строение и выполняющих определенные функции, — *тканей*.

Ткань растений – система клеток, обладающих сходным строением, выполняющих одинаковые функции и имеющих общее происхождение. Существует несколько классификаций тканей. Наиболее распространена классификация, построенная на функциональной основе еще в середине XIX в., однако и она в достаточной степени условна, так как многие ткани полифункциональны. Наряду с главной, ткань может выполнять одну или несколько дополнительных функций. Это определяет морфологическую дифференциацию составляющих ее клеток. Так, эпидерма, или кожица, не только защищает внутренние ткани от неблагоприятных факторов внешней среды, но участвует также в газообмене и транспирации, у многих растений она выполняет секреторную и выделительные функции благодаря железистым волоскам и накоплению в обычных клетках некоторых балластных продуктов метаболизма растений.

Ксилема, или древесина, осуществляет восходящий ток воды с растворенными в ней минеральными веществами, обеспечивает механическую прочность растения, у многолетних растений некоторые ее клетки служат вместилищами запасных веществ. Этой полифункциональностью объясняется неоднородность ее строения. То же можно сказать о флоэме, или лубе. Такие ткани, состоящие из клеток разных типов, располагающихся в строгой закономерности относительно друг друга, называют *сложными*. Ткань, состоящую из одинаковых однотипных клеток, называют *простой*. К простым тканям, например, относятся колленхима, веламен, эндосперм.

Нередко внутри какой-либо одной специализированной ткани встречаются структуры, принадлежащие другой системе тканей. Так, в листьях некоторых растений между клетками ассимилирующей ткани могут развиваться склерейды — клетки с очень толстыми одревесневшими оболочками, принадлежащие к механической системе растений. Нередко в листьях встречаются вместилища эфирных масел, составляющие секреторную систему. Такие структуры, которые по строению и функциям отличаются от окружающей их ткани, называют *идиобластами*. Наука, изучающая ткани, называется *гистологией*.

Классификация тканей. Как правило, сегодня различают следующие типы тканей: 1) образовательные (меристемы); 2) покровные; 3) поглощающие (всасывающие); 4) ассимиляционные; 5) проводящие; 6) механические; 7) выделительные, 8) воздухоносные и 9) запасные. Все ткани за исключением образовательных называют *постоянными*. Конечно, полный набор тканей встречается далеко не у всех растений. Исходя из происхождения и общего сходства в строении клеток, *ассимиляционные, запасные и воздухоносные* ткани во многих учебных пособиях рассматривают как разновидности одной ткани — *основной паренхимы*. Однако в последнее время их предпочитают рассматривать как отдельные типы тканей, а основной паренхимой называть ткань с неопределенной функциональной спецификой, но занимающую наибольший объем в теле растения.

Наряду с анатомо-физиологической существует и онтогенетическая классификация тканей, основанная на их происхождении. По этой классификации ткани делят на *первичные* и *вторичные*.

Первичные ткани представляют собой непосредственные производные меристемы, находящейся на верхушке побега и в кончике корня (эпидерма, колленхима, склеренхима, ассимилирующая ткань, эпиблема), а также специализированной меристемы — прокамбия (первичная ксилема, первичная флоэма).

Ко **вторичным** относят ткани, возникающие при утолщении стебля и корня. Это производные камбия (вторичная ксилема, вторичная флоэма), феллогена (пробка, феллодерма, чечевички), разные типы идиобластов. Вторичные ткани свойственны не всем растениям. Их нет у мхов, современных хвощей, плаунов, папоротников (за очень редким исключением), а из покрытосеменных — у большинства однодольных. Мощное развитие вторичных тканей, главным образом, древесины и луба, характерно для древесных растений.

2. Образовательные ткани (меристемы).

Цитологические особенности меристем. Рост в течение всей жизни растениям обеспечивают *образовательные ткани*, клетки которых, делясь митозом, образуют все новые и новые клетки организма. Деятельность меристем в течение всей жизни растения (иногда тысячи лет) объясняется наличием у них инициальных клеток, способных делиться неограниченное число раз. Клетка меристемы характеризуется следующими особенностями. Она имеет крупное ядро, занимающее около половины ее объема, в ядерной оболочке много пор, ее наружная мембрана участвует в образовании эндоплазматической сети. В гиалоплазме много диффузно расположенных рибосом. Клетка имеет пропластиды с немногочисленными тилакоидами стромы, митохондрии и диктиосомы. Вакуоли мелкие и их немного. Плазмалемма хорошо выражена. Соседние клетки соединены плазмодесмами. Плазмодесмы расположены более или менее диффузно. Клетки меристем потенциально благодаря своей генетической идентичности могут превращаться в клетки любой ткани растения.

