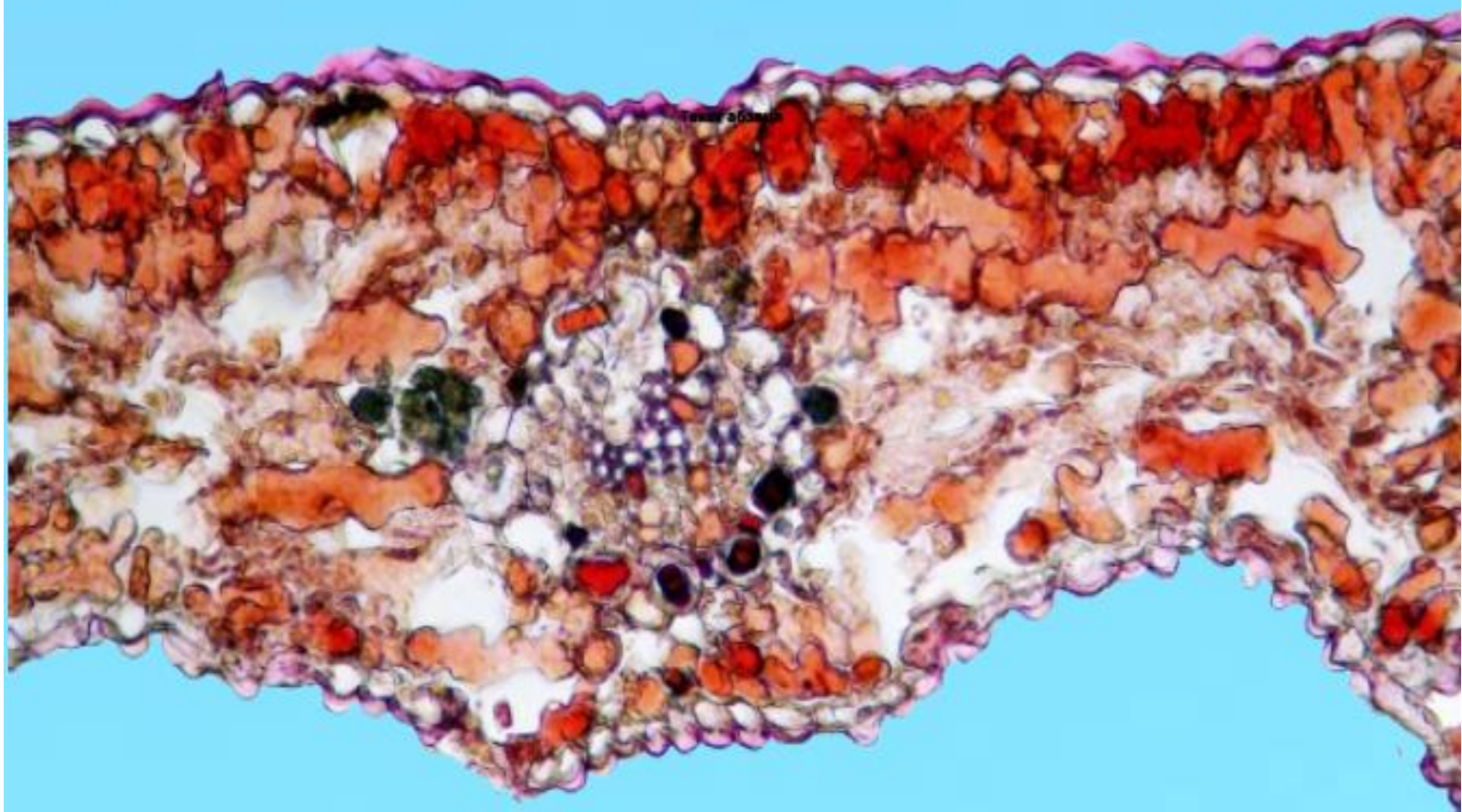


ВИБРАНІ РОЗДІЛИ БОТАНІКИ: ТЕОРЕТИЧНІ ТА ПРАКТИЧНІ АСПЕКТИ АНАТОМІЇ РОСЛИН

НАВЧАЛЬНИЙ ПОСІБНИК



**КИЇВСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ
ІМЕНІ ТАРАСА ШЕВЧЕНКА**

Навчально-науковий Інститут високих технологій

О.А.Футорна, В.А. Баданіна

**Вибрані розділи ботаніки:
теоретичні та практичні аспекти
анатомії рослин**

Навчальний посібник

Київ-2022

БК Е56.12
УДК 581.4 +581.1

*Затверджено вченою радою
Навчально-наукового Інституту високих технологій
Київського національного університету імені Тараса Шевченка
(протокол № 5 від 9 грудня 2022 року)*

Рецензенти:

Гайдаржи М.М. – доктор біологічних наук, старший науковий співробітник, директор ботанічного саду ім. акад. О.В. Фоміна Навчально-наукового центру «Інститут біології та медицини» Київського національного університету імені Тараса Шевченка.

Ольшанський І.Г. - кандидат біологічних наук, старший науковий співробітник відділу систематики та флористики судинних рослин Інституту ботаніки ім .М.Г. Холодного НАН України.

О.А. Футорна

Вибрані розділи ботаніки: теоретичні та практичні аспекти анатомії рослин: [Навчальний посібник] / В.А. Баданіна,- Електронне видання, 2022. - 97 с.

У навчальному посібнику «Вибрані розділи ботаніки: теоретичні та практичні аспекти анатомії рослин» розглянуто класичні поняття анатомії рослин: загальна характеристика тканин та їх класифікація; класифікація меристем; первинні, вторинні та третинні покривні тканини; механічні, провідні, паренхімні, видільні тканини. Окрім загальної характеристики тканин узагальнено відомості про онтогенез та філогенез кожного типу тканин. Велика увага присвячений прикладним аспектам анатомії рослин: методам виготовлення анатомічних препаратів рослин, термінології та ключовим моментам при складанні описів анатомічної будови органів рослин, дослідженню ультраструктури поверхні листової пластинки тощо. Навчальний посібник містить результати власних наукових досліджень. Для студентів вищих навчальних закладів біологічного та фармакологічного профілю, а також всіх зацікавлених анатомічними дослідженнями.

БК Е56.12
УДК 581.4 +581.1

ЗМІСТ

ПЕРЕДМОВА	4
Розділ 1	6
ОПИСОВА (КЛАСИЧНА) АНАТОМІЯ	
➤ <i>Тканини: загальна характеристика та класифікація</i>	6
➤ <i>Класифікація меристем</i>	8
➤ <i>Первинні покривні тканини (епідерма)</i>	11
➤ <i>Вторинні покривні тканини (перидерма)</i>	18
➤ <i>Третинні покривні тканини (кірка)</i>	21
➤ <i>Провідні тканини</i>	22
➤ <i>Механічні тканини</i>	40
➤ <i>Паренхімні та видільні тканини</i>	48
➤ <i>Анатомічна будова стебла</i>	52
➤ <i>Анатомічна будова листків</i>	
Розділ 2	66
ПРИКЛАДНА АНАТОМІЯ	
➤ <i>Способи виготовлення анатомічних препаратів рослин</i>	66
➤ <i>Методика виготовлення препаратів вегетативних органів рослин на мікромом-кріостаті</i>	68
➤ <i>Шкала оцінки анатомічних ознак листків видів рослин</i>	73
➤ <i>Шкала оцінки анатомічних ознак стебел видів рослин</i>	75
➤ <i>Дослідження ультраструктури поверхні листкової пластинки</i>	76
➤ <i>Приклад опису анатомічної будови вегетативних органів рослин різних таксономічних груп</i>	80
➤ <i>Приклади статистичної обробки даних анатомічної будови вегетативних органів рослин різних таксономічних груп</i>	90
СПИСОК ПОСИЛАНЬ	97

ПЕРЕДМОВА

При підготовці крос-галузевих фахівців-біологів за освітньою програмою «Біологія (Високі технології)», яка реалізується в Навчально-науковому Інституті високих технологій Київського національного університету імені Тараса Шевченка, особлива увага відведена «Ботаніці», яка є обов'язковою освітньою компонентою програми, освітній рівень «Бакалавр». Вона має на меті ознайомлення студентів зі світом рослин та грибів: їх морфологічним, анатомічним та таксономічним різноманіттям.

Основними завданнями дисципліни є формування у майбутніх фахівців базових знань з ботаніки:

- уявлення про місце водоростей, вищих рослин та грибів у системі органічного світу;
- уявлення про сучасні тенденції та напрямки фундаментально-наукових і прикладних аспектів досліджень у ботанічній науці і суміжних з нею науках для майбутньої професійної орієнтації;
- знання основ номенклатури і таксономії водоростей, грибів та вищих рослин;
- знання діагностичних ознак представників різних таксонів рослин та грибів флори України;
- уміння орієнтуватись в анатомо-морфологічній структурі тіла, формах та типах органів і частинах тіла рослин, складати їх опис;
- уміння орієнтуватись у таксономічній різноманітності світу рослин та грибів, системах класифікації цих об'єктів.

При розробці даного курсу автори стикнулись з відсутністю узагальнених сучасних даних з цілої низки питань, що стосуються класичних та прикладних аспектів анатомії рослин.

Анатомічні дослідження не втратили своєї актуальності: вони мають вагомe значення для вирішення спірних питань систематики, оскільки дозволяють виявляти спільні для досліджуваних видів ознаки, та такі, за якими вони чітко розрізняються. Окрім того, анатомічні ознаки важливі при визначенні адаптивних пристосувань рослин до певних екологічних факторів. З'явилися нові методики, розширились об'єкти дослідження: окрім тканинного та клітинного рівня анатомічні дослідження вийшли на новий – ультраструктурний рівень; залучаються нові ознаки: мікроморфологічні характеристики епідерми листка (рельєф листової пластинки, тип кутикули, тип та ступінь розвитку епікутикулярного воску), які можуть вказувати на адаптаційний потенціал досліджуваних рослин, оскільки задіяні у формуванні їх стресотолерантності. Все це свідчить про необхідність використання новітніх науково-практичних розробок у вивченні рослинних організмів під час викладання дисциплін, пов'язаних з рослинними об'єктами, за для успішної підготовки спеціалістів-біологів, з повноцінною біологічною освітою, а саме з поглибленим знанням анатомії рослин та сучасними методами лабораторних досліджень та аналізу отриманих

результатів.

Матеріал посібника розкриває питання змістового модуля «Анатомія рослинних організмів» дисципліни «Ботаніка» і включає два розділи: Описова (класична) анатомія та Прикладна анатомія. **В першому розділі** розглянуто класичні поняття анатомії рослин: загальна характеристика тканин та їх класифікація; класифікація меристем; первинні, вторинні та третинні покривні тканини; механічні, провідні, паренхімні, видільні тканини. Окрім загальної характеристики тканин узагальнено відомості про онтогенез та філогенез кожного типу тканин.

Другий розділ присвячений прикладним аспектам анатомії рослин: методам виготовлення анатомічних препаратів рослин, термінології та ключовим моментам при складанні описів анатомічної будови органів рослин, дослідженню ультраструктури поверхні листової пластинки тощо. Особлива увага приділена таким важливим питанням, як шкала оцінки анатомічних ознак листків та стебла. Вперше (порівняно з посібниками, що видані в Україні) розглянуто методику виготовлення анатомічних препаратів вегетативних органів рослин на мікротом-кріостаті, відпрацьовану одним із авторів посібника на представниках з різних родин квіткових (Brassicaceae, Caryophyllaceae, Fabaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Rubiaceae, Dipsacaceae); розкрито поняття кутикули та епікутикулярних восків рослин, розглянуто їх класифікацію та типи. Розділ містить результати власних наукових досліджень, приклади опису анатомічної будови вегетативних органів рослин різних таксономічних груп та приклади статистичної обробки анатомічних даних.

У посібнику містяться питання для самоконтролю та перевірки засвоєння відповідних тем нормативного курсу, а також успішної здачі модулів та іспиту. Посібник може використовуватись на практичних заняттях, під час самостійної роботи студентів, при виконанні курсових та випускних кваліфікаційних робіт.

Розділ 1

Описова (класична) анатомія

Основні питання розділу:

- *Тканини: загальна характеристика та класифікація*
- *Класифікація меристем*
- *Первинні покривні тканини (епідерма)*
- *Вторинні покривні тканини (перидерма)*
- *Третинні покривні тканини (кірка)*
- *Провідні тканини*
- *Механічні тканини*
- *Паренхімні та видільні тканини*
- *Анатомічна будова стебла*
- *Анатомічна будова листків*

Тканини: загальна характеристика та класифікація

Рослинні тканини були вперше описані у XVII столітті. Першочергово вчені прагнули класифікувати їх виключно за анатомічними ознаками. Зокрема, дослідники М. Мальпігі та Н. Грю поділили тканини на паренхімні та прозенхімні, базуючись на формі клітин. У подальшому, класифікація тканин почала враховувати їх функціональне призначення. Фізіологічна класифікація тканин рослин була запропонована наприкінці XIX — на початку XX століття С. Швендером і Габерландтом. Проте обидва підходи виявилися обмеженими та однобічними: анатомічна класифікація не враховувала всієї різноманітності тканин та їх диференціації залежно від виконуваних функцій, тоді як фізіологічний підхід не брав до уваги той факт, що більшість тканин рослин є поліфункціональними, і їх функції можуть змінюватися з віком. Окрім того, клітини з подібними функціями можуть

бути розсіяні серед клітин інших тканин, і такі клітини називають ідіобластами.

Враховуючи ці аспекти, у ХХ столітті була розроблена комплексна анатомо-фізіологічна класифікація тканин, яка також враховує їх розвиток в онтогенезі (походження). Сучасна класифікація рослинних тканин представлена на рис. 1.1.

На основі сучасних уявлень рослинні тканини — це стабільні, закономірно повторювані комплекси клітин, подібних за походженням, будовою, що виконують одну або кілька подібних функцій. Тканини поділяють на прості та складні. Прості тканини складаються з клітин одного типу, подібних за будовою та такими, що виконують одну основну функцію. Складні тканини, натомість, утворені клітинами кількох типів, які відрізняються за будовою, причому кожен тип клітин виконує властиві йому функції. Таким чином, складні тканини, на відміну від простих, завжди поліфункціональні.



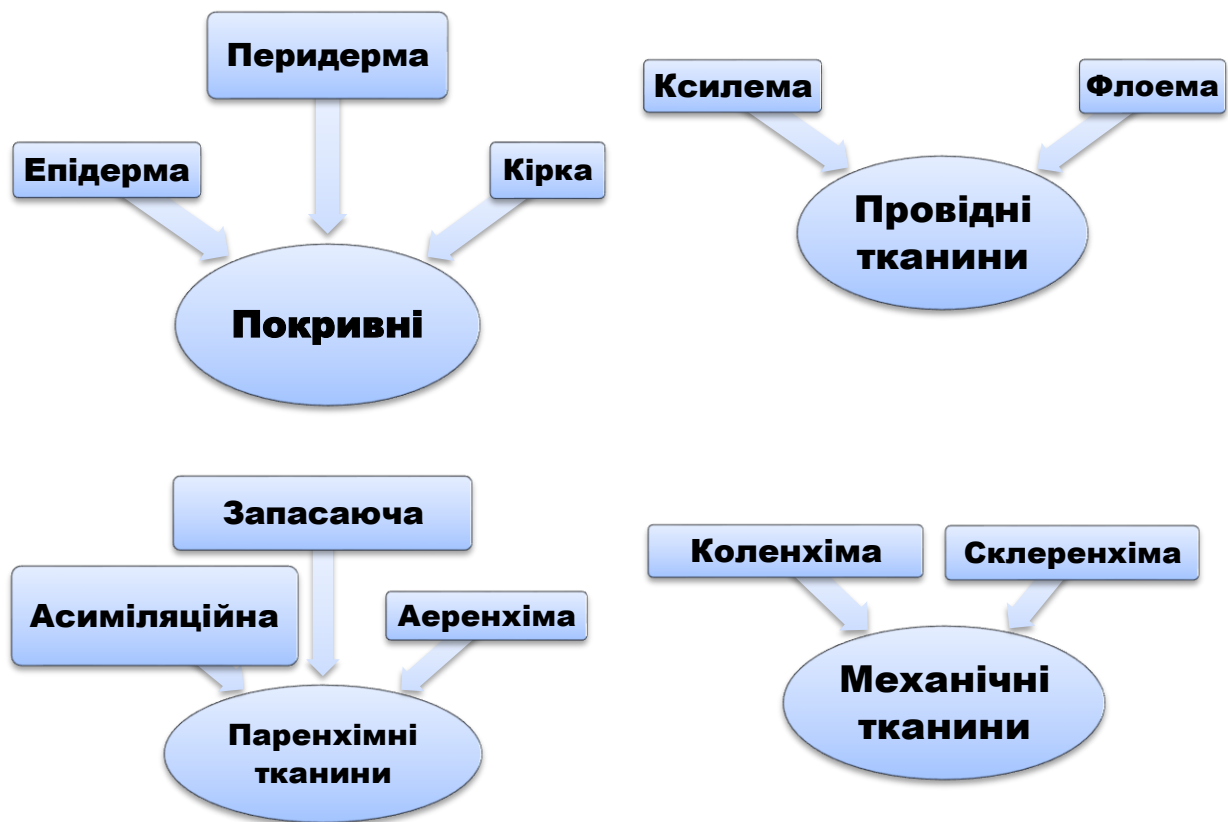


Рис. 1.1. Схема класифікації рослинних тканин

Твірні тканини (меристеми) представляють собою стабільні, закономірно повторювані комплекси недиференційованих (неспеціалізованих) клітин, які мають здатність до поділу. Вони можуть бути первинного або вторинного походження та мають схожі основні характеристики будови. Основною функцією меристем є утворення нових клітин і тканин рослини.

Диференційовані тканини відрізняються від меристем тим, що складаються з диференційованих (спеціалізованих) клітин, які вже не здатні до поділу. Ці тканини утворюються внаслідок діяльності твірних тканин (меристем), коли клітини меристем втрачають здатність до поділу, набувають певної спеціалізації для виконання конкретних функцій та відповідно змінюють свою будову, тобто проходять процес диференціації.

Класифікація меристем

Меристеми класифікуються за їх положенням у тілі рослини та походженням.

I. Класифікація меристем за положенням у рослині:

1. **Верхівкові (апикальні) меристеми** – розташовані на верхівці пагона або кореня.
 - Верхівкова меристема пагона називається **апексом пагона**.
 - Верхівкова меристема кореня називається **апексом кореня**.
2. **Бічні (латеральні) меристеми** – розташовані вздовж бокових сторін пагона та кореня. До них відносяться:
 - **Прокамбій**
 - **Перицикл**
 - **Камбій**
 - **Фелоген**
 - **Вставні (інтеркалярні, залишкові) меристеми** – залишки верхівкових меристем, що не диференціювалися в постійні тканини і знаходяться між ділянками вже диференційованих тканин.
 - **Раневі (травматичні) меристеми** – утворюються на місці пошкоджень із диференційованих клітин, що втрачають свою спеціалізацію (дедиференціюються) і знову набувають здатності до поділу.

II. Класифікація меристем за походженням:

1. **Первинні меристеми** – утворюються з клітин зародка або апікальних меристем.
 - До первинних меристем належать: апекс пагона, апекс кореня, прокамбій, перицикл, а також вставні меристеми.
2. **Вторинні меристеми** – утворюються з первинних латеральних меристем або диференційованих клітин через процес дедиференціації.

- До вторинних меристем відносяться: камбій, феллоген, а також раневі меристеми.

Особливості первинних меристем (на прикладі апікальних меристем):

- **Апекс пагона** складається з конуса наростання, нижче якого розташовані зачатки листків — листові примордії.
- **Апекс кореня** має вигляд гладкого конуса, верхівка якого захищена кореневим чохлаком.

Клітини апікальних меристем:

- Мають ізодіаметричну форму, щільно зімкнуті, з тонкими еластичними оболонками, що містять пектин та невелику кількість целюлози.
- Клітини апексів відрізняються великим ядром, густою цитоплазмою, відсутністю вакуоль і запасних поживних речовин.

Типи меристематичних клітин в апексах:

- **Ініціальні клітини** — клітини, які постійно діляться та залишаються меристематичними протягом усього життя рослини.
- **Похідні ініціальних клітин** — меристематичні клітини, які діляться швидше, але також не перетворюються на диференційовані клітини.
- **Клітини гістогенів** — тимчасові меристематичні клітини, які діляться обмежену кількість разів, після чого стають диференційованими.

Особливості вторинних меристем (на прикладі камбію та феллогену):

- **Камбій** — вторинна латеральна меристема, що утворюється з прокамбію. Клітини камбію витягнуті, прозенхімної форми, з великим ядром та невеликими вакуолями. Вони діляться уздовж довгої осі, утворюючи клітини ксилеми та флоєми.
- **Феллоген** — вторинна латеральна меристема, що формується з диференційованих клітин. Її клітини мають прямокутну паренхімну форму і подібні за будовою до клітин камбію. Вони діляться, утворюючи клітини покривних тканин (корок та феллодерму).

Питання до теми:

1. Як будова клітин верхівкових меристем пов'язана з їх функцією?
2. У чому подібність і відмінність клітин верхівкової меристеми та камбію? Які причини цих подібностей і відмінностей?
3. Які відмінності між будовою клітин камбію та феллогену? Чому вони існують?
4. Яка біологічна необхідність неоднорідності меристематичних клітин? Чи можливе існування рослин лише з одним типом меристематичних клітин?
5. Яка історія відкриття та подальшого вивчення тканин у рослин?