Классификация меристем. В зависимости от происхождения образовательные ткани делят на первичные и вторичные, хотя это подразделение довольно условно.

Первичные меристемы происходят непосредственно из меристем зародыша, развивающегося из зиготы, и характеризуются изначальной способностью к делению. В результате деления клеток предзародыша (эмбриональных клеток) на двух полюсах формирующегося зародыша — зародышевом корешке и зародышевой почке — обособляются группы инициальных клеток, обеспечивающие рост главного корня и главного побега в длину — *апикальные (верхушечные меристемы)*. У взрослых растущих корней и побегов они находятся только на их верхушках. У побега первичные меристемы сохраняются также в основаниях междоузлий стебля, черешках листьев и пазушных почках. Первичные меристемы, обеспечивающие рост корня и стебля побега в толщину, возникают в непосредственной близости от апикальных меристем этих органов и в связи с ними. Эти меристемы представлены прокамбием и перициклом.

Вторичные меристемы возникают позже первичных. Образуются они или из переставших функционировать первичных меристем — прокамбия и перицикла, — или из клеток постоянных тканей, прошедших дедифференциацию (обратное развитие от специализированных клеток к меристематическим). Они представлены камбием, феллогеном и раневыми меристемами. Постоянные ткани, образованные первичными или вторичными меристемами, называют соответственно первичными или вторичными.

Второй принцип классификации меристем — по положению в теле растения. Различают верхушечные (апикальные), боковые (латеральные), вставочные и раневые меристемы.

Верхушечные (апикальные) меристемы, как уже отмечалось выше, располагаются на верхушках корня и побега, образуя их конусы нарастания. Эти меристемы выражены уже у зародыша (первичны по происхождению) и обеспечивают верхушечный, или апикальный, рост органов растения: удлинение корня и образование новых метамеров побега.

Боковые (латеральные) меристемы располагаются по окружности корня или стебля побега в виде тонкостенного полого цилиндра и обеспечивают их рост в толщину. Первичные боковые меристемы — прокамбий и перицикл, вторичные — камбий и феллоген. Из прокамбия и камбия образуются проводящие ткани, из феллогена — покровный комплекс тканей перидерма, из перицикла в стебле образуется механическая ткань склеренхима, в корне же его роль более значима и разнообразна.

Вставочные меристемы — первичные меристемы, находящиеся в основаниях междоузлий стебля, реже — черешков листьев и обеспечивающие их рост в длину (вставочный рост). Особенно хорошо выражены у представителей семейства Мятликовые (Злаки), в частности у бамбука, обуславливая совместно с верхушечной меристемой очень быстрый рост его побегов.

Раневые меристемы возникают при повреждении органов растения. Клетки постоянных тканей, окружающие травмированный участок, дедифференцируются и начинают делиться, т.е. образуется вторичная раневая меристема. В результате ее деятельности формируется *каллус*— плотная белая ткань, состоящая из беспорядочно расположенных паренхимных клеток, покрывающая поврежденное место. В каллусе могут образовываться придаточные корни и почки. Каллус образуется при размножении растений прививками, обеспечивая срастания подвоя и привоя. При размножении растений с помощью черенков побегового или листового происхождения каллус образуется на их основании — на месте среза. Клетки каллуса используют также при размножении растений методом культуры тканей.

3. Покровные ткани.

Покровными называют ткани, располагающиеся на поверхности органов растения и защищающие их от потери воды и воздействия неблагоприятных условий внешней среды.

Главные функции покровных тканей:

- 1) защита растения от высыхания;
- 2) защита от попадания вредных микроорганизмов;
- 3) защита от солнечных ожогов;
- 4) защита от механических повреждений;
- 5) регуляция обмена веществ между растением и окружающей средой;
- 6) восприятие раздражения.

Исходя из происхождения из разных меристем и особенностей строения, можно выделить две покровные ткани: *эпидерму и феллему*.