Первинні покривні тканини (епідерма)

Епідерма є первинною покривною тканиною рослин, що формується з апікальних меристем і складається з кількох типів клітин, які виконують різні функції. **Функції епідерми:** захист рослини від надмірної транспірації, регуляція газообміну, синтез певних речовин, фотосинтез, захист від хвороботворних організмів і механічних пошкоджень, виділення ефірних олій, смол та поглинання деяких речовин.

Епідерма належить до складних тканин, оскільки містить різні клітинні комплекси: основні клітини епідерми, продиховий апарат та трихоми.

Основні клітини епідерми — паренхімні, плоскі клітини, щільно зімкнуті між собою. Вони характеризуються наявністю целюлозно-пектинових оболонок, з яких найбільш потовщена зовнішня стінка, яка контактує з навколишнім середовищем. Зовнішня оболонка покрита шаром кутикули, непроникної для води та газів, на поверхні якої розташований восковий шар. Клітини епідерми залишаються функціонально активними лише у живому стані, мають центральну вакуолю, цитоплазму та ядро. У більшості основних клітин епідерми містяться лейкопласти, а хлоропласти зустрічаються рідко, переважно в епідермі водних рослин або рослин, що мешкають у затінених умовах.

Функції основних клітин епідерми: захисна, запобігання надмірному випаровуванню води та частковий захист рослини від механічних пошкоджень і патогенів.

Продиховий апарат складається з продихової щілини, замикаючих та побічних клітин. Замикаючі клітини містять хлоропласти і мають бобовидну форму з нерівномірно потовщеними стінками. Побічні клітини схожі на основні клітини епідерми, проте відрізняються формою, розмірами та структурними деталями.

Функції продихового апарату: регуляція газообміну та транспірації рослин, забезпечення зв'язку із навколишнім середовищем.

Класифікація продихових апаратів базується на кількості та розташуванні побічних клітин. Виділяють такі типи продихових апаратів:

1. Аномоцитний — без побічних клітин.
2. Анізоцитний — три побічні клітини, одна з яких більша за дві інші.
3. Парацитний — дві побічні клітини, розташовані паралельно продиховій щілині.
4. Діацитний — дві побічні клітини, розташовані перпендикулярно осі продихової щілини.
5. Актиноцитний — багато побічних клітин, розташованих радіально від продихової щілини.

Механізм роботи продихів пояснюють три теорії.

Тургорна теорія. На світлі в продихах за рахунок хлоропластів відбувається фотосинтез, у процесі якого утворюються водорозчинні цукри. Концентрація цих цукрів у замикаючих клітинах продихів стає вищою, ніж у сусідніх клітинах. Внаслідок цього вода із сусідніх клітин переходить у замикаючі клітини, і вони збільшуються в розмірах. Збільшення розмірів відбувається нерівномірно через неоднакове потовщення оболонок цих клітин. Найтонші оболонки (на стороні, протилежній продиховій щілині) розтягуються більше, ніж потовщені оболонки клітин, що межують з продиховою щілиною. Обидві замикаючі клітини викривлюються, і

продихова щілина відкривається. Згідно з сучасними уявленнями, викривленню форми замикаючих клітин під час розтягування сприяє радіальне розташування целюлозних фібрил у їхніх оболонках, що дозволяє клітинам розширюватися в ширину (а не в довжину). У результаті цього продихова щілина відкривається. У темряві цукор перетворюється на крохмаль, нерозчинний у воді. Тепер концентрація розчинних цукрів зростає в сусідніх клітинах, і вода переходить із замикаючих клітин у сусідні. Розміри замикаючих клітин зменшуються, і продихова щілина закривається.

Теорія "калієвого насоса". Замикаючі клітини продихів за допомогою ферментів активно (тобто проти градієнта концентрації) захоплюють із навколишніх клітин іони калію. При цьому концентрація іонів K^+ у замикаючих клітинах стає вищою, ніж у сусідніх клітинах, тому вода переходить із сусідніх клітин у замикаючі. Далі все відбувається так само, як у попередній теорії. Потім іони K^+ пасивно переходять в інші клітини, їхня концентрація в замикаючих клітинах продихів зменшується, і вода повертається в сусідні клітини. Розміри замикаючих клітин зменшуються, і продихова щілина закривається.

Об'єднана теорія роботи продиха. У процесах утворення й подальшого гідролізу крохмалю, які відбуваються на світлі в процесі фотосинтезу, утворюються органічні іони, здатні обмінюватися на іони K^+ у сусідніх клітинах. Внаслідок цього обміну іони K^+ потрапляють у замикаючі клітини продихів, де їхня концентрація зростає. Подальші процеси аналогічні до описаних раніше. У темряві відбувається синтез крохмалю, і запускається зворотний процес: іони K^+ обмінюються на органічні іони сусідніх клітин, їхня концентрація в замикаючих клітинах зменшується, вода переходить із замикаючих клітин у сусідні, і продихова щілина закривається.

Трихоми (волоски) являють собою вирости клітин епідерми. Вони поділяються на кілька типів залежно від їхньої будови та функцій.

Покривні трихоми є виростами клітин епідерми, що відділяються від материнської клітини перегородкою. Живий вміст таких трихом часто

відмирає, внаслідок чого порожнини клітин заповнюються повітрям, що надає їм світлого забарвлення. Покривні трихоми з живим вмістом трапляються значно рідше. Існують такі **типи покривних трихом**:

- **Одноклітинні трихоми**: сосочок, щетинка, лусочка.
- **Багатоклітинні трихоми**:
 - Лінійні: клітини розташовані в один ряд.
 - Кущисто-гіллясті: осьова частина представлена одним рядом клітин, від якого відходять бічні одноклітинні або багатоклітинні вирости.
 - Зірчасті: осьова частина розвинена слабо, в той час як бічні частини – сильно.
 - Масивні волоски: кілька лінійних трихом, спаяних разом.

Залозисті трихоми поділяють на два основні типи:

- **Власне залозисті**: складаються з ніжки та головки. У головці утворюються ефірні олії або інші речовини, які виділяються через оболонку під кутикулу. Під тиском кутикула розривається, і продукти виділення виходять назовні. Після цього, завдяки діяльності живого протопласта, кутикула відновлюється.
- **Жалкі трихоми** (на прикладі кропиви): складаються з черевця, шийки і головки. Шийка, насичена кремнеземом, має тверду оболонку, яка при переході в головку стає дуже твердою. При дотику головка легко відламується, і гострі краї шийки проникають в шкіру тварини. З черевця через шийку в шкіру потрапляє мурашина кислота і специфічний фермент, що викликає подразнення шкіри.

Функції трихом: захист рослини від надмірного випаровування та частково від поїдання тваринами(покривні трихоми); синтез і виділення ефірних олій, смол, солей та інших речовин, що захищають рослину від поїдання тваринами, а також, частково, зменшення випаровування (залозисті трихоми).

Онтогенез епідерми

Епідерма формується з апекса пагона. Формування починається з клітин гістогену (протодерми), розташованих у поверхневій частині основи апекса пагона. Клітини протодерми діляться, утворюючи великі клітини, які швидко втрачають меристематичний характер, та дрібні клітини, здатні до поділу ще деякий час - "меристемоїди". Великі клітини формують основні клітини епідерми: вони ростуть, збільшуються в розмірах, а їхня оболонка потовщується, поверхня покривається шаром кутикули та воску. Меристемоїди формують продиховий апарат та трихоми.

Шляхи утворення продихового апарату:

Мезогенний шлях (рис. 1.2 А): замикаючі клітини продихів і побічні клітини утворюються з однієї клітини-меристемоїду. Клітина-меристемоїд ділиться на дві клітини, одна з яких ділиться ще раз, утворюючи три клітини. Крайні клітини стають побічними клітинами, а центральна - материнською клітиною продиху. Материнська клітина продиху ділиться, утворюючи дві замикаючі клітини, між якими розташовується пектинова прошарок. Цей прошарок розчиняється, утворюючи продихову щілину.

Перигенний шлях (рис. 1.2 Б): замикаючі клітини продихів і побічні клітини утворюються з різних сусідніх клітин. Клітина-меристемоїд є материнською клітиною продиху і, в результаті поділу, утворює дві замикаючі клітини. Клітини, розташовані по обидва боки від меристемоїду, також діляться, утворюючи велику та дрібну клітини з кожної сторони меристемоїду. Дрібні клітини, що прилеглі до замикаючих клітин, диференціюються в побічні клітини продиху. Іноді сусідні клітини можуть без поділу перетворюватися на побічні клітини продихів, що спостерігається у деяких однодольних рослин (Томплісон, 1974).

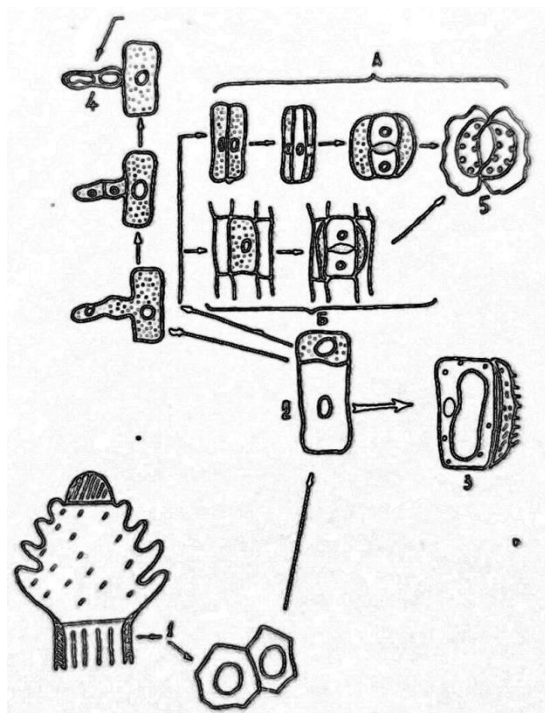


Рис. 1.2. Схема онтогенезу елементів епідерми:

А – мезогенний шлях;

Б- перигенний шлях

1-протодерма

2-меристемоїд

3-основна клітина епідерми

4-трихоми

5-продиховий апарат

Змішаний мезо-перигенний шлях формування продихів. Клітина-меристемоїд, з якої виникають трихоми, має велике ядро, зародкові пластиди, добре розвинені мітохондрії, ендоплазматичний ретикулум та велику кількість ДНК та РНК. Така клітина утворює випинання, яке відокремлюється від материнської клітини перегородкою. Вирост, що утворився, може продовжувати ділитися або залишитися одноклітинним. Його вміст зазвичай відмирає, хоча може залишатися живим, а порожнина заповнюється повітрям.

Філогенез епідерми та її еволюційні адаптації

Епідерма з'являється у рослин із виходом на сушу. Початок елементам епідерми дали мало спеціалізовані паренхімні клітини. При цьому диференціація їх йшла у різних напрямках. Більшість зовнішніх паренхімних клітин спеціалізувалося до виконання функції захисту рослини від випаровування, оскільки це було життєво важливим для рослин, що ростуть у наземному середовищі. Ймовірно, першим пристосуванням до виконання цієї функції було значне потовщення зовнішніх оболонок. Потім вони стали просочуватися кутином, згодом кутикула з'явилася на їх поверхні. Значно пізніше у процесі еволюції в оболонках основних клітин епідерми з'являються шари воску. Так, палеоботаніки вважають, що перші наземні рослини –

псилофіти – мали клітини епідерми з потовщеними та кутинізованими зовнішніми стінками, але рослинний віск у їх оболонках був відсутній. Взаємозв'язок рослини з навколишнім середовищем з виходом на сушу став здійснюватися за допомогою особливих груп паренхімних клітин, які були пухко розташовані і мали міжклітинники. Цими міжклітинниками здійснювався газообмін і видалялися водяні пари. На зміну, все-таки мало спеціалізованим групам клітин прийшли комплекси клітин, які можна назвати примітивними продихами. Вони відрізнялися від продихів вищих рослин тим, що клітини, що оточують міжклітинник - так звану продихову щілину - були нерухомі. Тобто в продихах були відсутні замикаючі клітини. Такі продихи носять назву дихальця. З сучасних рослин вони збереглися тільки у печінкових мохів. Подальша еволюція призвела до виникнення продихів, що мають справжні замикаючі клітини, здатні змінювати свою форму і закривати продихову щілину. Ще пізніше у складі продихів з'явилися побічні клітини (примітивні родини покритонасінних рослин їх не мають). Більшість вчених пов'язує появу побічних клітин з більш інтенсивною роботою продихів по регуляції газообміну та транспірації при просуванні рослин у більш посушливі ділянки суші. Трихоми також вважаються пізнішими утвореннями епідермісу. Еволюційні відносини між різними типами трихом не зрозумілі.

Питання до теми:

1. Де у рослині зустрічається епідерміс? Чому?
2. Як будова основних клітин епідермісу, продихів і трих пов'язана з функцією, що виконується?
3. Як відбувається формування кутикули та воскового шару? Чим відрізняється кутинізація від кутикуляризації?
4. Яке значення воску в оболонках основних клітин епідермісу?
5. Чи можуть продихи пасивно закриватися?
6. Чому речі краще проникають в клітину через зовнішню стінку основних клітин епідермісу, а не через поперечні стінки?

7. Як умови проживання рослин впливають на особливості будови епідермісу?
8. Поясніть основні шляхи еволюції епідермісу.

Вторинні покривні тканини (перидерма)

Вторинні диференційовані тканини виникають із вторинних меристем або вже диференційованих клітин і утворюють стійкий комплекс, відомий як **перидерма**. Перидерма виконує такі основні функції: захист від надмірного випаровування вологи; захист від різких температурних коливань; запобігання проникненню хвороботворних мікроорганізмів; захист від механічних пошкоджень.

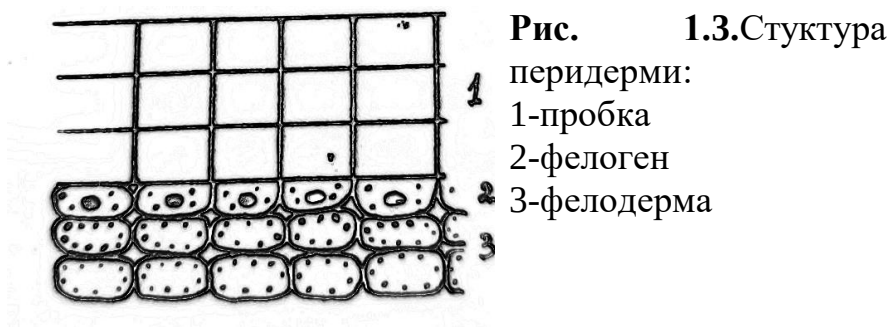
Будова перидерми(рис. 1.3):

Пробка, або фелема- зовнішня тканина, що входить до складу перидерми; багат шарова тканина, клітини її щільно зімкнуті між собою, міжклітини відсутні. Стінки клітин пробки найчастіше тонкі, просочені особливою речовиною - суберином, яка не проникна для води та газів. Процес відкладення суберину в оболонці клітини зветься суберинізація або опробковіння. У зрілому стані клітини пробки мертві. Протопласти їх руйнуються, і порожнина клітини заповнюється повітрям. Клітини пробки виконують усі захисні функції, властиві перидермі (див. вище).

Феллоген – складається з одного шару клітин, щільно зімкнутих, з дуже вузькими міжклітинниками. Феллоген відноситься до вторинних освітніх тканин і має типову для них будову клітин (див. "Провідні тканини"). Феллоген, поділяючись, утворює клітини пробки та фелодерми.

Феллодерма - тканина, що розташовується під феллогеном, і зазвичай містить кілька шарів більш-менш щільно розташованих клітин. Клітини фелодерми живі, містять хлоропласти, мають паренхімну форму, прямокутні в контурі, з тонкостінною целюлозно-пектиновою оболонкою. **Основна**

функція феллодерми - живлення феллогена, у клітини якої з фелодерми надходять поживні органічні речовини, утворені у процесі фотосинтезу.



Онтогенез перидерми починається із закладення феллогену. Феллоген утворюється з уже диференційованих клітин шляхом їх диференціації та подальшого поділу.

Розрізняють такі **способи закладання феллогену**:

- Утворюється із клітин епідерми (верба, груша);
- Утворюється із клітин субепідермального шару;
- Утворюється з клітин ендодерми – внутрішнього шару первинної кори (смородина);
- Утворюється з перициклу, клітин флоемної паренхіми (малина, шипшина, іван-чай).

Після закладання клітини феллогена діляться паралельно довгій осі клітини. При цьому, одна з клітин, що утворилися, залишається клітиною феллогена, а інша клітина перетворюється на клітину пробки або фелодерми. Якщо зовнішня клітина залишається клітиною феллогену, то внутрішня клітина розтягується, вакуолізується, у ній з'являються хлоропласти, і вона стає клітиною фелодерми. Якщо клітиною феллогену залишається внутрішня з двох клітин, що утворилися, то зовнішня клітина росте, вакуолізується. У її оболонках відкладається суберин, який утворюється у протопласті тієї ж клітини. Оскільки суберин не проникний для повітря та води, то живий протопласт відмирає, руйнується, порожнина клітини заповнюється повітрям, рідше продуктами розпаду протопласту – бетуліном (береза), церином

(корковий дуб), карбонатом кальцію тощо. Зовнішня клітина таким чином перетворюється на клітину пробки (фелеми).

Сочевички забезпечують газообмін і транспірацію у рослин, вкритих перидермою. Вони виконують аналогічні функції продихам в епідермі. **Будова сочевички** (рис. 1.4): сочевичка – це горбок із отвором нагорі, заповнений пухко розташованими мертвими клітинами пробки з великою кількістю міжклітинників. Гази і водяні пари проходять через ці міжклітинники, забезпечуючи обмін між рослиною та навколишнім середовищем.

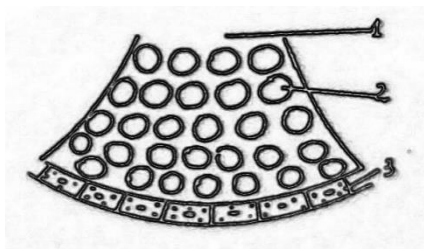


Рис. 1.4.Схематичка будова сочевички:
1 –отвір
2 –заповнююча тканина
3-фелоген

Онтогенез сочевичок включає кілька етапів (рис.1.5):

1. Під епідермісом утворюються живі пухкі клітини, які тиснуть на епідерміс, утворюючи горбок. Епідерміс розривається, формуючи отвір.
2. Феллоген сочевичок утворює велику кількість пухких клітин пробки, що формують заповнюючу тканину сочевичок.

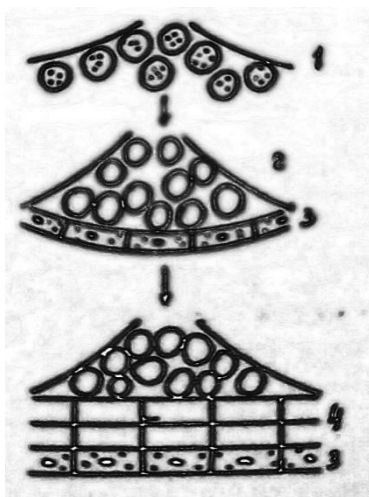


Рис. 1.5.Схема формування сочевички:
1-живі пухко розміщені клітини
2 – заповнюючи тканина
3 –феллоген
4-замикаючий шар

Третинні покривні тканини (кірка)

Кірка – третинна покривна тканина, що складається з кількох перидерм та відмерлих тканин між ними (рис. 1.6). Кірка забезпечує надійніший захист рослин порівняно з перидермою, зокрема від опіків.

Формування кірки здійснюється через закладення кількох перидерм, одна під одною. Тканини між перидермами відмирають через відсутність доступу до води та повітря, формуючи комплекс мертвих клітин, що виконує захисну функцію.

Типи кірки(рис. 1.7):

- **кільчаста** – при її формуванні перидерми закладається у вигляді кіл.
- **луската** – при її формуванні перидерми закладаються у вигляді пластинок, з'єднаних одна з одною.

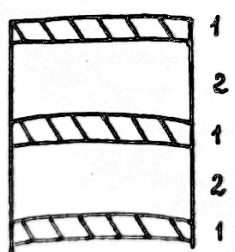


Рис. 1.6.Схема будови кірки
1-перидерма
2-відмерлі тканини

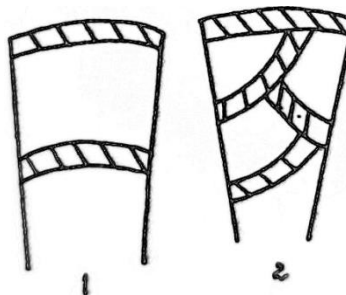


Рис. 1.7. Типи кірки:
1-кільчаста
2-луската

Питання для обговорення:

1. Які особливості будови перидерми у різних видів рослин?
2. Як будова перидерми, сочевичок і кірки відповідає їхнім функціям?
3. Чому феллоген утворює більше клітин пробки, ніж клітин фелодерми?
4. Чому клітини пробки виконують свою функцію лише в мертвому стані?
5. Чому кірка забезпечує надійніший захист порівняно з перидермою?
6. Як відбувається газообмін і транспірація в рослин, покритих кіркою?

Провідні тканини

Провідні тканини- стійкий закономірно повторюваний комплекс первинних і вторинних за походженням клітин, подібних за будовою, що виконують функцію переміщення мінеральних і органічних речовин у рослині. Провідні тканини відносяться до складних: включають провідні, механічні та запасуючі елементи. У цій темі будуть розглянуті лише особливості провідних елементів.

Виділяють два **напрямки руху речовин** у рослині: **висхідний** (переміщення розчинених мінеральних речовин, що поглинаються коренями з ґрунту, до меристем, листків, плодів, квіток та запасуючих органів) та **низхідний** (переміщення органічних речовин). Проте варто зауважити, що органічні речовини можуть рухатися як по висхідному, так і низхідному шляху.