Эпидерма. *Эпидерма* — первичная покровная ткань, состоящая обычно из одного слоя клеток и образующаяся из наружного слоя клеток конуса нарастания побега. Эпидермой покрыты листья, зеленые стебли молодых побегов, части цветков, плоды и семена. Эпидерма не только препятствует испарению воды из тела растения, но и защищает его от болезнетворных организмов, выделяет во внешнюю среду воду, соли, эфирные масла и др. Эпидерма может придавать дополнительную прочность органам растения и даже функционировать как поглощающая ткань.

Эпидерма — сложная ткань. Она состоит из основных клеток, замыкающих и побочных клеток устьиц и трихом. *Основные клетки* эпидермы плотно сомкнуты — межклетников нет. Боковые их стенки (перпендикулярные поверхности органа) обычно извилистые, что обеспечивает более плотное их смыкание и прочность сцепления. Наружные стенки толще остальных. Вся внешняя поверхность эпидермы покрыта сплошной кутикулой, состоящей в основном из кутина, а также воска. Воск хорошо заметен (в виде сизой пленки) на плодах винограда, сливы, листьях позднеспелой капусты. Удаление воскового слоя негативно сказывается на сохранности плодов.

У растений, обитающих в засушливых условиях, кутикула наиболее толстая; у водных растений ее нет. Стенки основных клеток эпидермы могут одревесневать (кукуруза, рожь), пропитываться кремнеземом (острые края листьев осок и злаков), содержать слизи (семена мальвы, льна, огурца). Протопласт основных клеток эпидермы отличается развитым ЭПР и аппаратом Гольджи, в нем нет пластид. Эти клетки хорошо пропускают свет.

Устьица — специализированные структуры эпидермы, осуществляющие газообмен и транспирацию. Устьице состоит из двух замыкающих клеток, между которыми находится устьичная щель. Под ней располагается подустьичная, или дыхательная, полость — большой межклетник. К замыкающим клеткам примыкают две или несколько побочных клеток. Совокупность замыкающих и побочных клеток составляет *устьичный аппарат*. Исходя из количества и характера расположения побочных клеток, выделяют несколько типов устьичных аппаратов, встречающихся у растений разных видов. Стенки замыкающих клеток устьица утолщены неравномерно: обращенные к устьичной щели значительно толще остальных. Кроме этого протопласты этих клеток содержат хлоропласты. Эти структурные особенности замыкающих клеток позволяют устьицу открываться и закрываться. На свету в процессе фотосинтеза в замыкающих клетках повышается концентрация сахаров, в результате чего в них увеличивается осмотическое давление. За счет всасывания воды из основных клеток эпидермы (фотосинтез в них не проходит) объем замыкающих клеток значительно возрастает и тонкие участки стенки сильно растягиваются, увлекая за собой ее утолщенный участок. Это приводит к значительному увеличению устьичной щели — устьице открывается. В темноте при прекращении

фотосинтеза сахара покидают замыкающие клетки, концентрация клеточного сока в них снижается, а вслед за ней и осмотическое давление. Из-за потери воды замыкающие клетки приобретают первоначальный объем, и устьичная щель уменьшается — устьице закрывается. Устьица обычно открыты на свету и при достаточной насыщенности тканей растения водой. Они очень эффективно регулируют транспирацию — выделение воды в парообразном состоянии. При полностью открытых устьицах транспирация идет с такой же эффективностью, как если бы эпидермы вовсе не было. Число устьиц на единице поверхности листа у разных растений сильно варьируется — от нескольких десятков до нескольких тысяч на 1 мм². У большинства культивируемых растений оно колеблется от 100 до 700.

Трихомы — различные по размерам, форме, строению и функциям одно- или многоклеточные выросты эпидермы. Трихомы бывают *кроющими* и *железистыми*. Кроющие трихомы представлены простыми (яблоня, картофель), ветвящимися (коровяк) и звездчатыми (лох) волосками. В железистых волосках образуются различные вещества, которые могут выделяться в окружающую среду. Поэтому их рассматривают в составе выделительных тканей. Отмершие волоски обычно заполняются воздухом и защищают растение от сильной инсоляции, излишнего испарения воды и колебаний температуры. Особенно сильным опушением отличаются высокогорные растения (эдельвейс). Отмершие волоски эпидермы семян хлопчатника достигают длины 6 см и используются текстильной промышленностью. Волоски способствуют распространению плодов (одуванчик) и семян (ива, тополь). Жесткие и густые волоски способны защитить растения от насекомых-вредителей. Кроме волосков у эпидермы образуются *эмергенцы*, в формировании которых участвуют не только клетки эпидермы, но и более глубоко лежащие ткани (субэпидермальные). К эмергенцам относят шипы ежевики, крыжовника, малины, шиповника.