Провідна тканина, по якій відбувається висхідний рух речовин, називається - **ксилема (деревина)**. Розчини, які рухаються провідними елементами ксилеми, звуться "ксилемний сік". До складу ксилемного соку входять мінеральні солі, частина з яких дисоційована на неорганічні іони, а також на невелику кількість амінокислот, що синтезуються у коренях.

Основні шляхи переміщення органічних речовин у рослині зображено на схемі (рис. 1.9).

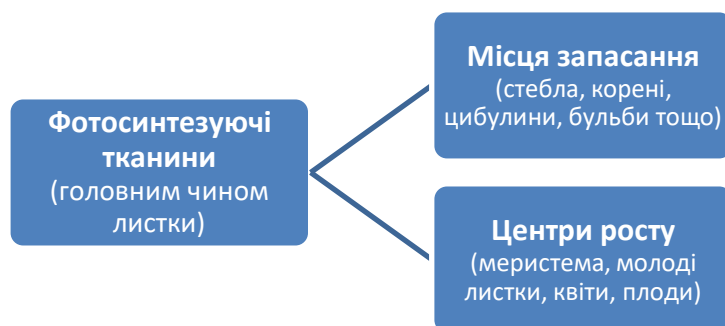


Рис. 1.9. Основні шляхи переміщення органічних речовин у рослині

Провідна тканина, по якій відбувається пересування органічних речовин по рослині, називається - **флоема (луб)**. Розчини, які рухаються по провідних

елементах флоеми, мають назву "флоемний сік". До складу флоемного соку входять 90% сахарози, амінокислоти, фосфориловані цукри, вітаміни, фітогормони (гібереліни, ауксини).

Ксилема

Провідними елементами флоеми є трахеїди та трахеї (судини).

- **Трахеїди** — витягнуті прозенхімні клітини із загостреними кінцями, оболонка яких нерівномірно потовщена, здерев'яніла. Трахеїди — мертві клітини, їхні порожнини заповнені ксилемним соком (рис. 1.9). Трахеїди взаємодіють між собою, у більшості випадків, облямованими порами.

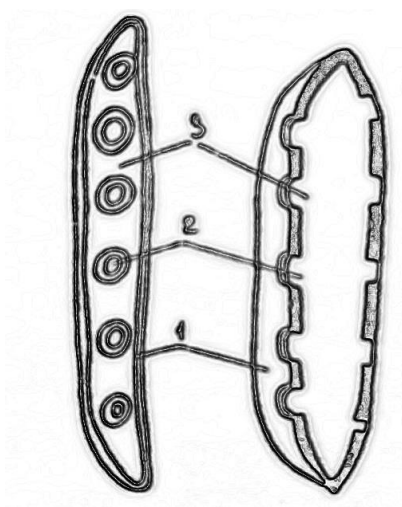


Рис. 1.9. Будова трахеїди

- 1 – клітинна оболонка
- 2 – облямована пора
- 3 – порожнина клітини

Пора — це непотовщена частина клітинної оболонки, на якій відсутня вторинна оболонка, зберігається лише **первинна оболонка**, пронизана плазмодесмами. Первинною називають оболонку клітини з пухким і неупорядкованим розташуванням фібрил целюлози; така оболонка в онтогенезі клітини утворюється першою; **вторинна оболонка** накладається зсередини клітини на первинну, молекули целюлози у вторинній оболонці розташовані у великій кількості, упорядковано. **Плазмодесми** — маленькі наскрізні отвори в оболонці клітини, через які з однієї клітини в іншу проникає каналець ЕПС. Цю ділянку первинної оболонки називають замикальною плівкою пори. Оскільки пори трахеїд облямовані, над замикальною плівкою пори нависають у вигляді валиків вирости вторинної оболонки клітин. **Облямівка пори** складається з таких частин:

- Замикальна плівка пори — ділянка первинної оболонки клітини, пронизана плазмодесмами.
- Порожнина пори — розширена частина пори.
- Канал пори — вузька частина пори, що з'єднує порожнину пори з порожниною клітини (рис. 1.10).

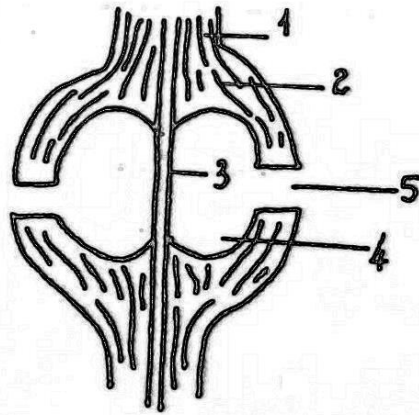


Рис. 1.10 Облямована пора (схема)

- 1- вторинна оболонка клітини
2 – вирости
3 – замикаюча плівка
4 – порожнина пори
5 – канал пори

У деяких примітивних вищих рослин є примітивні типи трахеїд, у яких потовщеною є лише невелика частина клітинної стінки. Серед примітивних трахеїд частіше зустрічаються **кільчасті трахеїди** — з потовщенням оболонки у вигляді кілець, **спіральні трахеїди** — з потовщенням оболонки у вигляді спіралей. У таких трахеїд пор немає. Ксилемний сік проникає з однієї трахеїди в іншу через непотовщені й нездерев'янілі ділянки оболонки.

• **Трахеї (судини)** — витягнуті в довжину прозенхімні клітини з нерівномірно потовщеною, здерев'янілою оболонкою. Трахеї значно ширші за трахеїди в поперечнику, кінці клітин не загострені, поперечні стінки добре виражені. На поперечних стінках є один або кілька наскрізних отворів— **перфорацій**. Трахеї — мертві клітини, їхні порожнини заповнені ксилемним соком.

За характером потовщення поздовжніх стінок розрізняють такі **типи трахей** (рис. 1.11):

- **Кільчасті трахеї** — мають потовщення поздовжніх стінок у вигляді кілець.

- **Спіральні трахеї** — мають потовщення поздовжніх стінок у вигляді спіралі.
- **Сітчасті трахеї** — мають потовщення поздовжніх стінок у вигляді кількох спіралей, витки яких з'єднуються між собою перемичками.
- **Драбинчасті трахеї** — мають потовщення поздовжніх стінок у вигляді поперечних смуг, що нагадують сходинки.
- **Точково-порові трахеї** — мають повністю потовщену оболонку клітини, за винятком невеликих ділянок, які є облямованими порами.

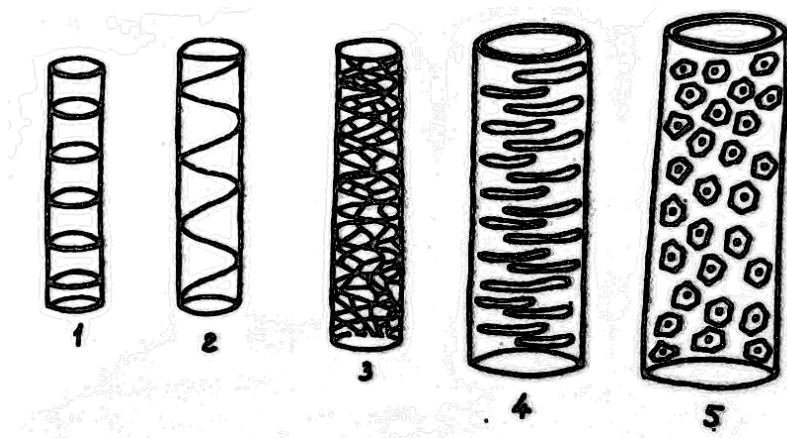


Рис. 1.11 Типи трахей (схема)

- 1- Кільчасті
- 2- Спіральні
- 3- Сітчасті
- 4- Драбинчасті
- 5- Точково-порові

Залежно від взаємного розташування пор на поздовжніх стінках клітин точково-порових трахей, розрізняють три **типи пористості** (рис. 1.12):

- **Листкова пористість** — пори розташовані правильними поздовжніми рядами.
- **Супротивна пористість** — пори розташовані парними рядами.
- **Чергова пористість** — пори розташовані по спіралі, розкидано.

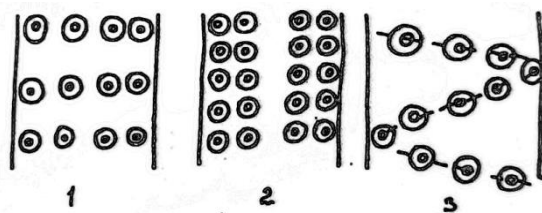


Рис. 1.12 Типи пористості і точково-порових трахей

- 1 - драбинчаста
- 2 - супротивна
- 3 - почергова

Ксилема, яка включає в себе кільчасті, спіральні, сітчасті судини, носить назву **протоксилама**. Ксилема, яка включає в себе листові й точково-порові судини, називається **метаксилемою**. Протоксилама й метаксилема разом називаються **первинною ксилемою**; вона в онтогенезі рослин утворюється з прокамбію. **Вторинною** називається **ксилема**, яка в онтогенезі рослин утворюється з камбію. До складу вторинної ксилеми, як і до складу метаксилеми, входять листові й точково-порові судини, але, на відміну від метаксилеми, ці судини ширші в поперечному перерізі й мають більші перфорації на поперечних стінках клітин.

Механізм переміщення речовин по ксилемі

Ксилемний сік по трахеях і трахеїдах пересувається пасивно, імовірно, цьому сприяє невеликий розмір молекул неорганічних речовин. Однак було б помилково вважати, що неорганічні речовини рухаються лише за рахунок дифузії, оскільки швидкість їхнього переміщення є великою (8 м/год у дерев, 1 м/год у трав).

Згідно з сучасними уявленнями, рух речовин по ксилемі відбувається наступним чином (рис. 1.13). У листках відбувається випаровування (транспірація) води, при цьому зневоднюються паренхімні клітини листка, які знаходяться поруч із трахеями (трахеїдами). Нестача води в них поповнюється завдяки тому, що вода з провідних елементів ксилеми переходить у ці клітини. Виникаючий потік води створює в провідних елементах тиск (присмоктувальну силу), що змушує воду підніматися по трахеальних елементах вгору. Корінь, всмоктуючи воду з ґрунту, подає її в судини ксилеми під певним тиском (кореневий тиск), також примушуючи воду підніматися вгору по провідних елементах. Отже, розчини неорганічних речовин піднімаються по трахеальних елементах завдяки присмоктувальній силі та кореневому тиску.

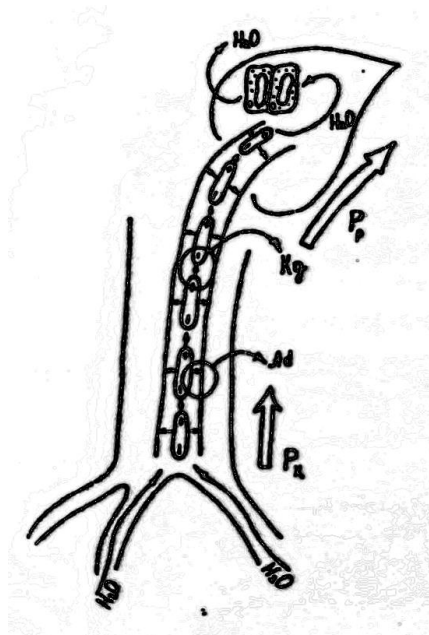


Рис. 1.13. схема руху ксилемного соку

P_p - присосуюча сила

P_k - кореневий тиск

K_q - сила когезії

A_d - сила адгезії

Проте ці сили не могли б зрушити ксилемний сік, якби він не представляв собою щільно з'єднаний водний стовп, для розриву якого потрібна значна сила. Єдиний водний стовп у трахеальних елементах виникає внаслідок того, що молекули води є полярними (несуть електричні заряди) та притягуються своїми кінцями одна до одної (явище когезії), що спаює їх в єдине ціле. Крім того, завдяки поверхневому натягу, молекули води притягуються до стінок трахеальних елементів (явище адгезії), що також зміцнює єдиний водний стовп. При цьому переміщення однієї або кількох молекул викликає переміщення пов'язаних з ними молекул ксилемного соку.

Онтогенез трахеальних елементів

Судини утворюються з клітин прокамбію або камбію (1). Клітина прокамбію або камбію ділиться вздовж довгої осі, при цьому одна з утворених клітин залишається клітиною прокамбію або камбію, а інша стає материнською клітиною судини (або клітиною-попередницею судини). Клітина-попередниця збільшується у розмірах. У центрі клітини з'являється велика вакуоль (5); цитоплазма (6) з органелами і ядром займають пристінне положення. На поздовжніх стінках клітини, в місцях майбутніх потовщень, розташовуються мікротрубочки (3). Тип потовщення бічних стінок клітини (кільцевий,

спіральний, драбинчастий тощо) залежить від малюнка, який формують мікротрубочки на поздовжніх стінках.

Комплекс Гольджі (4) синтезує целюлози і лігнін, які потрапляють у пухирці Гольджі, що рухаються до мікротрубочок на поздовжніх стінках, вбудовуються між ними, і целюлоза та лігнін відкладаються на ті ділянки поздовжньої стінки клітини, де були розташовані мікротрубочки. Ці ділянки потовщуються та дерев'яніють. У результаті формуються нерівномірно потовщені і здерев'янілі поздовжні стінки. Після цього клітинний сік змішується з цитоплазмою. У клітинному соці містяться гідролітичні ферменти, які руйнують ядро, органели та інші частини цитоплазми, тобто вбивають клітину. Одночасно ці ж ферменти руйнують непотовщені целюлозні поперечні стінки клітин, утворюючи в них великі отвори — перфорації. Таким чином, із живої клітини прокамбію або камбію формується мертва клітина з нерівномірно потовщеною та здерев'янілою оболонкою на поздовжніх стінках і перфораціями на поперечних — судина ксилеми. Порожнини мертвих судин заповнюються ксилемним соком (рис. 1.14).

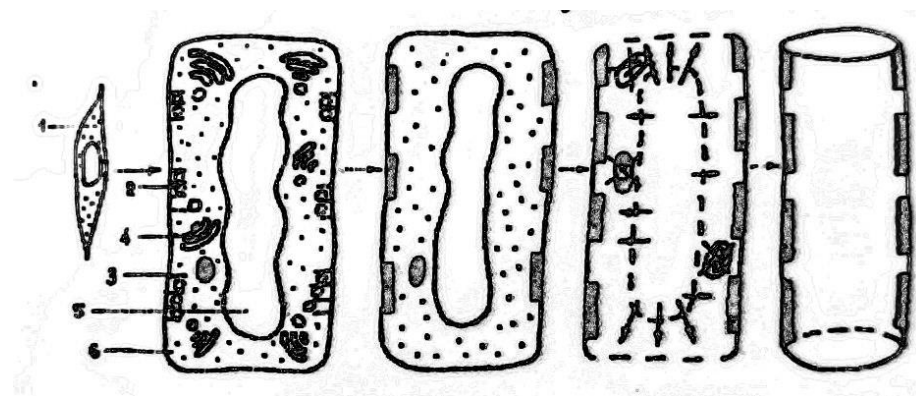


Рис. 1.14. Онтогенез судини ксилеми (схема)

- 1- Клітина-попередниця;
- 2- Пухирці Гольджі
- 3- Мікротрубочки
- 4- Апарат Гольджі
- 5- Вакуоля
- 6- цитоплазма

У процесі онтогенезу судини з різними типами потовщення бічних стінок утворюються у певному порядку. Спочатку формуються кільчасті судини, потім спіральні, сітчасті, драбинчасті, і нарешті точково-порові судини. Онтогенез трахеїд відбувається аналогічно онтогенезу судин, але з тією різницею, що розчинення на кінцях клітин не відбувається. Різні типи трахеїд за потовщенням бічних стінок утворюються в тому ж порядку, що й відповідні судини ксилеми.

В еволюції трахеальних елементів виділяють декілька напрямків: еволюція типів провідних елементів, еволюція типів потовщення бічних стінок, еволюція типів поровості.

Найбільш еволюційно примітивними провідними елементами ксилеми є трахеїди. Нині виключно з трахеїд складається ксилема папоротеподібних і голонасінних рослин. Трахеїди в процесі еволюції дали початок судинам. У процесі цього відбувалися такі зміни: облямовані пори переміщувалися з поздовжніх стінок на кінці трахеїди. Поперечний переріз (діаметр) трахеїди збільшувався, з'являлися чітко виражені поперечні стінки, на яких розташовувалися облямовані пори. Потім облямовані пори перетворилися на перфорації. Таким чином, трахеїда в процесі еволюції перетворилася на примітивну судину. Примітивні судини ксилеми були відносно вузькими, їх поперечні стінки були похилі і мали кілька дрібних отворів. Перфорація, що складається з кількох дрібних отворів, називається драбинчастою. Отже, примітивні судини мали драбинчасті перфорації. Нині примітивні судини зустрічаються у більшості деревних покритонасінних рослин.

У процесі еволюції ширина поперечного перерізу судин збільшувалася, поперечні стінки ставали горизонтальними і мали один великий отвір. Перфорація, що складається з одного великого отвору, називається простою. Отже, у еволюційно розвинених судин є проста перфорація (рис. 1.15). Найбільш еволюційно розвиненими є судини трав'янистих покритонасінних рослин.

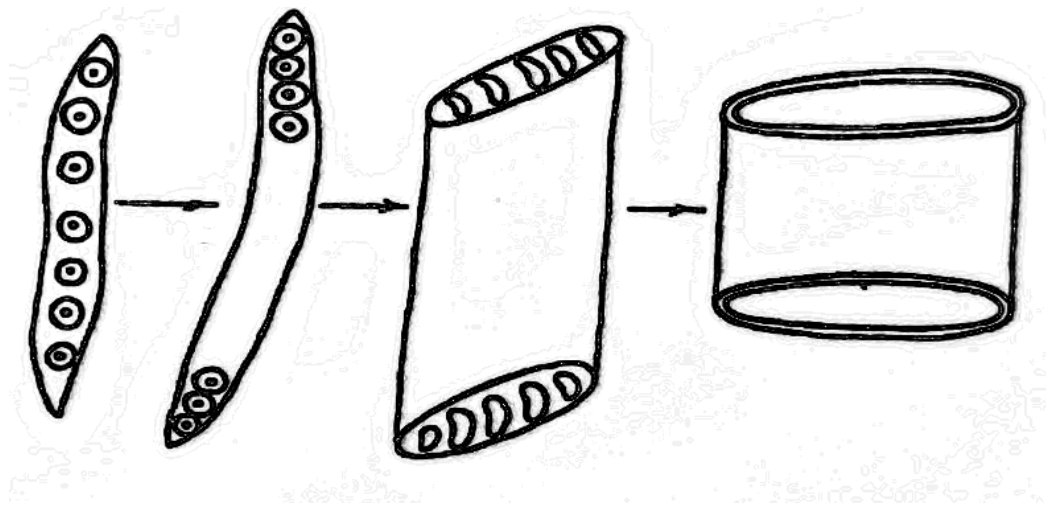


Рис. 1.15 Еволюція провідних елементів

Іншим напрямом еволюції судин є еволюція типів потовщення їхніх бічних стінок. Найбільш еволюційно примітивними є кільчасті судини, потім, у процесі еволюції, з'явилися спіральні, сітчасті, драбинчасті, і нарешті точково-порові судини. Аналогічно, паралельно з еволюцією судин, йшла еволюція трахеїд за типами потовщення бічної стінки.

Третій напрям еволюції трахеїд і трахей пов'язаний з еволюцією типів поровості у точково-порових судин ксилеми. Найбільш еволюційно примітивною є драбинчаста поровість, потім, у процесі еволюції, з'явилася супротивна поровість. Вершиною еволюції є чергова поровість їхніх бічних стінок.

Флоема

Провідними елементами флоєми є ситоподібні трубки та клітини-супутники.

Ситоподібні трубки — це паренхімні клітини, витягнуті в довжину, їхні бічні стінки рівномірно потовщені, целюлозно-пектинові, не здерев'янілі. На їхніх поперечних стінках знаходяться дуже дрібні отвори (перфорації), які називаються **ситоподібними каналцями**. Ситовидні каналці групуються в утворення, що називаються **ситоподібними полями**. Поперечна стінка, на якій знаходяться ситоподібні поля, називається **ситоподібною пластинкою**. Якщо

на ситоподібній пластинці є декілька ситоподібних полів з дрібними каналцями, вона називається складною. Якщо присутнє лише одне ситоподібне поле з великими каналцями — це проста ситоподібна пластинка. Ситоподібна трубка є живою клітиною, в центрі якої знаходиться порожнина, заповнена флоемним соком. Цитоплазма розташована тонким шаром уздовж стінки клітини і обмежена від порожнини з флоемним соком цитоплазматичними мембранами. Ядра в ситоподібній трубці немає, але присутні мітохондрії, гладка ендоплазматична сітка у вигляді стопок цистерн, є лейкопласти з крохмальними зернами. Інші органели відсутні. У середині ситоподібних каналців або поблизу від них знаходяться нитки флоемного білка (ф-білка). Оскільки ситоподібна трубка без'ядерна і позбавлена органел, які відповідають за синтез білків, і містить небагато мітохондрій, вона не здатна функціонувати самостійно. Поруч із ситоподібною трубкою знаходиться одна або кілька клітин-супутників.

Клітина-супутник — це жива клітина, злегка видовженої форми, з тонкою целюлозно-пектиновою оболонкою, густою зернистою цитоплазмою, великим ядром, великою кількістю мітохондрій і гранулярної ендоплазматичної сітки. Клітина-супутник синтезує білки-ферменти та АТФ і передає їх ситовидній трубці.

Механізм переміщення органічних речовин по флоемі пояснюють дві гіпотези.

1. **З точки зору Мюнха**, існує постійний градієнт концентрації органічних речовин між частинами рослини, де вони синтезуються, і тими, де вони використовуються. Оскільки концентрації речовин прагнуть до рівноваги, між ділянками синтезу й споживання органічних речовин виникає високий гідростатичний тиск, який змушує флоемний сік переміщатися від місць синтезу до місць використання. Ця теорія пояснює загальні причини руху речовин по флоемі, але не пояснює конкретного механізму.
2. **Електроосмотична гіпотеза** пояснює механізм руху органічних речовин по флоемі. Згідно з цією гіпотезою, ситовидні пластинки, ф-білок, білки-

ферменти та енергія, що постачається ситовидній трубці клітиною-супутником, мають важливе значення. Ситовидна пластинка, пронизана ситовидними каналцями, створює велику поверхню контакту флоемного соку з ф-білком. Ф-білок заряджений негативно, через що катіони відштовхуються на протилежний бік ситовидної пластинки, проходячи через її каналці, а аніони залишаються біля молекул ф-білка. На ситовидній пластинці виникає різниця потенціалів (електричний заряд), коли вона досягає певної величини, від клітинної стінки відриваються іони водню (H^+), вони проникають із цитоплазми через мембрану у флоемний сік і нейтралізують ситовидну пластинку. Тоді аніони спрямовуються назад, і їхній швидкий рух викликає ток флоемного соку в зворотному напрямку. За рахунок енергії АТФ і білків-ферментів, які надходять із клітини-супутника, іони H^+ активно відкачуються з порожнини клітини з флоемним соком назад у цитоплазму, заряд ситовидної пластинки та ф-білка відновлюється, і процес повторюється знову. Таким чином, органічні речовини рухаються по флоемі активно й поштовхами. Кількість поштовхів і швидкість руху речовин залежать від кількості ситовидних пластинок на шляху. Чим більше ситоподібних пластинок, тим швидше переміщуються розчини органічних речовин по флоемі.

Отже, органічні речовини пересуваються по флоемі активно і поштовхами. Кількість поштовхів та швидкість руху речовин залежить від кількості ситоподібних пластинок, що зустрічаються на їхньому шляху. Чим більше ситоподібних пластинок на шляху флоемного соку, тим швидше рухаються розчини органічних речовин по флоемі (рис. 1.15).

Не заперечуючи вище викладених точок зору, деякі вчені вважають, що певні органічні молекули можуть переміщуватися завдяки руху цитоплазми, для чого також необхідні ферменти й енергія. Цей рух відбувається по тяжках цитоплазми, які проходять через ситоподібні каналці на периферії ситоподібних пластинок.

Онтогенез провідних елементів флоеми

Провідні елементи флоеми формуються з клітин прокамбію або камбію, кожна з яких ділиться уздовж довгої осі, утворюючи дві живі прозенхімні клітини. Одна з них залишається клітиною прокамбію або камбію, а інша стає материнською клітиною провідних елементів флоеми. Ця клітина ділиться ще раз. Одна з утворених клітин далі не збільшується в розмірах, зберігає целюлозно-пектинову оболонку, вакуолізується, в ній з'являється велика кількість рибосом, ЕПС, мітохондрій. Це - клітина-спутник. Інша клітина перетворюється на ситоподібну трубку. Вона росте, збільшується в розмірах. У центрі клітини утворюється велика вакуоля, цитоплазма і ядро займають пристінне положення. Далі, завдяки діяльності живого протопласту клітини (в комплексі Гольджі), відбувається синтез целюлози та її відкладення на поздовжні стінки клітини (вони рівномірно потовщуються). В клітині утворюється велика кількість флоемного білка, який у вигляді гранул (тілець) різного розміру рівномірно розподіляється по цитоплазмі клітини. Потім тільця флоемного білка переміщуються до поперечних стінок клітини та розташовуються вздовж них. На поперечних стінках відбувається формування ситоподібних каналців, що утворюються з плазмодесм. На стінках плазмодесменних каналців відкладається вуглевод - каллоза. Її молекули стискаються і значно розтягують плазмодесменні каналці в ширину. Тяжі ЕПС, що проходять всередині плазмодесменних каналців, руйнуються. В результаті цих процесів субмікроскопічний плазмодесменний каналець перетворюється в маленьку перфорацію, яку можна спостерігати у світловому мікроскопі - ситоподібний каналець. Вакуолярна мембрана частково руйнується, клітинний сік змішується з цитоплазмою, що містяться в ньому гідролітичні ферменти руйнують ядро, рибосоми, гранулярну ЕПС, комплекс Гольджі та деякі інші органели, не викликаючи денатурації цитоплазми. Вакуолярна мембрана (тонопласт) зберігається уздовж поздовжніх стінок клітини і зникає у поперечних стінках, в результаті чого в центрі клітини утворюється порожнина, заповнена флоемним соком. Тільця флоемного білка

руйнуються, перетворюються на нитки (фібрили), які заходять всередину ситоподібних каналців. Так завершується онтогенез ситоподібної трубки.

У процесі онтогенезу утворюються ситоподібні трубки, що відрізняються деякими особливостями своєї будови. Спочатку в рослині утворюється протофлоема. Ситоподібні трубки протофлоєми вузькі, їх поперечні стінки нахилені, на них розташовані складні ситоподібні пластинки. Ситоподібні трубки протофлоєми позбавлені клітин-спутниць, тому вони функціонують недовго і швидко руйнуються.

Потім у рослині відбувається формування метафлоєми. Ситоподібні трубки метафлоєми більш широкі, з горизонтальною поперечною стінкою, простою ситоподібною пластинкою. Ситоподібні трубки метафлоєми мають клітини-спутниці більш довговічні, ніж у протофлоєми.

Протофлоема та метафлоема утворюють первинну флоему, яка формується з клітин прокамбію. Пізніше в рослині з клітин камбію формуються вторинна флоема. Її ситоподібні трубки подібні за будовою до ситоподібних трубок метафлоєми, але відрізняються меншою довжиною і більшим діаметром, а також більш крупними ситоподібними каналцями простої ситоподібної пластинки.

Еволюції провідних елементів флоєми

Найбільш примітивним провідним елементом флоєми є ситоподібна клітина - жива прозенхімна сильно витягнута клітина із загостреними кінцями. Ситоподібні поля розташовуються у неї виключно на бічних стінках. У клітині повний набір типових органодів, зберігається ядро. Такі клітини є у сучасних папоротеподібних і голонасінних рослин. У процесі еволюції відбувалося перетворення ситоподібних клітин на ситоподібні трубки: зменшувалася довжина клітини, збільшувалася її ширина (діаметр), у результаті з'явилися добре виражені поперечні стінки. Усунення основної частини ситоподібних полів на поперечні стінки клітин призвело до утворення ситоподібних пластинок. Відбулася реорганізація протопласту клітини: у процесі природного відбору зникло ядро та білок-синтезуюча система (рибосоми, ЕПС), значно

скоротилася кількість мітохондрій, зник апарат Гольджі (оскільки новоутворень у зрілих ситоподібних трубках майже немає). Реорганізація протопласту призвела до виникнення в процесі еволюції рослинної клітини, здатної легко проводити розчини органічних речовин з великими молекулами, однак через особливості своєї будови така клітина стала недовговічною і не могла існувати без припливу енергії та ферментів ззовні. Найбільш примітивні ситоподібні трубки, мабуть, були позбавлені клітин-супутниць. Поява в процесі природного відбору клітини-супутниці призвела до більш ефективного проведення речовин флоемою. Більш примітивні ситоподібні трубки мали велику довжину, були відносно вузькими, мали похилі поперечні стінки зі складними ситоподібними пластинками і дрібними ситоподібними каналцями (такі ситоподібні трубки зустрічаються у сучасних покритонасінних деревних рослин).

Еволюція ситоподібних трубок пішла шляхом скорочення їх довжини, збільшення діаметра. Поперечні стінки займали горизонтальне положення, ситоподібні пластинки стали простими, а ситоподібні каналці - більшими (у трав'янистих покритонасінних рослин).

Провідні пучки

Провідними пучками називають єдині в морфологічному та фізіологічному відношенні тяжі, що складаються з ксилеми та флоеми, що виникають в онтогенезі рослини як єдине ціле з однієї меристеми та мають єдине походження у процесі еволюції.

Провідні пучки класифікують на повні, неповні і складні.

- Повними називають пучки, до складу яких входить флоема та ксилема.
- Неповні пучки складаються лише з ксилеми (ксилемні пучки) чи флоеми (флоемні пучки).
- Складні пучки складаються з флоеми та ксилеми, причому одна з провідних тканин складається з кількох відокремлених ділянок.

Повні та складні провідні пучки бувають відкриті та закриті. **Відкритими** називають пучки, у яких утворюється камбій. **Закриті** - провідні пучки, у яких

камбій не утворюється.

За взаємним розташуванням флоєми і ксилеми виділяють:

- Колатеральні** - провідні пучки, в яких флоєма і ксилема розташовуються поряд, один з одним по одному радіусу.

- Біколатеральні** - провідні пучки, в яких дві ділянки ксилеми і одна ділянка флоєми або дві ділянки флоєми і одна ділянка ксилеми розташовані по одному радіусу пліч-о-пліч один з одним.

- Концентричні** - провідні пучки, в яких одна провідна тканина повністю оточує іншу. Залежно від взаємного розташування тканин концентричні пучки класифікують на амфівазальні (ксилема оточує флоему) і амфікрибральні (флоєма оточує ксилему).

- Радіальні** - провідні пучки, в яких ділянки флоєми і ксилеми розташовуються пліч-о-пліч один з одним, але по різних радіусах (рис.).

Онтогенез провідного пучка у однодольних і дводольних рослин проходить в декілька стадій. На початковій стадії в основі апексу пагону з'являється прокамбій, який відкладає до центру органу протоксилему, а до периферії – протофлоему.

На другій стадії прокамбій відкладає до центру органу метаксилему, яка відсуває протоксилему ще до центру. Закладення тканин, при якому більш примітивна за будовою і більш рання за походженням тканина зміщується до центру органу, називається ендархним або **ендархним** (ендо - всередину, архос - примітивний, стародавній). Отже, ксилема закладається у стеблі ендархно.

До периферії органу прокамбій відкладає метафлоему, яка зсуває протофлоему далі до периферії органу. Закладення тканини в процесі онтогенезу, в процесі якого більш примітивна за будовою і рання за походженням тканина зміщується до периферії, називається екзархною або **екзархною** (екзо - назовні, архос - примітивний, стародавній). Отже, флоєма закладається у стеблі екзархно. На цій стадії формування пучка, що проводить,

у однодольних рослин закінчується.

У дводольних рослин спостерігається ще одна стадія формування пучка з прокамбію утворюється камбій і відкладає до центру органу вторинну ксилему (яка зсуває метаксилему та протоксилему ще далі до центру органу), а до периферії - вторинну флоему (вона зрушує метафлоему та протофлоему ще далі до периферії органу).

Філогенезпровідних пучків залишається предметом активних досліджень і до тепер не має остаточного вирішення. Пропонуються наступні гіпотези філогенезу провідних пучків:

1. **Гіпотеза неповних пучків:** найбільш примітивними вважаються неповні флоемні та ксилемні пучки. Поєднання таких пучків формувало колатеральні пучки. Вважається, що первісні колатеральні пучки були відкритими, оскільки у вологих та теплих кліматичних умовах переважали деревні рослини значних розмірів, що унеможливлювало їх утворення без камбіальної діяльності. З поступовим охолодженням і висушуванням клімату активність камбію зменшувалася, що призводило до формування закритих колатеральних пучків. При утворенні великої кількості листя закриті колатеральні пучки могли тісно прилягати один до одного, утворюючи замкнене кільце. Подальше злиття закритих колатеральних пучків призводило до формування концентричних пучків - амфівазальних або амфікрібральних, в залежності від того, яка тканина (флоема чи ксилема) була розташована на периферії пучків. Біколатеральні пучки, за цією гіпотезою, утворилися внаслідок злиття відкритого колатерального пучка з одним з неповних пучків (ксилемним або флоемним). Радіальний провідний пучок, як вважається, виник в результаті об'єднання кількох неповних ксилемних і флоемних пучків, розташованих по різних радіусах (Тахтаджян А.Л., Джефрей А., Козо-Полянський Б.М.).
2. **Гіпотеза закритих пучків:** спочатку формувалися закриті колатеральні пучки, а потім відкриті. Доказом служить те, що перші наземні рослини

були невеликими і, ймовірно, не мали активно працюючого камбію. Відкриті колатеральні пучки могли виникнути з закритих шляхом утворення камбію (Завалішина, Попов, Кондратьєва-Мельвіль).

3. **Гіпотеза концентричних пучків:** найбільш примітивними вважаються концентричні провідні пучки, які пізніше розпадалися на закриті колатеральні пучки. З появою камбію формувалися відкриті колатеральні пучки. Відкриті колатеральні пучки, в свою чергу, розпадалися на неповні флоемні та ксилемні пучки, що представляють вершину еволюції провідних пучків. Походження біколateralних та радіальних пучків пояснюється подібно до попередніх гіпотез.

Питання до теми:

1. У чому схожість в еволюції провідних елементів ксилеми та флоеми? Пояснити причини паралелізму в еволюції флоеми та ксилеми.
2. Чи існує паралелізм у розвитку провідних елементів флоеми та ксилеми в онтогенезі? Дати обґрунтовану відповідь.
3. Як будова трахеїд пов'язана з функцією, що виконується?
4. Як будова трахей пов'язані з виконуваною функцією?
5. У чому подібність та відмінність трахей та трахеїд? У чому причини подібності та відмінності? Який із цих елементів більш ефективно виконує функцію, що проводить? Чому?
6. У чому біологічний сенс наявності у рослин різних типів судин щодо потовщення бокової стінки?
7. У яких випадках єдиний водний стовп у рослині може бути розірваний? Як у таких випадках здійснюватиметься рух ксилемного соку в рослині? Які пристрої в будові трахеальних елементів сприяють відновленню безперервності водного струму в рослині?
8. Чому судини деревних рослин є примітивнішими? Які риси примітивності можна назвати їх будову?
9. У чому полягають риси еволюційної просунутості у будові судинної

ксилеми? Пояснити.

10. У чому причина паралельної еволюції судин та трахеїд за типами потовщення бічної стінки? Пояснити, чому еволюція йшла у напрямку від кільчастих до точково-порових потовщень.

11. Як пояснити основний напрямок еволюції поровості у точково-порових судин?

12. У чому полягає прояв закону Геккеля-Мюллера у процесі еволюції провідних елементів ксилеми?

13. Яке біологічне значення має основний напрямок онтогенезу судин за типами потовщення бокових стінок клітин?

14. Як будова ситовидної трубки та клітини-супутниці пов'язана з виконуваною функцією?

15. Чому ситоподібна трубка не може функціонувати без клітини-супутниці?

16. Порівняти будову трахеї та ситоподібної трубки. У чому подібність та відмінність у їх будові? Пояснити причини подібності та відмінності.

17. Якими ситоподібними трубками розчини рухатимуться швидше: довгими або короткими, вузькими або широкими? Чому?

18. Чому судина ксилеми має одну або кілька великих перфорацій на поперечних стінках, а ситоподібна трубка багато дрібних?

Механічні тканини

Механічні тканини - стійкий закономірно повторюваний комплекс первинних і вторинних за походженням клітин, що мають подібну будову та виконують функцію опори та зміцнення тіла рослини. Механічні тканини являють собою прості тканини, оскільки складаються з одного типу клітин.

Класифікація механічних тканин представлена на рис. 1.8. За особливостями будови клітин механічні тканини поділяють на коленхіму та склеренхіму. Склеренхіма, у свою чергу, поділяється на волокна та склереїди. Волокна за положенням у тілі рослини і за особливостями будови поділяють на луб'яні і деревні.



Рис. 1.8. Схема класифікації механічних тканин

За походженням механічні тканини бувають первинними та вторинними. Коленхіма завжди первинна, тому що утворюється з гістогену основної меристеми, що знаходиться при основі пагону. Склереїди завжди вторинні, тому що утворюються з уже диференційованих клітин паренхіми та коленхіми.

Луб'яні та деревні волокна бувають як первинними, так і вторинними. Первинні вони в тому випадку, якщо формуються з первинної меристеми - гістогену прокамбію, що знаходиться при основі пагону. Вторинними, - коли виникають з вторинної латеральної меристеми – камбію.

Коленхіма - механічна тканина, клітини якої мають нерівномірно потовщені оболонки. Клітини коленхіми живі. У центрі клітини знаходяться хлоропласти, тому, крім опірної, коленхіма виконує функцію фотосинтезу.

Залежно від характеру потовщення оболонок клітин виділяють кілька **типів коленхіми:**

- **кутова коленхіма** – оболонки потовщені в кутах;
- **пластинчаста коленхіма** - оболонки потовщені на зовнішній та внутрішніх стінках;
- **пухка коленхіма** - оболонки потовщені в кутах клітин, але між клітинами є міжклітинники.

Коленхіма зустрічається тільки в молодих органах або недовговічно існуючих частинах рослин (молоді стебла, черешки листків, листкові пластинки, плодоніжки тощо).

Склеренхіма - механічна тканина, яка складається з клітин з рівномірно потовщеними та здерев'янілими оболонками. Внаслідок здерев'яніння (відкладання в оболонці клітини лігніну), оболонка набуває надзвичайної твердості, але одночасно стає крихкою. Здерев'яніння призводить до відмирання живого вмісту клітини, оскільки лігнін не проникний для води та газів. Клітини склеренхіми мертві, їх порожнини заповнені повітрям чи залишками мертвого протопласту.

У стінках клітин склеренхіми знаходяться прості щілинні пори. Пора - це аж ніяк не отвір, а непотовщена ділянка оболонки клітини. На цій ділянці зберігається тільки тонка первинна оболонка, яка називається замикаючою плівкою пори. Від порожнини клітини і замикаючої плівки пори через потовщену частину оболонки клітини (вторинну оболонку) проходить так

званий канал пори.

Таким чином, пора складається з замикаючої плівки, каналу пори і отвору пори, яким канал пори відкривається в порожнину клітини.

Виділяють три типи склеренхіми:

- волокна;
- склереїди;
- коленхіматозна склеренхіма.

Волокна - клітини склеренхіми, що мають прозенхімну форму, сильно витягнуті в довжину із загостреними кінцями. Їх стінки мають прості щілинні пори з нерозгалуженими каналами, які у стінці клітини містяться під певним кутом. **Луб'яні волокна** входять до складу лубу або флоєми. Первинні луб'яні волокна мають нездерев'янілу або слабо здерев'янілу оболонку і велику довжину. **Деревні волокна (лібриформ)** входять до складу деревини або ксилеми. Вони завжди здерев'яніли. Первинні деревні волокна довші за вторинні деревні волокна, але значно коротші за вторинні луб'яні волокна. Вторинні луб'яні волокна мають здерев'янілі стінки і меншу довжину порівняно з первинними луб'яними волокнами.

Склереїди - клітини склеренхіми, що мають різноманітну форму. За формою виділяють такі типи склереїд:

- брахісклереїди – мають ізодіаметричну форму;
- астеросклереїди – мають різноманітні відростки, що відходять у радіальному напрямку;
- макросклереїди – мають паличкоподібну форму;
- остеосклереїди – мають форму стегнової кістки;
- трихосклереїди – мають форму волосків.

Розташування механічних тканин у рослині у різних органах рослин суттєво відрізняється, оскільки різні органи рослини піддаються різним навантаженням. Пагони піддаються в основному пружним деформаціям на вигин (дія вітру, що розгойдує наземну частину рослин, витоптування трав'янистих рослин та ін.), тому механічні тканини в осьовій частині пагона -

стеблі - розташовуються на периферії органу, що надає стеблу конструкції порожнистої труби. Корінь, закорюючи рослину в ґрунті, піддається деформаціям на розтяг, тому механічні тканини розташовуються в центрі кореня.

З приводу виконання тканинами рослини механічної функції існують дві точки зору:

1. За твердженням С. Швендера, механічну (опірну) функцію у рослині виконують виключно механічні тканини. Іншим тканинам ця функція не властива.

2. З погляду Ф. Раздорського, опірну функцію у рослині виконують як механічні тканини, так й усі клітини інших тканин, якщо вони перебувають і стані тургору. Таким чином, згідно з Ф. Раздорським, механічні тканини надають органам рослини міцність, а клітини інших тканин у стані тургору – еластичність та гнучкість. Тіло рослини може бути уподібнене до залізо-бетонної конструкції, в якій роль арматури виконують механічні тканини, а роль наповнювача (бетону) - клітини живих тканин у стані тургору. Тільки в єдності міцність, еластичність та гнучкість можуть забезпечувати успішне протистояння різним деформаціям, тобто забезпечувати успішне виконання опірної функції.

Вплив екологічних факторів на розвиток механічних тканин

На розвиток механічних тканин у рослині впливає цілий ряд факторів навколишнього середовища. Найважливішим екологічним чинником, що впливає розвиток механічних тканин, є вологість ґрунту. У водяних рослин механічні тканини відсутні. У рослин посушливих місць зростання добре розвинена склеренхіма. У рослин степів, пустель, напівпустель склеренхіма є єдиним типом механічних тканин. У рослин, які зростають в помірно вологих місцях існування значне місце серед механічних тканин займає коленхіма.

Онтогенез механічних тканин.