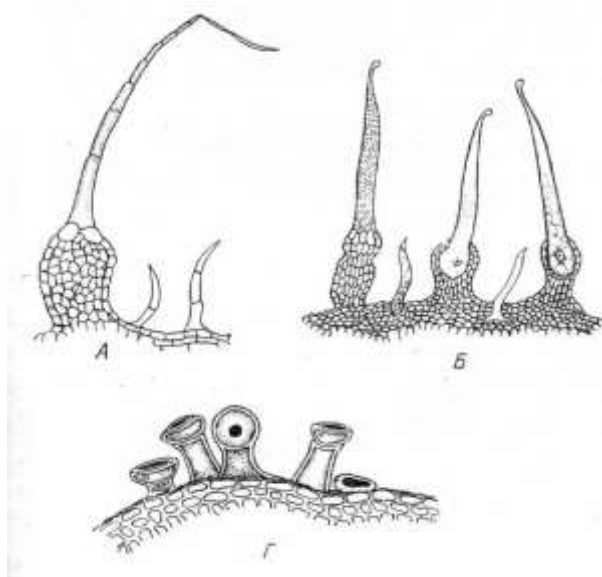


Рис. Железистые волоски:

А - томата овощного (*Lycopersicum esculentum*);

Б - крапивы двудомной (*Urtica dioica*);

Г - хурмы японской (*Diospyros rari*)

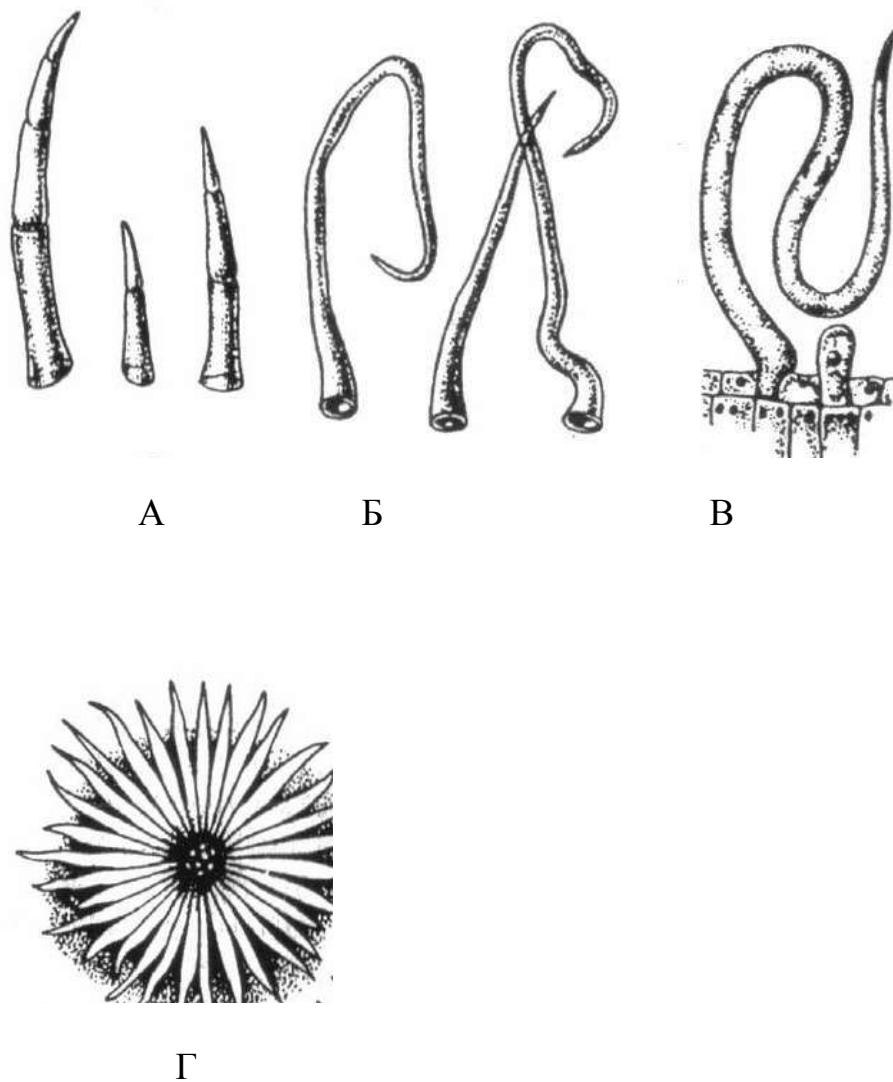


Рис. Эпидермальные трихомы:
 А-простые многоклеточные на листе картофеля;
 Б-простые одноклеточные на листе яблони;
 В-то же на семени хлопчатника;
 Г-звездчатые на листе лоха