Первинні склеренхімні волокна утворюються з гістогену прокамбію, що знаходиться в основі апекса пагону під протодермою. Клітини прокамбію

(прозенхімні з загостреними кінцями) діляться вздовж довгої осі. Одна з клітин, що утворилися, перетворюється на первинне склеренхімне волокно: вона росте в довжину; збільшується у розмірах, зберігаючи прозенхімну форму із загостреними кінцями. У центрі клітини утворюється велика вакуоля, цитоплазма та ядро займають пристінне положення. Після досягнення клітиною певних розмірів, у її протопласті, комплексі Гольджі відбувається синтез лігніну. Пухирці Гольджі доставляють лігнін у клітинні оболонки. Підходячи до оболонки, вони лопаються та лігнін відкладається суцільним шаром на внутрішньому боці целюлозно-пектинової оболонки. Відкладення лігніну починається в центрі клітини та поступово поширюється до її кінців. Коли відкладення лігніну досягне кінців клітини і вся оболонка виявиться лігніфікованою, живий протопласт клітини, позбавлений повітря та води, відмирає. З живої клітини прокамбію формується мертва прозенхімна клітина з рівномірно потовщеною здеревілою оболонкою - склеренхімне волокно.

Вторинні склеренхімні волокна формуються з клітин камбію, на які перетворюються клітини прокамбію. Процес їхнього утворення аналогічний вище описаному.

Всі інші різновиди клітин механічних тканин формуються з гістогену – основна меристема, розташована в основі апекса пагону під прокамбієм (займає центральну частину апекса пагону). Клітини основної меристеми за рахунок діяльності їхнього протопласту (синтез і відкладення целюлози на клітинних стінках) можуть мати нерівномірно потовщену оболонку і перетворюватися на клітини коленхіми. З клітин основної меристеми можуть утворюватися клітини паренхіми, якщо відкладення целюлози відбувається рівномірно по стінках клітини. Далі, за рахунок подальшого синтезу та відкладення целюлози протопластом живих паренхімних клітин, товщина оболонок може сильно збільшуватися. Утворюються клітини з сильно і рівномірно потовщеними оболонками – попередники склереїдів. Після лігніфікації оболонки та відмирання протопласту ці клітини перетворюються

на склереїди. Склереїди можуть також виникати з клітин коленхіми, при цьому за рахунок діяльності живого протопласту відбувається потовщення раніше не потовщених ділянок оболонки клітин коленхіми шляхом відкладення на них целюлози. Утворюються клітини з рівномірно стовщеною оболонкою, але ще живі. Потім в оболонках цих клітин відкладається лігнін (синтезується в протопласті клітин), вміст клітин відмирає, вони перетворюються на мертві клітини з рівномірно потовщеною здеревілою оболонкою - склереїди.

При формуванні склереїд в обох вищеописаних випадках сама оболонка, перш ніж на ній відкладається лігнін, може за рахунок розтягування змінити свою форму, утворювати різні вирости. Так формуються склереїди різних типів. Якщо оболонка клітин дерев'яніє без попереднього потовщення (залишається нерівномірно потовщеною), то після відмирання вони перетворюються на клітини коленхіматоїдної склеренхіми.

Філогенез механічних тканин

Вважають, що специфічні механічні тканини з'явилися в рослини тільки з виходом на сушу. До цього, ймовірно, на перших етапах наземного існування опірну функцію здійснювали всі живі клітини рослини у стані тургору. Цьому сприяло водне середовище і відносно вологі умови, в яких існували перші наземні рослини. Надалі наземне середовище, висушуючи тіло рослини, зумовило появу спеціалізованих клітин, які б виконували опірну функцію, яка ставала в наземному середовищі для рослини дуже важливою, оскільки дозволяла займати наземній частині рослини найбільш сприятливе для виконання функції фотосинтезу положення. Це стало особливо важливим зі збільшенням надземної частини рослини. Першими механічними елементами рослин, можливо, були паренхімні клітини з дещо потовщеними оболонками (ймовірно, потовщення спочатку було рівномірним). Надалі такий шлях виявився глухим, оскільки вимагав значних витрат пластичного матеріалу. Тому в процесі еволюції з'явилися клітини з нерівномірно потовщеною оболонкою, що виконують механічну функцію в

стані тургору, - коленхіма. При просуванні рослин у посушливі умови, у процесі еволюції відбувалося посилення механічних тканин. Перевагу отримували клітини з суцільно потовщеними оболонками. Еволюція пішла шляхом подальшого потовщення оболонок клітин та їх лігніфікації. Ймовірно, спочатку лігніфікація була частковою. У процесі природного відбору в умовах посухи виникли клітини з повністю здерев'янілими оболонками, позбавлені живого вмісту і, отже, не потребували вологи для здійснення опірної функції. Так виникла склеренхіма, що є еволюційно наймолодшою механічною тканиною. Очевидно, подальша еволюція склеренхіми (поява волокон та склереїд) відбувалася паралельно та одночасно в різних органах рослин.

Еволюційне місце коленхіматоїдної паренхіми незрозуміле.

Питання до теми:

1. У чому полягає пристосування клітин коленхіми до виконання опорної функції?
2. Чому коленхіма зустрічається тільки в молодих ростучих органах?
3. Де органах рослин може розташовуватися коленхіма? (Яка її топографія?) Пояснити.
4. Як будова склеренхімних клітин пов'язана з виконанням опорної функції?
5. Які риси подібності та відмінності клітин коленхіми та склеренхіми? Поясніть причини подібності та відмінності.
6. Яка тканина більш надійно виконує опорну функцію: коленхіму чи склеренхіму? Чому?
7. У яких органах рослин переважатимуть склеренхімні волокна, а в яких склереїди? Чому?
8. Яке значення для рослини має різноманітна форма склереїди? У яких органах переважають якісь типи склереїд? Чому?
9. Чому в текстильній промисловості використовуються волокна льону,

конопель і не використовуються волокна липи, дуба та інших рослин?

10. Чому з волокон льону виготовляють тонкі тканини, а з волокон кендира, кенафа - мішковину, мотузки?

11. У чому хибність поглядів С. Швендера на роль механічних тканин у рослині? Дати доказову відповідь.

12. У чому полягає діалектична сутність концепції Ф. Роздорського про взаємодію тканин рослини у забезпеченні її механічної міцності?

13. Чому у водних рослин відсутня механічна тканина?

14. У чому причина переважання склеренхіми серед інших типів механічних тканин у рослин посушливих місць проживання? Чи не спростовує це закон Ф. Роздорського?

Паренхімні та видільні тканини

Паренхімні тканини складаються з клітин паренхімної форми з целюлозно-пектиновою оболонкою. Клітини паренхімних тканин живі. У центрі клітини розташовується велика вакуоля, цитоплазма і ядро займають пристінне положення.

Паренхімні тканини класифікуються за їх походженням (первинні – утворюються з первинних меристем, та вторинні – з вторинних метризм) та функціями (асиміляційна, запасаюча і аеренхіма (повітрязапасна)).

Асиміляційна тканина (хлорофілоносна паренхіма або хлоренхіма) – паренхімна тканина, що складається з клітин, в цитоплазмі яких знаходяться хлоропласти. Виконує функцію фотосинтезу.

Запасаюча тканина складається з живих паренхімних клітин, в яких міститься запас поживних речовин. Її функція – запас поживних речовин.

Аеренхіма складається з пухко розміщених паренхімних клітин, між якими є порожнини (міжклітинники), заповнені повітрям. Головна функція аеренхіми – запас повітря.

Видільні тканини – тканини, які беруть участь у виділенні з рослин кінцевих продуктів метаболізму (екскретів). Найчастіше за допомогою видільних тканин виділяються терпени (ефірні олії, бальзами, смоли, каучук), полісахариди (слизу, цукру), білкові речовини, солі, вода. Видільні тканини складаються з живих паренхімних клітин, які відрізняються відносним розвитком системи тих чи інших органел залежно від характеру речовин, що виділяються. Так, у клітин, що виділяють терпени, сильно розвинений агранулярний ендоплазматичний ретикулум. У клітинах, що виділяють слиз, найбільшого розвитку отримує апарат Гольджі. У клітинах, що виділяють білки, розвинений гранулярний ендоплазматичний ретикулум.

Класифікація видільних тканин:

- **Зовнішні** – виділяють продукти обміну речовин назовні. До них відносяться:

1) **залізисті волоски**, що виділяють ефірні олії, і пекучі волоски, що виділяють їдкі речовини (особливості будови залозистих та жалких трихом докладно описані в темі "Епідерма").

2) **нектарники**, що виділяють цукристу рідину - нектар.

3) **гідатоци**, що виділяють назовні крапельно-рідку воду та розчинені в ній солі. Гідатода складається з провідного пучка, який підходить до епідерми. До верхівки провідного пучка примикають дрібні безбарвні клітини - "епітема". Над епітемою розташовується водні прориси або група водних прорисів, які відрізняються від звичайних прорисів тим, що вони не мають замикаючих клітин і завжди відкриті. Від хлоренхіми листка гідатода відмежована шаром живих, тонкостінних, безбарвних клітин обкладки. При надмірному надходженні води в рослину та ослабленому випаровуванні через гідатоци видавлюються назовні крапельки води. Цей процес називається гуттація. Гідатоци найчастіше розташовані по краях листових пластинок, на зубчиках. Значення гуттації полягає в тому, що рослина звільняється від надмірного вмісту солі та води.

4) **травні залозки комахоїдних рослин**, що виділяють рідину, що містить речовини (ферменти, кислоти), за допомогою яких перетравлюються впіймані тварини.

- **Внутрішні** – виділяють речовини, що залишаються всередині рослини в особливих судинах. До них відносяться:

1) **видільні клітини (ідіобласти)**, що накопичують різні речовини - оксалат кальцію у вигляді кристалів різних типів, терпени, слиз, таніни та інші.

2) **вмістилища виділень**, що утворилися схізогенним шляхом (внаслідок розходження клітин у процесі росту) або лізигенним шляхом (в результаті розчинення частини клітин), заповнені різними речовинами. На відміну від

лізигенних вмістилищ, схізогенні оточені по краю живими клітинами, які називаються "клітини епітелію".

3) **смоляні ходи** – довгі трубчасті міжклітинники, заповнені живицею (розчин смол в ефірних оліях). По краю смоляного ходу знаходяться клітини епітелію, які виділяють живицю в порожнину смоляного ходу. Смоляні ходи можуть розгалужуватися, утворювати перемички-анастомози, у результаті в рослині виникає система смоляних ходів як тривимірної мережі.

4) **олійні канали** – за будовою подібні до смоляних ходів, але в порожнину каналу клітини епітелію виділяють маслянисті речовини.

5) **молочники** – живі клітини, що містять у вакуолях молочний сік. Молочники бувають членисті та нечленисті. Членисті молочники виникають з багатьох окремих молочних клітин, у яких у місцях зіткнення розчиняються оболонки та їх протопласти і вакуолі зливаються в єдину розгалужену систему. Нечленисті молочники є однією гігантською клітиною, яка виникнувши не ділиться, але безперервно росте і галузиться.

Питання до теми:

1. У яких органах рослини зустрічаються асиміляційна і запасаюча паренхіма? Яка їхня топографія в органах рослин?
2. У яких рослин зустрічається аеренхіма? Навести приклади.
3. У який день у рослин можна спостерігати гутацію? Чому?
4. Чому у суниці крапельки води при гутації розташовуються вздовж краю листків, а у злаків - на верхівці?
5. Як відбувається процес накопичення ефірних олій в ідіобластах? Чому на оболонку клітини ефіроолійних ідіобластів відкладається суберин?
6. Для яких рослин характерні ефіроолійні ідіобласти? Навести приклади.
7. У яких рослин і в яких органах зустрічаються смоляні канали, масляні канали, мезогенні вмістилища з ефірними оліями?

8. Що являє собою чумацький сік різних рослин? Який його хімічний склад?
Що таке "латекс"?
9. Навести приклади рослин з членистими і нечленистими молочниками?
10. Яке практичне використання соку різних рослин?

Первинна будова стебла

Стебло - осьова частина пагону, в типовому випадку радіально симетрична, що необмежено наростає в довжину, виконує функцію транспорту розчинів органічних та мінеральних речовин у рослині, а також функцію опори для інших частин пагону.

Будова та функціонування апекса пагону покритонасінних рослин.

Апекс пагону покритонасінних рослин, згідно з теорією Фостера-Шмідта, має зональну будову: складається з окремих ділянок (зон), кожна з яких складається з певних меристем. **Конус наростання** апекса пагону складається з ініціальних клітин. На поверхні конуса наростання апекса пагону розташовується **туніка**-меристема, що складається з одного-трьох шарів клітин, які діляться виключно антиклінально (перпендикулярно поверхні апекса пагону). Багатошарова туніка називається **мантія**. Під тунікою знаходиться **корпус**- меристема, яка займає решту конуса наростання апекса пагону. Клітини корпусу діляться як антиклінально, так і периклінально (паралельно поверхні апекса пагону). Таким чином, в силу різного напрямку поділу клітин цих меристем, туніка, за рахунок поділу ініціальних клітин, що входять до її складу (перпендикулярно поверхні апекса), забезпечує зростання конуса наростання шляхом збільшення його поверхні; а клітини корпусу (ділячись у різних напрямках) забезпечують збільшення конуса наростання апекса в об'ємі.

Особливістю апексів покритонасінних рослин і те, що ініціальні клітини туніки і корпуси працюють відокремлено, незалежно один від одного. На рівні першого листового примордія ближче до поверхні апекса знаходиться **периферична меристема**, а центральну частину апекса займає **стрижнева меристема**. Отже, на рівні перших листових примордій апекс складається з периферичної та стрижневої меристем. Обидві ці меристеми складаються із похідних ініціальних клітин. Зовнішній шар периферичної меристеми

формується із клітин туніки, а решта - із клітин корпусу. Стрижнева меристема вся утворюється із клітин корпусу.

В основі апексу пагону розташовуються гістогени, які утворюються з периферичної та стрижневої меристеми. На поверхні апексу розташовується гістоген - **протодерма**, глибше розташований гістоген, який носить назву **прокамбій**, центр апексу зайнятий гістогеном – **основна меристема**. Гістогени утворюють постійні (диференційовані) тканини стебла. З протодерми утворюється епідерма, з прокамбію - механічні та провідні тканини, основна меристема утворює всі інші тканини стебла. Анатомічну будову стебла, що формується з гістогенів апекса пагонів, називають первинною будовою стебла.

Первинна будова стебла дводольних рослин

Поверхня стебла вкрита **епідермою**, що має типову будову. Слід зазначити, що епідерма стебла містить значно меншу кількість проростків, ніж епідерма листка, а основні клітини епідерми мають менш звивисті стінки і більш витягнуті в довжину. Під епідермою розміщується **первинна кора стебла**. Вона складається з наступних тканин: **коленхіми**, що міститься субепідермально; під нею розташовуються **паренхімні клітини**, що містять хлоропласти (**хлорофілоносна паренхіма**, або **хлоренхіма**). Розташування цих тканин у первинній корі стебла відрізняється значною різноманітністю. В одних випадках тяжі коленхіми та хлоренхіми знаходяться безпосередньо під епідермою, чергуючись між собою. Під коленхімою і хлоренхімою розташовуються паренхімні клітини, що не містять хлоропластів і виконують запасуючу функцію (**основна паренхіма**). Під основною паренхімою розташовується **ендодерма** - внутрішній шар первинної кори стебла. Клітини ендодерми в стеблі мають таку ж будову, як і клітини основної паренхіми, і відрізняються тим, що в клітинах ендодерми міститься крохмаль. Тому ендодерму називають крохмаленосною піхвою. Під первинною корою розташовується **центральный циліндр стебла**, який займає центральну частину стебла. Під ендодермою знаходиться зовнішній шар центрального

циліндра - **перицикл**. У стеблі перицикл представлений диференційованими тканинами; паренхімою та склеренхімою.

Під перициклом розташовуються **провідні пучки**. Провідні пучки в первинній будові стебел дводольних рослин колатеральні, відкриті. У центрі провідного пучка розташовується прошарок прокамбію, який у майбутньому перетворюється на камбій. Відразу під прокамбієм розташовуються великі точково-порові судини метаксилеми. Під метаксилемою, далі до центру стебла, в провідному пучку, розташовуються сітчасті, спіральні, кільчасті судини протоксилеми. На поперечному зрізі вони мають менший діаметр порівняно з судинами метаксилеми. Над прокамбієм, безпосередньо примикаючи до нього, розташовується метафлоема, далі до периферії стебла в провідному пучку розташовується протофлоема. На поперечних зрізах клітини метафлоеми значно більші за клітини протофлоеми, між провідними пучками, знаходяться прошарки, що складаються з клітин паренхіми. Вони називаються серцевинними променями.

У центрі стебла розташовується **серцевина**, паренхімні клітини якої запасують поживні речовини. Клітини серцевини великі, тонкостінні, проте на межі між серцевиною і провідними променями, розташовується шар, що складається з клітин паренхіми, він відрізняється дрібними розмірами - цей шар називається **перимедулярна зона**.

Типи первинної анатомічної будови стебла у дводольних рослин:

- **Пучковий** - провідні тканини в стеблі розташовуються у вигляді провідних пучків; формується у тому випадку, коли при формуванні первинної будови стебла прокамбій закладається окремими ділянками.
- **Непучковий** - провідні тканини в стеблі розташовуються у вигляді суцільного шару (кільця); утворюється тоді, коли при формуванні первинної анатомічної будови стебла прокамбій закладається у вигляді суцільного шару.

Загальними закономірностями у первинній анатомічній будові стебла у дводольних рослин є:

- добре розвинена первинна кора стебла;
- провідні пучки розташовуються по колу або будова стебла непучкова;
- провідні пучки відкриті.

У первинній будові стебла дводольних рослин всі провідні пучки, входять у стебло з листа під одним і тим же кутом і повертають вниз від його поверхні на однаковій відстані. Тому на поперечному зрізі через стебло спостерігається розташування провідних пучків по колу.

Будова стебла однодольних рослин (на прикладу будови стебла кукурудзи). На поверхні стебла знаходиться епідерма. Під епідермію у вигляді окремих ділянок розташовується хлоренхіма, під нею - суцільний шар склеренхіми, яка там, де хлоренхіма відсутня, безпосередньо межує з епідермою. Отже, первинна кора у кукурудзи не виражена. Провідні пучки закриті розташовуються невпорядковано. Між ними знаходяться клітини паренхіми. Провідні пучки мають характерну будову: ближче до центральної частини пучка розташовані дві великі точково-порові судини метаксилеми, під ними розташовуються дві судини меншого розміру в діаметрі. Одна з них - спіральна судина, а інша - кільчаста судина. Обидві судини є судинами протоксилеми.

Нижче цих судин, провідного пучка, є порожнина, яка сформувалась внаслідок руйнування елементів протоксилеми. Над метаксилемою розташовується метафлоема, вище за неї розташовується протофлоема (слабко виражена, швидко руйнується). Весь провідний пучок оточений шаром склеренхіми. Такі провідні пучки називаються **судинно-волокнистими**. Розміри провідних пучків і їх кількість закономірно змінюються в напрямку від периферії до центру стебла. Ближче до поверхні стебла пучки, що проводять, дрібні, численні, а в напрямку до центру стебла їх розміри збільшуються, а

кількість провідних пучків зменшується. У деяких однодольних рослин паренхіма в центрі стебла руйнується та утворюється порожнина (рис. 1.16).

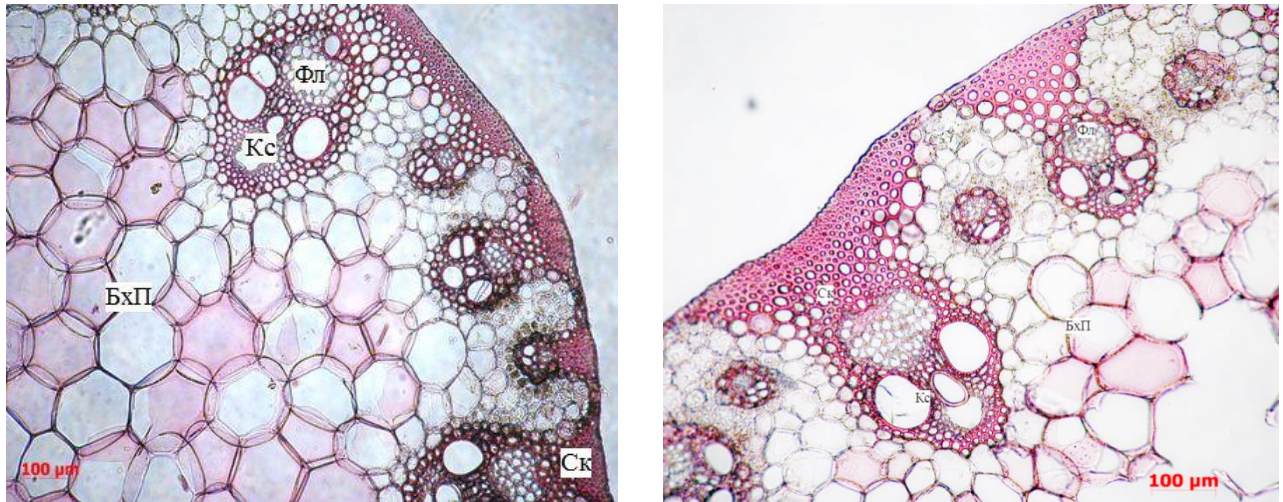


Рис. 1.16.Анатомічна будова стебла *Zea mays* Кс – ксилема, Фл - флоема БхП – безхлорофільна паренхіма; Ск – склеренхіма.

Типи первинної будови стебла однодольних рослин:

- Стебла однодольних рослин, у яких слабо виражена первинна кора (злаки, осоки).
- Стебла однодольних рослин із добре розвиненою первинною корою (у представників родин ірисові, лілейні, амарілісові).

Загальні закономірності у будові стебла однодольних рослин:

- розкидане, безладне розташування провідних пучків;
- закриті провідні пучки;
- Редукція первинної кори у частини однодольних рослин.