Эпидерма обычно живет лишь один вегетационный период. В конце лета — начале осени она замещается образовавшейся под ней *феллемой* (*пробкой*). У некоторых тропических растений (бегония, фикус), живущих в условиях непостоянной обеспеченности водой, эпидерма может состоять из нескольких слоев клеток (2—15). Предполагают, что многослойная эпидерма выполняет водозапасающую функцию. От многослойной эпидермы следует отличать гиподерму — слой клеток, прилегающих к эпидерме изнутри, но возникающий независимо от нее и отличающийся по строению от глубже лежащих тканей. Гиподерма усиливает защитные и механические свойства эпидермы.

Феллема (пробка). *Феллему* — вторичную покровную ткань — образует вторичная латеральная меристема — *феллоген* («пробковый камбий»). Он возникает из клеток фотосинтезирующей паренхимы, располагающихся непосредственно под эпидермой (бузина) или глубже (вишня, малина, смородина), реже — из клеток самой эпидермы (груша, ива).

Как правило, феллоген закладывается в стеблях побегов древесных растений в середине лета. Клетки феллогена делятся параллельно поверхности стебля, образуя наружу от себя несколько слоев (2—25) клеток покровной ткани *феллемы*, а внутрь — один-два (редко больше) слоя клеток фотосинтезирующей паренхимы — *феллодермы*. Феллема (покровная ткань), феллоген (боковая меристема) и феллодерма (фотосинтезирующая паренхима) — три разные по

функциям простые ткани — вместе представляют собой единый покровный комплекс тканей — *перидерму*. В учебной ботанической литературе можно встретить и иное толкование термина «перидерма». Одни авторы называют ее сложной тканью. Другие, подчеркивая нелогичность трактовки перидермы как ткани, предлагают определять ее как анатомио-топографическую зону.

Функции перидермы определяются феллемой (пробкой), представляющей ее основную часть. Клетки феллемы плотно сомкнуты — межклетники не выражены. Стенки образовавшихся клеток быстро утолщаются. Формирующиеся при этом вторичные стенки состоят из чередующихся слоев суберина и воска, не пропускающих воздух и воду. В результате этого протопласты клеток отмирают и разрушаются — клетки оказываются заполненными воздухом. В процессе замены эпидермы пробкой первоначально зеленый цвет стебля побегов изменяется на коричневый. Побеги, у которых к зиме сформировалась многослойная пробка, считаются вызревшими и готовыми к зимовке. Заполненные воздухом клетки феллемы имеют низкую теплопроводность и более эффективно по сравнению с эпидермой защищают растение от потери воды и перепадов температур, что особенно актуально в зимний период.

Газообмен и транспирация через перидерму осуществляются с помощью чечевичек. Чечевички представляют собой участки перидермы с рыхло расположенными паренхимными клетками. Формирование чечевички начинается весной, когда феллоген в некоторых местах (обычно там, где были устьица у эпидермы) начинает вместо клеток пробки образовывать очень рыхло расположенные паренхимные клетки — выполняющую ткань чечевички. Под напором этих клеток располагающиеся над ними слои пробки разрываются, обеспечивая прохождение по межклетникам выполняющей ткани газов и водяных паров. На поверхности стебля молодых побегов древесных растений чечевички выглядят как небольшие бугорки округлой или вытянутой (чечевицевидной) формы, с чем связано, очевидно, их название. Все лето чечевичка функционирует, а осенью феллоген перекрывает ее, образуя под ней слой пробки — замыкающий слой. Весной этот слой пробки снова будет разорван образующимися клетками выполняющей ткани. Таким образом, в отличие от устьица с его суточным ритмом работы у чечевички ритм работы сезонный — она открывается весной и закрывается осенью. По мере утолщения ветвей дерева чечевички могут растягиваться: у осины они становятся ромбовидными, у березы — в виде штрихов. У березы клетки пробки заполнены белым смолоподобным веществом — бетулином, придающим перидерме (бересте) белый цвет. У древесных голосеменных и двудольных растений перидермой покрыты ветви, стволы, корни, почечные чешуи. У двудольных трав она образуется на корнях, корневищах, клубнях. Проведенные недавно исследования показали, что перидермой могут быть покрыты и зрелые плоды позднеспелых сортов яблони — яблоки, чем, очевидно, и объясняется их лучшая сохранность в период хранения.