Провідні пучки в стеблі однодольних рослин розташовані безладно, та як провідні пучки у цих рослин з листка в стебло входять під різними кутами і повертають вниз по стеблі на різній відстані від поверхні стебла.

Все вищевикладене відноситься до будови стебла в ділянці міжвузлів. В області вузла будова стебла відрізняється низкою особливостей, так як у вузлі в стебло входять з листків провідні пучки.

Будова стебла в ділянці вузла. Типи судинного зв'язку.

Провідні пучки, які входять з листка в стебло називаються **листові сліди**. Якщо будова пучкова, то новий провідний пучок входить у стебло в області серцевинних променів у дводольних рослин або паренхіми у однодольних рослин, проходить по стеблу кілька нижчих міжвузлів і зливається з одним з провідних пучків стебла. Провідні пучки, що утворилися при злитті листового сліду з провідним пучком стебла, називаються синтетичні. У рослин з непучковим типом будови стебла на ділянках входження листового сліду в стебло в кільці провідних тканин виникає паренхімний прошарок - **лакуна**. «Розсуваючи» клітини лакуни, пучок входить у стебло.

Залежно від того, скільки пучків входить в одну лакуну, а також залежно від співвідношення кількості листових слідів та лакун, розрізняють **типи судинного зв'язку**:

- **однопучковийоднолакунний** - в одну лакуну входить один пучок;
- **трипучковийоднолакунний** - в одну лакуну входять три провідні пучки;
- **трипучковийтрилакунний** - є три лакуни, в кожную з яких входить по одному провідному пучку;
- **багатопучковийбагатолакунний** - є багато лакун, і в кожную з них входить один провідний пучок.

Вторинна будова стебла деревоподібних однодольних рослин та її формування

У деревоподібних однодольних рослин (алое, драцена, юкка), як і у деревних дводольних рослин, формується вторинна будова стебла. Але процес формування вторинної будови стебла у деревоподібних однодольних рослин докорінно відрізняється від такого у деревних дводольних.

У **однодольних рослин** камбій відсутній, тому вторинна будова стебла формується за таким принципом: клітини перициклу діляться, утворюється шар

паренхімних клітин - **кільце потовщення**. Клітини потовщення кільця деякий час зберігають меристематичний характер, продовжують ділитися, при цьому кільце потовщення збільшується в розмірах. Деякі клітини кільця потовщення діляться інтенсивніше і дають початок концентричним амфівазальним провідним пучкам. Клітини кільця потовщення між концентричними амфівазальними провідними пучками здрев'яніють, їхній живий вміст відмирає. Утворюється **зона вторинного приросту**, яка складається з концентричних амфівазальних провідних пучків і великої кількості паренхімних клітин, що здрев'яніли. Нижче зони вторинного приросту, ближче до центру стебла, у деревоподібних однодольних рослин розташовуються живі паренхімні клітини і безладно розкидані, як і в інших однодольних рослин, закриті колатеральні провідні пучки. Формування вторинної будови стебла у деревоподібних однодольних рослин завершується тим, що у внутрішніх частинах первинної кори, яка добре розвинена у цих рослин, закладається **фелоген**. Він дає початок перидермі. Клітини первинної кори, що знаходяться назовні від перидерми, позбавлені доступу води та поживних речовин, відмирають та злущуються. Покривною тканиною у вторинній будові стебла у деревоподібних однодольних рослин стає **перидерма**.

Завдання на СРС:

1. Еволюція первинної будови стебла (еволюція стели)
2. Вплив екологічних факторів на анатомічну структуру стебла

Питання до теми:

1. Які особливості вторинної будови стебел голонасінних рослин?
2. Яке значення має відкладення смол, камедів, танінів у судинах ксилеми з віком?
3. Чи можна по річних кільцях визначити абсолютний вік рослини? Дати доказову відповідь.

4. Чи можна за особливостями зони річного приросту визначити сторони світла? Дати доказову відповідь.
5. Чому у вторинній флоемі немає річних кілець?
6. Які особливості вторинної будови стебел трав'янистих рослин? Чим відрізняється вторинне будова стебла трав'янистих та деревних дводольних рослин? Чому у вторинній будові трав'янисті рослини не мають річних кілець?
7. Які особливості будови стебел ліан? Чим пояснюються ці особливості?
8. Як вторинна будова стебла деревних і трав'янистих рослин пов'язана з функціями, що виконуються стеблом? Яке біологічне значення вікових змін у деревині та лубі деревних дводольних рослин?
9. Чому у деревині з віком утворюються дупла? Чому дупла не утворюються у верб, тополь, а у лубу, ясеня рідко?
10. Чому при переході до вторинної будови стебло посилено зростає у товщину, а в первинній будові стебла його потовщення не має значення?
11. Яка біологічна необхідність виникнення вторинної будови у деревоподібних однодольних рослин? Проілюструйте закон про незворотність еволюційного процесу на прикладі вторинної будови деревоподібних однодольних рослин.
12. Як відрізнити зону вторинної будови у деревоподібних однодольних рослин від зони первинної будови цих рослин?
13. Дати порівняльну характеристику будови стебел ксерофітів-склерофітів та ксерофітів-суккулентів, гідрофітів-гідратофітів та гідрофітів-склерофітів, гідрофітів та ксерофітів.
14. Як будова стебла ксерофітів-суккулентів, ксерофітів-склерофітів, гідрофітів-гідратофітів, гідрофітів-склерофітів пов'язана із середовищем проживання?

Анатомічна будова листка

Анатомічна будова типового макрофільного листка (з великою, добре розвиненою листковою пластинкою) представлена такими тканинами: епідерма, мезофіл (асиміляційна паренхіма), провідні та механічні тканини.

Епідерма листка має типову будову, але клітини епідерми верхньої та нижньої сторони листка мають відмінності: клітини епідерми верхньої сторони листка більші за розміром, з менш звивистими бічними стінками, з більш опуклою зовнішньою клітинною стінкою, більш потужним шаром кутикули і воску на зовнішній клітинній стінці. У більшості рослин продихи на верхній епідермі відсутні, трихом немає. Нижня епідерма містить продихи і трихоми різних типів, її клітини дрібніші, з більш звивистими поперечними стінками, з менш випуклою і менш потовщеною зовнішньою клітинною стінкою, з менш товстим шаром кутикули та воску на її поверхні.

Типи листка за розташуванням продихів:

- **гіпостоматичні** - продихи на нижній стороні листка (більшість дерев і чагарників);
- **епістоматичні** - продихи на верхній стороні листка (деякі водні рослини);
- **амфістоматичні** - продихи на обох сторонах листка (якщо листки рослини рівномірно освітлені з двох сторін).

Під епідермою розташовується основна тканина листка – **мезофіл**, який представлений хлорофілоносною паренхімою, що складається з живих тонкостінних паренхімних клітин, в протопластах яких є хлоропласти. Така паренхіма називається асиміляційною паренхімою.

Типи мезофілу листка:

Під верхньою епідермою розташовується **стовпчастий (палісадний) мезофіл**, що складається з клітин асиміляційної паренхіми, що мають прямокутну форму і щільно (без міжклітинників) прилеглих одна до одної.

Зазвичай клітини стовпчастого мезофілу розташовані в кілька рядів один під одним. Основна функція стовпчастого мезофілу – фотосинтез.

Під стовпчастим мезофілом розташовується **губчатий мезофіл**, що займає нижню частину листка і межує безпосередньо з нижньою епідермою. Губчастим називається мезофіл, що складається з клітин асиміляційної паренхіми, що мають неправильну форму і розташовані пухко, з міжклітинниками. Основною функцією губчастого мезофілу є забезпечення випаровування (транспірації) та газообміну, вторинна функція – фотосинтез. Зазвичай клітини губчастого мезофілу розташовані так, що одна клітина мезофілу губчастого межує з кількома клітинами стовпчастого мезофілу. Клітини, що межують з кількома клітинами стовпчастого мезофілу, називають **збиральними клітинами**. Функція збиральних клітин - прискорення відтоку асимілятів зі стовпчастого мезофілу у флоему та прискорення постачання стовпчастого мезофілу водою, що надходить із ксилеми.

У рослин з рівномірним освітленням листової пластинки (якщо листок розташований рубом до сонячних променів - ірис, гладіолус, нарцис, тюльпан), **мезофіл не диференційований**: складається з однорідних клітин і називається хлоренхімою.

Провідні тканини листка - провідні пучки (переважно закриті, колатеральні). Ксилема знаходиться ближче до верхньої сторони листка, а флоема - ближче до нижньої сторони. Провідні пучки, оточені шаром клітин, які формують обкладку. Це живі, паренхімні, тонкостінні клітини без хлоропластів. Вони регулюють пересування речовин у провідний пучок і з нього.

Провідні пучки в листку називаються **жилками**. При переході від товстих жилок до тонких будов пучка змінюється (спрощується). Спочатку зникають навколишні клітини механічних тканин, потім елементи флоєми (спочатку ситовидні трубки, потім - клітини-супутниці), потім редукуються судини і

найтонші жилки представлені окремими трахеїдами, оточеними клітинами обкладки.

Механічні тканини в листку представлені коленхімою та склеренхімою. Вони можуть оточувати провідні пучки або розташовуватися над і під ними. Іноді коленхіма та склеренхіма розташовуються у вигляді тяжів під епідермісом. Механічну функцію в листку виконують також **стерейди** - клітини епідерми, які дерев'яніють і втрачають живий вміст. Зазвичай вони розташовані по краю листової пластинки чи над жилками. У мезофілі листка можуть також зустрічатися **склерейди**. Зазвичай у листку переважають астеросклерейди та трихосклерейди.

Типи анатомічної будови листа:

- **біфаціальний листок** - верхня та нижня сторона листка відрізняються за будовою (див. вищеописану будову);
- **еквіфаціальний листок** - верхня та нижня сторони не відрізняються за будовою;
- **уніфаціальний листок** - верхня сторона листка в процесі онтогенезу впинається всередину листка, і зовнішня поверхня листка представлена тільки його нижньою стороною, зазвичай лиски округлої або плоскої форми з порожниною всередині.

Онтогенез листка починається в апексі пагону. На рослинах від верхівки апекса з'являються вирости - "листові примордії" - зачатки листків. Листовий примордій росте, збільшується в розмірах і поділяється перетяжкою на верхню та нижню частини. Спочатку збільшується у розмірі нижня частина і з неї формується основа листка. З основи листка утворюються вирости - прилистки, які захищають верхню частину листового примордія. Потім верхня частина примордія витягується в довжину і перетворюється на середню жилку листка. Краєм цієї головної жилки формується крайова (маргінальна) меристема, з якої формується листова пластинка. В останню чергу формується черешок листка.

Він утворюється із вставної (інтеркалярної) меристеми, що знаходиться між основою листка та листовою пластинкою.

При формуванні складного листка з розсіченою листовою пластинкою головна жилка утворює вирости, потім на ній і на всіх її відгалуженнях утворюється маргінальна меристема, формує листову пластинку, причому ділянки маргінальної меристеми навколо виростів головної жилки утворюють сегменти, частки, лопаті простий розсічений листок. При формуванні складного листка головна жилка розгалужується. Осьова її частина стає рахісом складного листка, а навколо бічних відгалужень виникає крайова (маргінальна) меристема, за рахунок якої формуються пластинки листочків складного листка. Між пластинками листочків складного листа та рахісом є інтеркалярна меристема, за рахунок якої формуються черешки листочків складного листка, якими вони прикріплюються до рахісу.

Типи закладення в онтогенезі рослини листочків складного листка або часток, лопатей, сегментів простого листка з розсіченою листовою пластинкою:

- **акропетальний** - закладення листочків складного листка або часток, лопатей, сегментів простого листка з розсіченою листовою пластинкою починається з вершини головної жилки;
- **базипетальний** - закладення листочків складного листка або часток, лопатей, сегментів простого листка з розсіченою листовою пластинкою починається з основи головної жилки;
- **дивергентний** - закладення листочків складного листка або часток, лопатей, сегментів простого листка з розсіченою листовою пластинкою починається із середньої частини головної жилки та поширюється до обох її кінців;
- **одночасний** - усі листочки складного листка або частки, лопаті, сегменти простого листка з розсіченою листовою пластинкою закладаються на головній жилці або на рахісі складного листка одночасно.

Філогенез листка

Листок, як складова частина пагону, виник у рослин з виходом їх на сушу. Надземна частина рослини, не диференційована на стебло та листок, називається телом. Від талому псилофітів беруть початок дві лінії еволюції листка: **мікрофільна**, яка призвела до виникнення у рослин мікрофільних листків (з дуже дрібною листковою пластинкою). Ця лінія еволюції походить від псилофіту астероксилону. На теломі астероксилону були бічні голкоподібні або шилоподібні вирости - енації. Як тільки провідна система вростає в енацій, він перетворюється на дрібний чи лускоподібний листок. Мікрофільні листки є у мохоподібних, плауновидних і більшості голонасінних рослин.

Макрофільна лінія еволюції бере початок від ринії. У ринієтелом складався з дихотомічно розгалужених осей, причому розгалуження осей розташовувалися в різних площинах. У процесі еволюції осі телом, що дихотомічно галузилися, розташовувалися в одній площині, утворюючи при цьому листки з великою листковою пластинкою - макрофільні. Макрофільні листки є у папоротей і покритонасінних рослин.

Подальша еволюція макрофільного листка йшла в наступних напрямках:

1. Найбільш примітивним сидячі листки, значно пізніше в процесі еволюції з'являється черешкові листки.
2. Найбільш примітивними були пальчатолопасні листки, від них походить листки з менш розсіченою листовою пластинкою, цілісні листки, листки з більш розсіченою листовою пластинкою і складні листки. За формою розсічення еволюція листової пластинки макрофільних листків йшла від пальчастого розсічення до перистого. Як окремий випадок з пальчастого виникло трійчасте розсічення.
3. Найбільш примітивним були листки з дихотомічним жилкуванням, від них виникли листки з пальчастим жилкуванням, які дали початок листкам з перистим, дуговим і паралельним жилкуванням. Останні два типи жилкування

виникають із пальчастого жилкування внаслідок значного спрощення зовнішньої будови листка у однодольних рослин.

4. Найбільш примітивним були листки, у якого були прилистки, причому прилистки довго зберігалися на рослині. Від них виникли листки, у яких прилистки були, але дуже скоро опадали, і листки, у якого в позабруньковій фазі прилистків взагалі немає.

РОЗДІЛ 2

ПРИКЛАДНА АНАТОМІЯ

Основні питання розділу:

- *Способи виготовлення анатомічних препаратів рослин*
- *Методика виготовлення препаратів вегетативних органів рослин на мікромом-кріостаті*
- *Шкала оцінки анатомічних ознак листків видів рослин*
- *Шкала оцінки анатомічних ознак стебел видів рослин*
- *Дослідження ультраструктури поверхні листової пластинки*
- *Приклад опису анатомічної будови вегетативних органів рослин різних таксономічних груп*
- *Приклади статистичної обробки даних анатомічної будови вегетативних органів рослин різних таксономічних груп*

Способи виготовлення анатомічних препаратів рослин

В анатомічній практиці й досі найпопулярнішим способом виготовлення препаратів залишається виготовлення зрізів «від руки», тобто лезом для безпечної бритви. Ця методика дозволяє швидко отримати більш менш задовільні анатомічні зрізи з фіксованих і свіжозібраних рослин без особливих витрат часу і матеріалів, що можна віднести до її позитивних рис. Однак, негативним є те, що зрізи, виготовлені «від руки» дуже нерівномірні за товщиною і тому отримати з них якісну фотографію майже неможливо. Цьому заважає і відносно велика їх товщина, і нерівномірність останньої.

Якісні щодо товщини і придатні для фотографування зрізи, в тому числі й серійні, можна отримати, користуючись методиками виготовлення постійних препаратів шляхом заливання рослинного матеріалу в парафін або в інші речовини типу целоїдину. Детальний опис таких методик наводить, наприклад. Однак, всі вони, поряд з безумовно позитивними, мають і негативні аспекти: значна тривалість часу (до місяця, а то й більше) всього процесу виготовлення

препаратів; використання шкідливих для людини органічних розчинників і підвищених температур, які часто приводять до деформації клітинних стінок; необхідність врахування того, що ступінь твердості об'єкта повинна співпадати з таким речовини, в яку його заливають (інакше при різанні на мікротомі зрізи будуть випадати із парафінової стрічки або кришитись). Ці недоліки стають особливо актуальним при анатомо-таксономічних або анатомо-екологічних дослідженнях, коли необхідно швидко і якісно виготовити препарати з великої кількості таксонів і зразків, які значно варіюють за ступенем твердості. А отже в кожному випадку, тобто для кожного виду або їх групи, експериментальним шляхом треба підбирати таку суміш парафіну і воску, яка б за ступенем твердості відповідала твердості досліджуваного матеріалу. Якщо врахувати, що в таких дослідженнях з кожного листка, стебла чи іншого органу рослини виготовляються найчастіше не серійні зрізи, а лише кілька зрізів з кожного досліджуваного органу, то стає ще очевиднішою досить низька ефективність даної методики для такого типу досліджень. Не можна забувати й про те, що в цих методиках використовується значна кількість шкідливих для людини хімічних речовин (хлороформ, ксилол, толуол тощо).

Наступним кроком у спробі розробити методику швидкого виготовлення якісних препаратів було використання заморожувального мікротома, точніше заморожувального столика. Суть метода полягала в тому, що на металевий столик в краплину води клали шматочок рослинного матеріалу, заморожували його (найчастіше зрідженою вугільною кислотою) і різали за допомогою мікротома. Широкого розповсюдження цей спосіб виготовлення препаратів не набув, бо дозволяв різати лише свіжозібраний матеріал, крім того, клітини з тонкими оболонками особливо в листках, як правило, пошкоджувались кристаликами льоду.

Пізніше, ідея різання замороженого матеріалу була використана в іншому приладі, який отримав назву «мікротом-кріостат». Цей прилад являє собою досить потужний холодильний агрегат (дозволяє знижувати температуру до -35°), у велику за об'ємом холодильну камеру якого вміщено ротаційний мікротом. Мікротом-кріостат був сконструйований не скільки для біологічних

(анатомічних), стільки для медичних цілей, зокрема для експрес-діагностики біопсійного матеріалу. З часом, він став використовуватись, як зоологами (спочатку), так і ботаніками-анатомами. У зоологів цей прилад набув більшої популярності можливо тому, що методи підготовки медичного (біопсійного) і зоологічного матеріалу були дуже подібними, а інколи й зовсім співпадали. Анатомі-ботаніки використовують цей прилад ще не часто. Не виключено, що однією з причин цього може бути відсутність розробленої і випробуваної методики виготовлення препаратів.

Працюючи певний час на «мікромом-кріостаті», ми розробили власну методику виготовлення анатомічних препаратів, яка частково включає прийоми, що вже використовувались в інших методиках, а частково побудована на новому вирішенні існуючих завдань.

Методика виготовлення препаратів вегетативних органів рослин на мікромом-кріостаті

Методика відпрацьована нами головним чином для виготовлення зрізів з вегетативних органів: стебел (з нижньої і середньої частини їх довжини) та листків трав'янистих рослин з різних родин квіткових (Brassicaceae, Caryophyllaceae, Fabaceae, Asteraceae, Boraginaceae, Rubiaceae, Dipsacaceae). Зрізи готувались з матеріалу, фіксованого ФУС-ом. Однак, спосіб фіксації матеріалу в даному разі суттєвої ролі не відіграє. Проте важливо, що після будь-якої фіксації матеріал потрібно “довести” до води.

1. Шматочки рослини відмити від фіксатора або спирту, в якому зберігався фіксований матеріал, загальновідомими прийомами (особливо ретельно в тих випадках, коли до складу фіксатора входив формалін). Якщо відмивання зразків було розпочате в середині дня, то на ніч їх можна залишити в дистильованій воді.

2. Відмиті зразки розкласти у чашки Петрі, швидко залити 12% розчином желатину і поставити в термостат з температурою +37° для просочування матеріалу желатином. Розмір чашок Петрі підбирається залежно від розміру

матеріалу і так, щоб об'єм рідини значно перевищував об'єм матеріалу. Треба враховувати, що розчин желатину в кімнатних умовах, особливо взимку, швидко густішає, тому спочатку всі зразки розкладаються в чашки Петрі, етикетуються (можна напис зробити на кришечках чашок), а потім всі разом швидко заливаються желатином. Методика приготування розчинів желатину описана в різних джерелах. Тут зазначимо лише, що 12 і 20% розчини желатину (обов'язково з антисептиком) готують завчасно на початку роботи і зберігають в термостаті при $+37^{\circ}$. Час перебування матеріалу в “рідкому” желатині залежить від його консистенції: чим матеріал твердіший, тим довше повинен просочуватись желатином. Для листків, як показав наш досвід, достатньо 4-ох годин (дуже “ніжні” мезоморфні листки можна тримати ще менше), а для стебел потрібно 12 - 15 годин.

4. Наступний етап полягає в заміні “рідкого” желатину на “густий” – 20%. Голкою притримуючи шматочки листка чи стебла треба вилити з чашки Петрі желатин і знову ж таки швидко залити новий, густіший. У останньому листки знаходяться (звичайно у термостаті) 3 – 4 год. (мезоморфні - менше, а ксероморфні – більше), а стебла від 8 до 12 год.

5. Через відповідний час “густий” желатин зливається і матеріал знову заливається новою порцією останнього. Але після цього чашки Петрі вже не ставляться в термостат, а голкою шматочки орієнтуються в певному напрямку на відстані один від одного і залишаються спочатку в кімнатних умовах, а потім в холодильнику для загустіння. Інколи матеріал (особливо стебла з серцевиною) може спливати, в таких випадках їх треба голкою трошки притримувати зануреними в желатин. Останнє, однак, вимагає великої обережності, бо рух голки може відокремити желатин від шматочка стебла чи листка, що значно погіршить якість препаратів.

6. Після повного затвердіння желатину в холодильнику (20-30 хвилин) можна приступати до виготовлення желатинових блоків для різки на мікротомі. Якщо готується така кількість матеріалу, котрий протягом двох – трьох днів не вдасться порізати, то для кращого його зберігання (запобігання швидкому випаровуванню води з желатину) чашки Петрі з желатиновими “пряниками”

можна залити рідким парафіном. Цю процедуру треба також виконувати дуже швидко і слідкувати, щоб парафін не розтопив желатин і тим самим не пошкодив матеріал. Підготовлений у такий спосіб матеріал може зберігатись протягом кількох тижнів. Все ж найкращої якості зрізи отримуються з матеріалу, що зберігався в холодильнику протягом тижня.

7. Мікротом-кріостат включають і готують до роботи (згідно з інструкцією щодо його використання) за кілька годин до початку виготовлення блоків. Встановлюється необхідна температура і задається потрібна товщина зрізів. Наш досвід показав, що для мезоморфних листків оптимальною є товщина зрізів 12–13 μm , а для ксероморфних – 10–12 μm . Товщина зрізів стебла може бути 11–12 μm . В цілому на даному приладі можна виготовляти зрізи товщиною від 5–7 до 20–22 μm . Температура у камері підбирається експериментально за відомим принципом: чим твердіший об'єкт, тим нижчою повинна бути температура. Ми найчастіше використовували температуру -9° - - 12° .

8. Желатинові блоки готуються з желатинових “пряників”. Для цього спочатку потрібно препарувальною голкою обережно зняти парафін, потім “пряник” вивільнити з чашки Петрі, покласти на рівну гладеньку поверхню (можна використати для цього покладену вверх дном чашку Петрі великого діаметра), лезом безпечної бритви або скальпелем розрізати желатиновий “пряник” на частини так, щоб навколо шматочка листка чи стебла залишався шар желатину товщиною не менше 4–5 мм. Потім кожний шматочок ретельно і дуже обережно ще раз обрізати так, щоб утворився прямокутник з паралельними протилежними сторонами. Слід підкреслити, що від того, як ретельно буде виконана ця процедура залежить якість зрізів. При недотриманні цієї вимоги (паралельності протилежних стінок) зрізи будуть скошеними.

9. Вирізаний прямокутник спочатку приморожується до охолодженого в морозильній камері мікротом металевого блокуотримувача, який для уповільнення нагрівання в кімнатних умовах ставиться на лід (або якщо це можливо додатково охолоджується рідким азотом). Для кращого приморожування матеріалу на блокуотримувач кладеться клаптик вологого

фільтрувального паперу. Після цього проводиться процедура “закапування” вирізаного блока розчином (20%) желатину. Треба використовувати той розчин желатину, яким просочувався рослинний матеріал. Сама процедура “закапування” і вимоги до її виконання в даній методиці повністю відповідають тому, як це виконується при “закапуванні” матеріалу заключеного в парафін, що описано в багатьох методичних посібниках. При роботі з желатином особливо ретельно треба контролювати його температуру (+37°). Для цього скляночку з желатином для “закапування” необхідно поставити в більшу за розміром склянку з теплою водою, яку потрібно час від часу підігрівати. Слід зазначити, що блокоутримувачі мають різну за площею робочу поверхню, тому залежно від розміру матеріалу, що ріжеться, підбирається відповідний за розміром блокоутримувач. Крім цього, на великих за робочою площею блокоутримувачах можна одночасно приморозити, а потім і різати кілька шматочків рослинного матеріалу. Для цього прямокутної форми шматочки спочатку щільно притискають один до одного в вертикальному положенні на тій поверхні, де вони вирівнюються, а потім всі разом пінцетом переносяться на блокоутримувач. Звичайно краще на одному блокоутримувачі підбирати матеріал однакової твердості. У протилежному випадку зрізи можуть бути неякісними.

10. Блокоутримувач з примороженням і залитим в желатин матеріалом переноситься для заморожування в морозильну камеру приблизно на півтори - дві години. Час перебування в морозильній камері залежить від об'єму матеріалу, що заморожується.

11. Заморожені желатинові блоки обрізають (так само, як і парафінові), щоб зменшити площу желатинової пластиночки зі зрізом, і приступають до виготовлення зрізів. В цілому процедура виготовлення зрізів на даному мікротомі нічим суттєво не відрізняється від аналогічної процедури на інших мікротомах ротаційного типу.

12. Виготовлені зрізи, а точніше желатинові пластиночки зі зрізами, переносять на предметні скельця. Для цього чисті знежирені предметні скельця, які тримають у суміші Нікіфорова або у міцному спирті, споліскують у

дистильованій воді, витирають з нижньої сторони марлею або бавовняною тканиною і обережно, не торкаючись робочої поверхні, заносять через люк мікромом-кріостата в холодильну камеру. Тримавши пінцетом за край, желатинові пластиночки обережно підносять до предметних скельць. Через велику різницю температури предметного скельця і холодильної камери желатинові пластиночки, торкаючись скла, “прилипають” до останнього, зрізи при цьому розправляються. Слід пам’ятати, що неможна надто швидко віднімати пінцет від пластиночки, спочатку треба переконатись, що пластиночка всією поверхнею “приклеїлась” до скла. У протилежному випадку за пінцетом може потягтися і зірватися частина пластиночки, що зіпсує зріз. Після цього предметні скельця виносяться з холодильної камери.

13. У цитованих вище методичних посібниках наклеєні “желатинові” зрізи підсушували у термостаті, а потім у теплій (+37°) воді відмивали від желатину. Тривалість і першого, і другого процесів для кожного об’єкта дослідження підбиралась експериментально, що при роботі з якісно різними об’єктами значно збільшує час, потрібний для виготовлення препаратів. У нашій методиці ми відмовилися, як від підсушування препаратів, так і від відмивання желатину, а пішли по шляху прямого виготовлення гліцерин-желатинових препаратів, тобто, винесені з холодильної камери препарати ми зразу заключали в чистий або підфарбований необхідними фарбниками 25% гліцерин. Пізніше, через одну, дві, три доби, тобто кілька разів, треба поступово замінити 25% на 50% гліцерин. Препарати можна фарбувати сафраніном, суданом, розчином Люголя, а також гематоксиліном Делафільда. Однак, в останньому випадку фарбуються не тільки зрізи, але й желатин і при подальшій обробці повного розчинення желатину не відбувається. Методика фарбування гематоксиліном за Делафільдом нами дещо модифікована. На предметні скельця зі зрізами, щойно винесеними з холодильної камери, наноситься кілька крапель фарби, витримується кілька хвилин, доки зрізи набудуть потрібного відтінку. Залишки фарби змиваються дистильованою водою, а залишки води вбираються фільтрувальним папером. Після цього препарати заключують в гліцерин і переносять в термостат. Зрізи, виготовлені на мікромом-кріостаті, можна

фарбувати гематоксиліном Делафільда і за загальноприйнятою методикою [3]. Для цього предметні скельця зі зрізами спочатку підсушують в термостаті, потім на тому самому предметному скельці їх відмивають від желатину теплою водою (+37°), і вже потім фарбують.

14. Препарати, заключені в гліцерин, помістити в термостат (+37°) для повного розчинення желатину. Оптимальний час перебування препаратів в термостаті становить 2-4 години. За цей час, як правило, контури желатинових пластиночок зникають, тобто гліцерин утворює з желатином однорідну суміш. Після цього препарати придатні для дослідження і фотографування. Інколи, особливо при підготовці досить товстих зрізів або тонких з широкою желатиноюю облямівкою, вказаного часу недосить для того, щоб желатин повністю розчинився. В такому разі термін перебування препаратів у термостаті можна збільшити, але треба вести постійний контроль за станом зрізів, щоб недопустити деформування клітинних стінок.

Отже, як видно з вищенаведеного, всі етапи роботи з рослинним матеріалом від відмивання його від фіксатора до отримання готових для дослідження препаратів тривають всього 3 – 4 дні.

Шкала оцінки анатомічних ознак листків видів рослин

Таблица 2.1

Класифікація листків			
за товщиною пластинки, мкм		за кількістю шарів мезофілу	
надзвичайно тонкі	<100	тонкошарові	4
дуже тонкі	100 – 150	помірної шаруватості	5 – 6
тонкі	150 – 200	багатошарові товсті	7 – 10
середньої товщини	200 – 250	дуже багатошарові	> 10
товсті	250 – 300		
дуже товсті	300 – 500		
надзвичайно товсті	> 500		

Тип мезофілу:

- дорзовентральний;
- ізолатеральний

- ізопалісадний
- центричний.

Таблиця 2.2

Кількісні показники мезофілу			
Коефіцієнт палісадності, %		Коефіцієнт видовженості палісадних клітин (відношення довжини клітини до її ширини)	
дуже низький	< 30	округлі	1,00 – 1,49
низький	30 – 39	дуже широкі	1,50 – 1,99
середній	40 – 49	широкі	2,00 – 2,49
високий	50 – 59	довгі	2,50 – 2,99
дуже високий	60 і >	дуже довгі	3,00 – 3,49
		надзвичайно довгі	3,50 – 3,99

Основна безхлорофільна паренхіма:

- тільки навколо центрального провідного пучка;
- навколо центрального і бічних провідних пучків;
- навколо провідних пучків і в товщі мезофілу.

Механічна тканина:

- склеренхіма;
- коленхіма.

Верхня/нижня епідерма:

- однорідна;
- неоднорідна (є дрібні та дуже великі клітини).

Обриси та проєкції клітин верхньої/нижньої епідерми

Таблиця 2.3

Кількісні показники клітин епідерми			
Розміри клітин верхньої епідерми (кількість на одиницю площі)		Розміри клітин нижньої епідерми (кількість на одиницю площі)	
дуже крупні	< 4000	дуже крупні	(< 600
крупні	400 – 900	крупні	600 – 1350
клітини середніх розмірів	900 – 1600	клітини середніх розмірів	1350 – 2400
дрібні	1600– 2500 5059	дрібні	2400 – 3750
дуже дрібні	(> 2500	дуже дрібні	> 3750

Таблиця 2.4

Кількісні показники клітин епідерми	
Товщина зовнішніх стінок клітин верхньої епідерми, мкм	Товщина зовнішніх стінок клітин нижньої епідерми, мкм

тонкі	< 2	тонкі	< 2
помірної товщини	2-3	помірної товщини	2-3
товсті	3-5	товсті	3-5
дуже товсті	> 5	дуже товсті	> 5

Продихи:

- рівномірно розсіяні;
- розміщені групами;
- змішані;
- інші.

Тип продихового апарату.

Таблиця 2.5

Кількісні показники продихів			
Кількість продихів на верхній епідермі (на одиницю площі)		Кількість продихів на нижній епідермі (на одиницю площі)	
немає	0	дуже мало)	< 100
поодинокі	кілька	мало	100-160
дуже мало	< 10	середня кількість	160-250
мало	10-100	багато	250-360
середня кількість	100-150	дуже багато	360-490
багато	150-250	надзвичайно багато	> 490
дуже багато	> 250		

Шкала оцінки анатомічних ознак стебла видів рослин

Флоемні волокна:

- суцільнокільцеві;
- у вигляді “шапок”;
- відсутні.

Міжпучкові зони:

- вузькі (1-2 ряди клітин);
- широкі (3-4 ряди клітин);
- дуже широкі (> 4 рядів клітин);
- відсутні.

Серцевина:

- однорідна з тонкостінними клітинами;
- однорідна товстостінними клітинами;
- змішана (представлена тонкостінними та товстостінними клітинами, переважно різного розміру).

Перимедулярна зона:

- чітка,
- нечітка.

Включення.***Дослідження ультраструктури поверхні листкової пластинки***

Порівняльне дослідження ультраструктури поверхні листкової пластинки видів рослин має вагоме значення для вирішення спірних питань систематики, оскільки дозволяє виявляти спільні для досліджуваних видів ознаки, та такі, за якими вони чітко розрізняються. Серед таких ознак рельєф листкової пластинки, тип кутикули, тип та ступінь розвитку епікутикулярного воску. Окрім того, мікоморфологічні характеристики епідерми листка можуть вказувати на адаптаційний потенціал досліджуваних рослин, оскільки задіяні у формуванні їх стресотолерантності.

Традиційно дослідження ультраструктури поверхні листків проводять за допомогою сканувального електронного мікроскопа (СЕМ).

Головним завданням підготовки зразків для сканувальної електронної мікроскопії є забезпечення їхньої поверхні електропровідністю. Це досягається шляхом іонного напилення важких інертних металів, таких як золото, платина, срібло або паладій, в умовах низького тиску (вакууму). Процедура підготовки зразків включає наклеювання досліджуваного зразка на спеціальний металевий предметний столик за допомогою двосторонньої клейкої стрічки або струмопровідного клею, наприклад, марки DOTITE.

У більшості моделей сканувальних електронних мікроскопів предметний столик є латунним циліндром з висотою і діаметром по 10 мм. Якщо необхідно, такі столики можна виготовити самостійно. Важливо, щоб стрічка не покривала всю торцеву поверхню столика; плівка має бути обрізана так, щоб залишалися вільні ділянки поверхні столика з одного або з обох країв для забезпечення належної електропровідності. Після підготовки зразки поміщають у підписані чашки Петрі для подальшого напилення металом.

Гідратовані зразки, такі як фрагменти плодових тіл грибів, частини однорічних пагонів багатьох видів рослин, для збереження структури без суттєвих порушень потребують фіксації та спеціальної технології висушування. Для фіксації зразків використовується витримання у парах чотириокису осмію. У 1970-х роках був розроблений метод висушування біологічних препаратів, що передбачає перехід через критичну точку рідкого вуглекислого газу, який набув широкого застосування. Згідно з цим методом, зразки фіксують глутаровим альдегідом і тетроксидом осмію, після чого зневоднюють у серії розчинів етилового спирту з поступовим збільшенням концентрації, переходять через амілацетат, а потім в рідкий вуглекислий газ. Зразки залишають у рідкому вуглекислому газі до досягнення критичної температури близько $-78,5^{\circ}\text{C}$ (так звана критична точка), що дозволяє здійснити фазовий перехід вуглекислого газу з рідкого стану в газоподібний без морфологічних змін зразка. Після цього висушені зразки переносять на латунні предметні столики для подальшого напилення металом і дослідженням у сканувальному електронному мікроскопі.

Іншим методом підготовки гідратованих зразків є **ліофільне висушування**. Це можна здійснювати як після попередньої хімічної фіксації, так і без неї. Для цього зразки, розміщені на предметних столиках, спочатку заморожують у рідкому азоті, а потім доводять до повітряно-сухого стану за допомогою ліофільної сушарки. Така технологія зазвичай достатня для збереження структури поверхні зразків.

Класифікація та термінологія епікутикулярних восків рослин

Плівки - дуже тонкі покриви, зазвичай товщиною всього кілька нм, являють собою крайню межу кутикули, ледь помітні в SEM. Плівки (включаючи «по суті вільні» поверхні, Jeffree, 1986) являють собою дуже тонке покриття, ймовірно, що складається з лише кілька шарів молекул. .

Шари і кірки - суцільні покриття значної товщини, іноді впізнавані лише після утворення тріщин. Здається розумним розрізняти ті, що мають (“кірочки”) або без них (“гладенькі шари”) і ті, які можуть розпадатися на окремі блоки/блоки (“тріщинисті шари”).

Рівні шари - безперервні покриття зазвичай без помітної скульптури на поверхні. Виявляється в SEM в основному через штучне розтріскування, яке відокремлює їх від більш тонких плівок. Гладенькі покриття, такі як «смолисті шари» та «м'які воски», описані Amelunxen et al. (1967) та Jeffree (1986) слід включити сюди.

Кірки - безперервні покриття значної товщини (часто понад 1 μm) з більш-менш помітною скульптурою поверхні (наприклад, *Cynanchumsarcostemma* Lillo, *Copermaa cowellii* Britton & Wilson, рис. 3, 4, 40B). Кірки — це масивні воскові покриви (до 10 мм у *Copernicia cowellii*) і характерні для багатьох сукулентів (наприклад, *Asclepiadaceae*, *Cactaceae*). Хоча більшість кірок з самого початку є суцільними покриттями, деякі є продуктом ерозії кристалоїдів. Іноді забруднені гладкі шари можуть з'являтися у вигляді кірок.

Тріщинисті шари - зазвичай товсті покриті кіркою покриви, зламані природними тріщинами та тріщинами, часто мають «терасовий» рельєф (мал. 40C). Порушений, часто зміщений, за рахунок розширення епідермісу, коли рослина росте і продукує віску з різною швидкістю. Такий тип воску характерний для деяких сукулентів (наприклад, *Copiaroa cinerea* (Phil.) Brit Rose, *Frevea indica* Dalzell).

Кристалоїди - чіткі воскові виступи, зазвичай з характерною формою, розміром і орієнтацією поверхні, що виступають з повсюдно поширеної воскової плівки. Кристалоїди, як правило, характерні для певних таксонів і їх форма досить постійна. Хоча кристалоїди, як правило, мають регулярне розміщення, у деяких видів вони розташовуються за характерною орієнтацією та моделями старіння. Якщо різні кристалоїди з'являються на сусідніх клітинах однієї епідермальної поверхні або всередині однієї клітини, ми називаємо це «синтопізмом» (Wh). Там, де поява кристалоїдів залежить від різних умов навколишнього середовища, ми називаємо цей поліморфізм.

Гранули - неправильні, переважно ізодіаметричні, часто округлі кристалоїди, які іноді можуть бути порожнистими (наприклад, - *Legieras corniculatin* (L.) Blanco). Гранули рідко розглядалися як типова кристалоїдна

форма, дуже сумнівно, чи є вони кристалами. Ймовірно, що в багатьох випадках наявність полютантів тлумачили як гранули і навпаки.

Пластиночки і пластинки - плоскі кристалоїди, з'єднані з поверхнею своєю вузькою стороною. Пластиночки є найпоширенішими кристалоїдами і зустрічаються у всіх основних групах рослин (мохи, папороті, голонасінні та покритонасінні). Вони можуть бути «прикріплені» до поверхні під різними кутами, їх поле може бути цілим або неправильним, а співвідношення ширини та висоти значно змінюється. Пластиночки без чітких країв, які прикріплені до поверхонь одним краєм і орієнтовані перпендикулярно, розрізняються за своїм краєм (цілі та «нецілі» пластиночки). Дуже тонкі кристалоїди з ниткоподібними розширеннями називаються «мембранними пластинками», а ті, що мають чіткі краї, називаються «пластинками». Оскільки пластинки та пластинки широко поширені в рослинах, вони мають дуже незначне систематичне значення, якщо вони не розташовані в характерних орієнтаційних моделях.

Класифікація та термінологія кутикули рослин

В основному на поверхні листків зустрічається сім основних **типів орнаменту**: смугастий, сітчастий, філігранний, ребристий, зморшкуватий, змішаний і гладкий (після METCALF&E CHALK 1979). Коротка характеристика кожного з цих типів наводиться нижче:

Смугастий (стріатний) тип - дуже поширений та може бути підрозділений на п'ять основних підтипів: довгі та паралельні смуги, смужки короткі, не перекривають клітину, смужки тонкі, бородавчасті і смужки тонкі, але не бородавчасті, хвилясті тощо. Променеві стрії навколо продихів найбільше поширений тип, особливо коли продихи є аномоцитними. Іноді стрії характерні для замикаючих клітин продихів. Це зазвичай спостерігається для парацитних продихів.

Сітчастий тип - для якого характерні гребені і пори; може бути підрозділений на два підтипи: грубий, або зубчастий і відкритий. На поверхні епідерми є потужні виступи кутикули, по центру клітини і орієнтовані паралельно її довгій осі. Від цього центрального «хребта» відходить кілька

«гребенів», які поступово звужуються до кінців. Деякі поширюються на сусідні клітини і сполучаються з головним хребтом і «гребенями», утворюючи пухку сітку.

Філігранний тип - смуги (стриї) з'являються періодично, зазвичай виділяють два типи: грубий і тонкий.

Гребневий тип - гребені ширші за звичайні стрії. Зустрічаються два основних типи: округлі в обхваті, або з високими глибокими борознами на ділянках клітин.

Зморшкуватий тип - дуже поширений: стрії чітко спостерігаються виглядають широко розставленими. Широкі кутикулярні складки добре видно на поверхні.

Змішаний тип - спостерігається два різних типи кутикули у межах однієї поверхні.

Гладкий тип - кутикула гладка, це спостерігається у багатьох видів.