Степень сформированности перидермы оказывает влияние на сохранность овощей. Корнеплоды моркови с тонким слоем пробки из-за опасности высыхания рекомендуется хранить в песке. От толщины пробкового слоя зависит сохранность побеговых клубней картофеля. У клубней позднеспелых сортов пробковый слой толще. У молодых растущих клубней пробку легко снять — тонкостенные клетки феллогена рвутся, обеспечивая ее отрыв. В зрелых, закончивших рост клубнях феллоген полностью дифференцируется в постоянные ткани, и перидерма с них уже не снимается. А в период хранения перидерма надежно защищает вызревшие клубни картофеля от проникновения в их ткани патогенных организмов. В отличие от клубней картофеля клубни топинамбура покрыты эпидермой и в выкопанном виде хранятся очень плохо — они высыхают и загнивают.

В промышленных масштабах используют пробку средиземноморского пробкового дуба. Первую высококачественную пробку срезают с тридцатилетних деревьев, а затем делают это через каждые 10-15 лет. Лучшей считается пробка, получаемая от марокканских дубов. В нашей стране в народных промыслах широко используют перидерму березы — бересту. У некоторых деревьев (бук, осина, платан, эвкалипт) стволы покрыты перидермой в течение всей жизни растений. У большинства же из них на смену перидерме приходит третичный покровный комплекс *ритидом*, или *корка*. У стволов яблони она формируется на восьмой — десятый год жизни, березы, дуба, сосны — на 20—25-м году.

Ритидом, или корка, образуется в результате формирования в коровой части стволов нескольких перидерм, каждая из которых находится глубже предыдущей. Располагающиеся между ними живые ткани коры, изолированные мертвой пробкой, также отмирают. Таким образом, корка представляет собой совокупность нескольких перидерм с находящимися между ними вынужденно отмершими тканями коры.

Различают два типа корки: *кольцевую* и *чешуйчатую*. Кольцевая корка образуется, когда каждая из перидерм полностью опоясывает ствол, отрезая от коры цилиндрические участки. Кольцевая корка периодически сбрасывается на всем протяжении ствола. Это важно для древесных лиан (винограда, лимонника, жимолости каприфоли), так как при сбрасывании корки уменьшается их масса. Чешуйчатая корка формируется, если перидермы закладываются не по всей окружности ствола, а отдельными полудугами. Это наиболее распространенный тип корки. По мере утолщения ствола не способная растягиваться мертвая корка растрескивается и ее наиболее старые внешние участки постепенно сбрасываются. Корка надежно предохраняет стволы, старые ветви и корни деревьев от механических повреждений и лесных пожаров. Особенно надежна в этом отношении корка деревьев-великанов — секвойи и секвойядендрона, толщина которой может достигать 30 см.

Контрольные вопросы и задания

1. *Дайте определение ткани растений?*
2. *Что такое гистология?*
3. *Перечислите основные типы тканей растений. Что такое первичные и вторичные ткани растений?*
4. *Дайте краткую характеристику образовательных тканей (меристем).*
5. *Перечислите основные функции покровных тканей.*
6. *Как классифицируют покровные ткани?*
7. *Кратко охарактеризуйте строение и функции эпидермы.*
8. *Что такое феллема? Каковы ее функции?*
9. *Что такое ритидом или корка? В результате чего она образуется?*
10. *Какие типы корки выделяют? Охарактеризуйте их.*

Литература

1. *Билич Г.Л. Биология. Полный курс. В 3-х т. Том 2. Ботаника/Г.Л. Билич, В.А. Крыжановский.-М.: ООО «Издательский дом «ОНИКС 21 век», 2004.-544 с.*
2. *Коровкин О.А. Ботаника - М.: КНОРУС, 2016.- 434 с.*
3. *Лотова Л. И. Морфология и анатомия высших растений. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. — 528 с.*