Приклади опису анатомічної будови вегетативних органів рослин різних таксономічних груп

Анатомічна будова стебла козельців дніпровських (*Tragorodon borysthenicus* Artemcz.). На поперечному зрізі форма стебла практично округла. Клітини епідерми дрібні, з потовщеними зовнішніми та їм протилежними стінками (рис. 2.1). Епідермальна тканина однорядна, але інколи зустрічаються місця, де спостерігається ще один внутрішній шар клітин епідерми. На поперечному зрізі стебла чітко виділяються коро́ва паренхі́ма, провідна система та серцевина. До складу коро́вої паренхі́ми входять хлоренхі́ма, безхлорофі́льна паренхі́ма, луб'яні волокна, крім цього спостерігаються повноцінні коро́ві провідні пучки. Хлоренхі́ма розміщується субепідермально. Представлена вона чотирма – п'ятьма шарами щільно розміщених, овальної форми клітин. Час від часу хлорофілоно́сну паренхі́му переривають луб'яні волокна, які з одного боку межують з епідермою, а з іншого – з безхлорофі́льною паренхі́мою. Остання представлена шістьма –

вісьмома шарами клітин. Клітини її великі, мають тонкі стінки. У безхлорофільній паренхімі зустрічаються невеликі корові провідні пучки, які мають і флоему, і ксилему. Провідна система пучкового типу. Пучки середнього розміру. Флоема розміщується невеликими «шапками» над ксилемою. Між пучками флоєми міститься два – три ряди клітин безхлорофільної паренхіми. У найбільших пучках нараховується 14–15 великих судин ксилеми, які розміщені переважно у три ряди по чотири – п'ять судин у кожному. Міжпучкові зони дуже широкі, складені п'ятьма – шістьма рядами клітин. Серцевина добре розвинена, на поперечному розрізі стебла займає приблизно половину його площі. Її клітини тонкостінні та дещо варіюють за розміром. Перимедулярна зона виражена не чітко, заходить глибоко між провідними пучками. Досить велика кількість молочників міститься в цій частині стебла, особливо у перимедулярній зоні. Крім цього включення містяться у клітинах безхлорофільної паренхіми, які розташовані над флоемою.

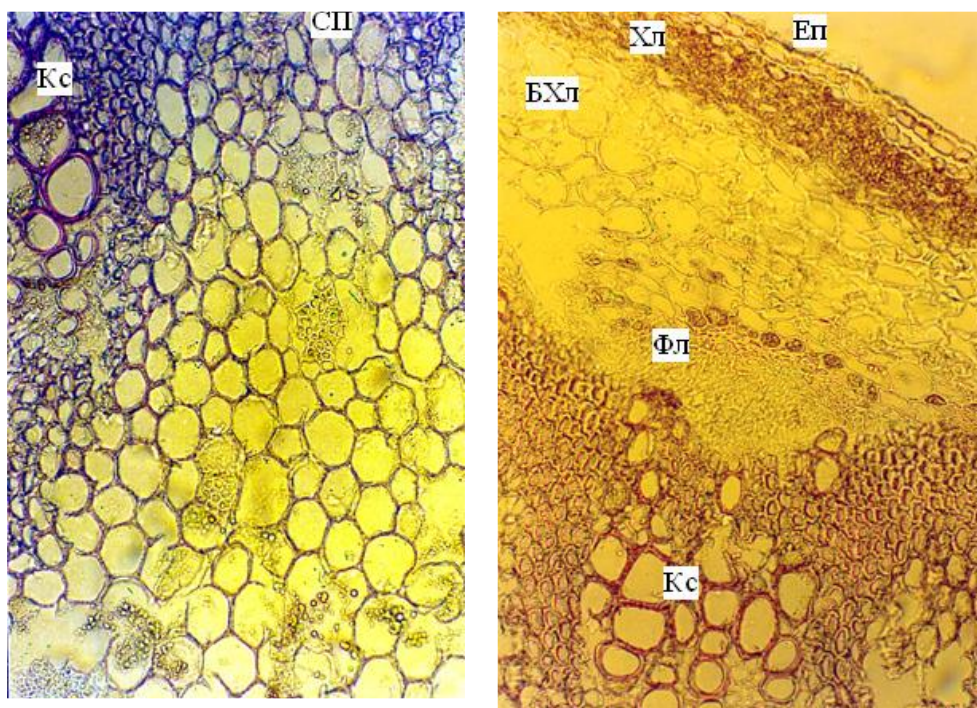


Рис. 2.1. Анатомічна будова стебла *T. borysthenicus* (x400): СП – серцевинні (медулярні) промені, Кс – ксилема, (x100): Кс – ксилема, Фл – флоема, БХл – безхлорофільна паренхіма, Хл – хлоренхіма, Еп – епідерма

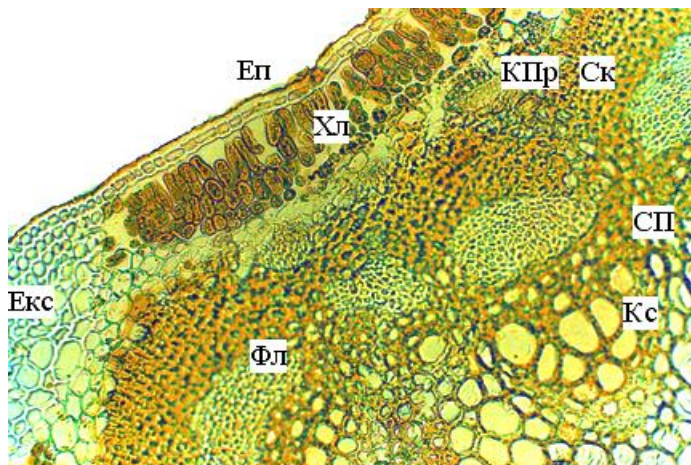


Рис. 2.2. Анатомічна будова стебла *T. ucrainicus* (x75):

Кс – ксилема, Фл – флоема, БХл – безхлорофільна паренхіма, Хл – хлоренхіма, Еп – епідерма, Екс – екстраксіяльні волокна, КПр – коровий провідний пучок, Сс – склеренхіма, СП – серцевинні (медулярні) промені

Анатомічна будова стебла рослин (*Syrenia ucrainica* Klok.) з різних еколого-кліматичних умов зростання. Стебло на поперечному розрізі має практично округлу форму. Епідермальна тканина одношарова, складена дрібними округлими товстостінними клітинами. Шар кутикули добре помітний. Корова паренхіма представлена хлоренхімою, безхлорофільною паренхімою та луб'яними волокнами. Ступінь розвитку хлоренхіми дещо варіює в досліджених зразків. В рослин, що зростали в Кіровоградській області (рис. 2.3) хлоренхіма представлена 5 шарами щільно розміщених клітин. Перші три шари клітин мають округлу форму, на відміну від двох інших, які горизонтально орієнтовані. В рослин, зафіксованих в Полтавській області, хлоренхіма також представлена п'ятьма шарами клітин: два шари складені округлими клітинами, а три інші горизонтально орієнтовані. Слід відмітити, що у зразків з окол. м. Світловодська (Кіровоградська обл.) клітини хлоренхіми розміщені більш щільно, порівняно з рослинами з окол. с. Лучки (Полтавська обл.), в яких клітини даної тканини розміщені пухкіше. Кількість шарів безхлорофільної паренхіми також дещо відрізняється в досліджених зразків, і залежить від місцезростання рослин. В рослин з Кіровоградської обл. вона представлена двома-трьома шарами тонкостінних клітин, розміри яких в кілька разів перевищують розміри клітин хлоренхіми. В рослин з Полтавської обл. дана тканина представлена двома шарами також тонкостінних клітин, в деяких з них помітні хлоропласти (рис. 2.4). Між флоемою та безхлорофільною паренхімою в усіх досліджених зразків спостерігаються невеликі пучки склеренхіми.

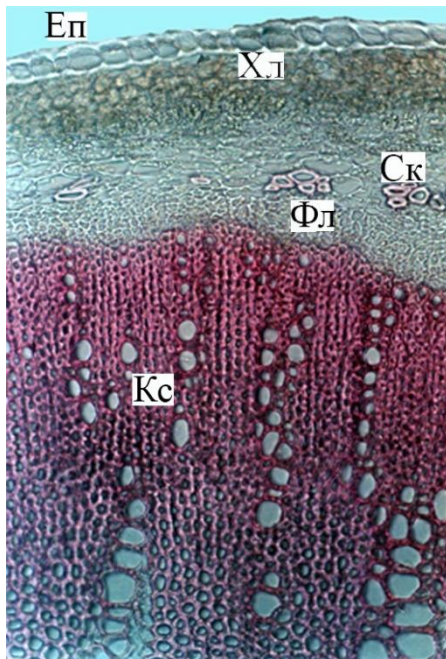


Рис. 2.3. Анатомічна будова стебла *Syrenia ucrainica* (Кіровоградська обл., окол. м. Світловодськ) (х 200).

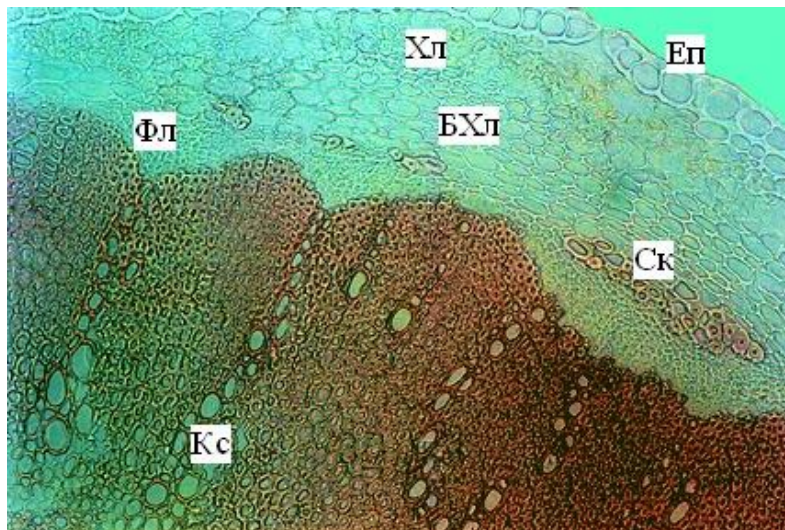


Рис. 2.4. Анатомічна будова стебла *Syrenia ucrainica* (Полтавська обл., Кобеляцький район, окол. с. Лучки (х 200).

Кс – ксилема; Фл – флоема; Ск – склеренхіма; БХл – безхлорофільна паренхіма; Хл – хлоренхіма; Еп – епідерма; Енд – ендодерма;

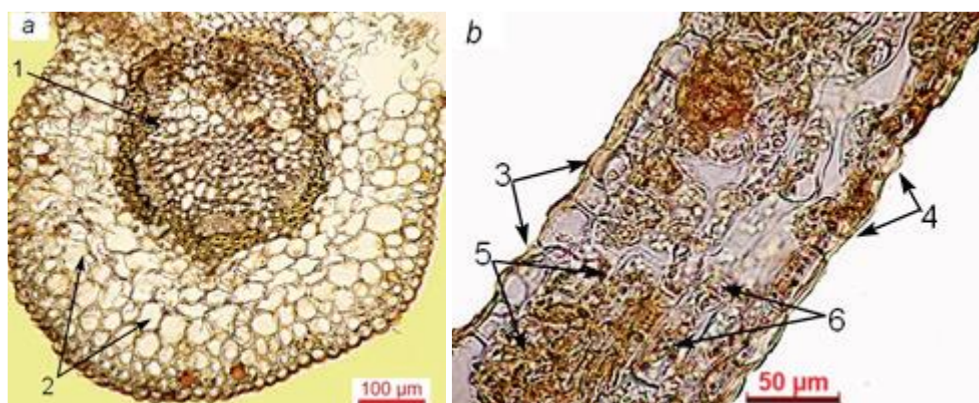
Провідна система кільцевого типу. Елементи флоєми дрібні, кільцем розміщуються навколо ксилеми. Судини ксилеми варіюють за розміром, містяться радіальними рядами по чотири-вісім (у рослин з окол. Світловодська) до 17 (у рослин з окол. с. Лучки) найбільших судин в кожному. Між рядами судин спостерігаються масиви склеренхіми.

У рослин, що зафіксовані в Кіровоградській обл., серцевина однорідна, товстостінна, на відміну від рослин, що зростали в Полтавській обл., в яких серцевина мішана.

Анатомічна будова листкової пластинки магнолії оголеної (*Magnolia denudata* Desr.). Форма поперечного зрізу лінійна. На поперечному розрізі форма епідермальних клітин на одному і тому ж боці листка варіює від витягнуто-округлої (над та під мезофілом) до округлої (над та під середньою жилкою). Епідермальна тканина одношарова, крупноклітинна, загальна її товщина дорівнює $35,75 \pm 0,93$ мкм, що становить 29% від товщини листка. І

адаксиальна, і абаксиальна епідерми мають приблизно рівну товщину, що становить приблизно 15% та 14% (відповідно) від товщини листкової пластинки.

Мезофіл дорзовентральний, за кількістю шарів клітин (4-6) відноситься до помірно шаруватого. Палісадна паренхіма одношарова, клітини її дуже широкі (коефіцієнт видовженості дорівнює 1,6) та щільно розміщені. Губчаста тканина представлена двома- трьома шарами досить великих округлих клітин (Рис. 2.5). Провідна система представлена провідними пучками середньої жилки та досить великою кількістю бічних провідних пучків, які варіюють за розміром. Середня жилка багатопучкова, має п'ять провідних пучків, які однакові за розміром і відмежовані один від одного трьома шарами тонкостінних клітин безхлорофільної паренхіми. Остання дуже добре розвинена, її клітини виповнюють киль, та межують як з верхньою, так і з нижньою епідермами. Субепідермальні шари основної паренхіми мають коленхімне потовщення стінок. Судини ксилеми у провідних пучках середньої жилки великі, нараховується їх до 10- 12 штук в кожному. Флоєма добре розвинена, її елементи досить крупні і чітко виділяються на поперечному зрізі. Механічна тканина – коленхіма, слабо розвинена, міститься в області середньої жилки (Рис. 2.5).



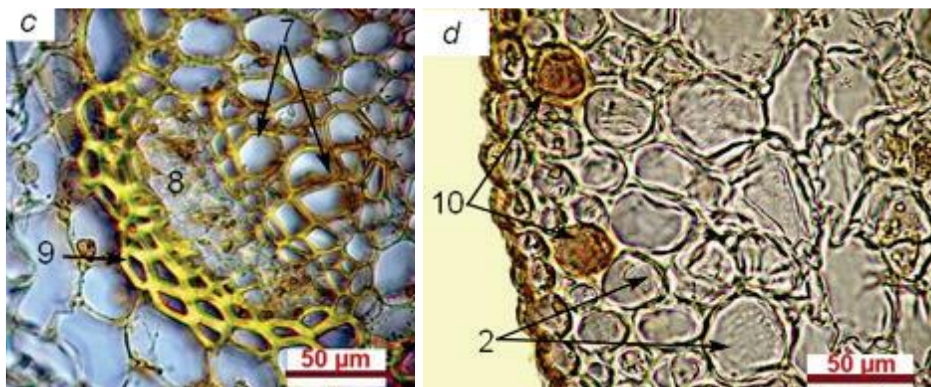


Рис. 2.5. Анатомічна будова листкової пластинки *M. denudata* Desr. (CM): а – поперечний розріз через центральну жилку пластинки; б – поперечний розріз листка з дорзовентральним мезофілом; в – поперечний розріз листка через провідний пучок; г – поперечний розріз через нехлорофілоносну паренхіму центрального провідного пучка; 1 – провідний пучок, 2 – нехлорофілоносна паренхіма, 3 – адаксиальна епідерма, 4 – абаксиальна епідерма, 5 – палисадна паренхіма, 6 – губчаста паренхіма, 7 – ксилема, 8 – флоема, 9 – склеренхіма, 10 – краплі олії

Анатомічна будова листкової пластинки гвоздики Андржієвського (*Dianthus andrzejovskianus* (Zapal.) Kulcz.) (рис.2.6). На поперечному розрізі форма листкової пластинки рослин даного виду V – подібна з добре вираженим кілем під середньою жилкою. Листкова пластинка $297,27 \pm 4,37$ мкм завтовшки, і характеризується як товста. Епідермальна тканина однорядна, загальна її товщина дорівнює $62,7 \pm 0,707$ мкм, що становить 21% від товщини листка. З обох боків листка на епідермі спостерігається добре виражений шар кутикули. Верхня епідермальна тканина крупноклітинна, її товщина дорівнює $33,66 \pm 0,844$ мкм, або 11% від товщини листкової пластинки. На поперечному зрізі її клітини помітно витягнуті в горизонтальному напрямку, мають товсті зовнішні стінки. Вони дещо варіюють за розміром від дрібніших (над середньою жилкою) до крупніших (над мезофілом). Адаксиальна епідерма характеризується середнім числом продихів, продиховий індекс дорівнює 17%. Товщина нижньої епідерми дорівнює $29,04 \pm 0,57$ мкм, або 9,7% від товщини листкової пластинки. Клітини нижньої епідерми подібні до клітин верхньої

епідерми формою, розміром; відрізняються менш потовщеними стінками та дещо меншим продиховим індексом –14%.

При розгляді в парадермальній площині, епідермальні клітини з обох боків листка мають звивисті (клітини, що розміщуються по периферії листка) або прямі (клітини, що розміщуються по жилках) обриси та прямокутні проекції. В усіх клітин спостерігається чоткоподібне потовщення стінок. Продири діацитного типу, тобто кожна пара замикаючих клітин оточена двома епідермальними клітинами, орієнтованими своєю більшою віссю вздовж листової пластинки. Листок амфістоматичний.

Мезофіл центрично-ізопазіадний, тобто представлений лише пазіадною тканиною, товщиною $182,37 \pm 4,732$ мкм, і характеризується як помірношаруватий. Пазіадна тканина складена з п'яти – шести шарів щільно розміщених та надзвичайно довгих (коефіцієнт видовженості клітин дорівнює чотирьом) клітин, з них три шари розміщуються з адаксиального боку листка та три (іноді два) з абаксиального боку. Слід відмітити, що пазіадна тканина розміщується субепідермально безперервно по всьому периметру листка, включаючи область середньої жилки та його краї, і нагадує центричний тип мезофілу.

Провідна система в рослин даного виду представлена невеликим центральним провідним пучком та п'ятьма – шістьма парами бічних пучків, які мають виразні безхлорофільні обкладки та в них практично відсутня механічна тканина (вона наявна тільки у крайніх пучках). Центральний провідний пучок занурений в основну безхлорофілну паренхіму та має 13-15 судин середнього розміру. Механічна тканина - склеренхіма, міститься з флоевого боку листка.

Друзи оксалату кальцію спостерігаються у безхлорофілній паренхімі, яка оточує провідні пучки. За формою вони є двох типів: “об'ємної зірки” та “криниці”.

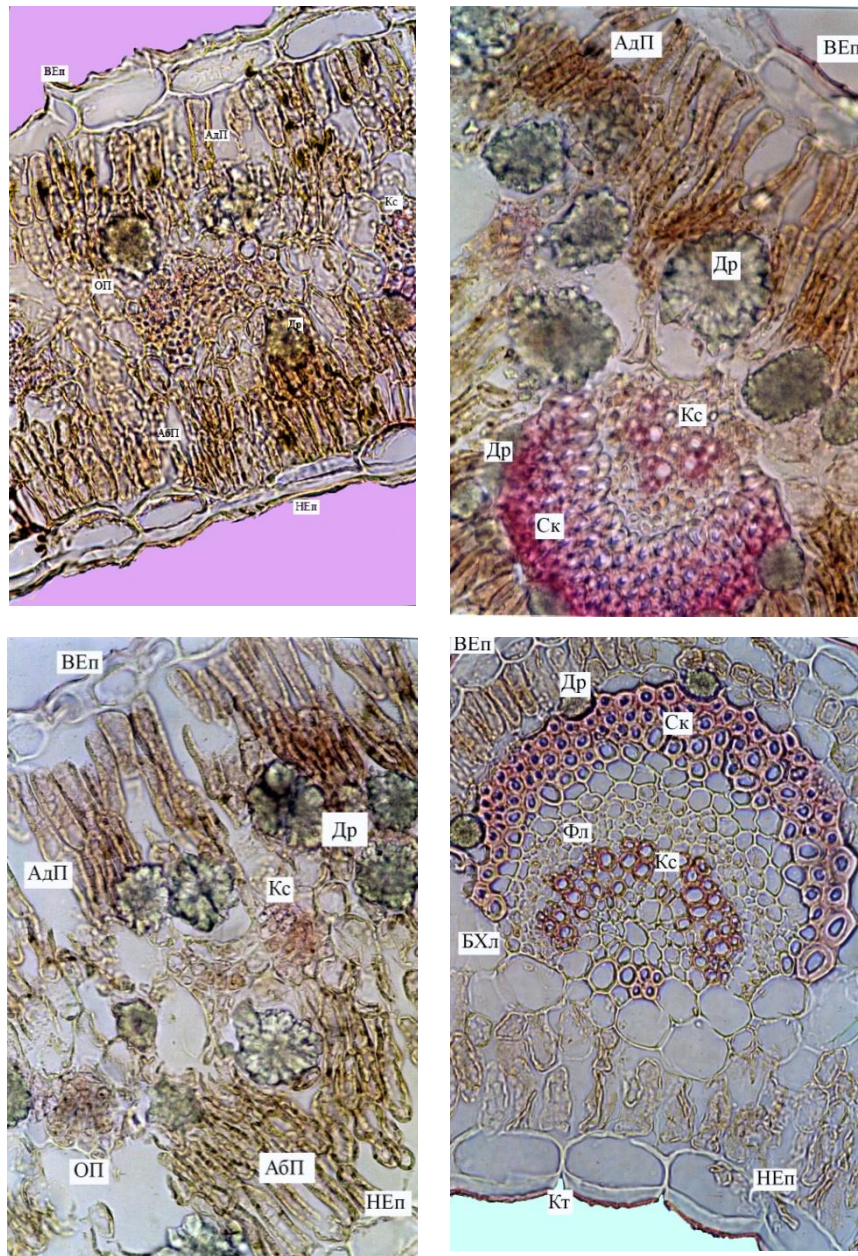


Рис. 2.6. Анатомічна будова листка *Dianthus andrzejovskianus*: Вл – волоски; АдП – адаксіальна палісадна паренхіма; АбП – абаксіальна палісадна паренхіма; НЕп – нижня епідерма; ВЕп – верхня епідерма; ОП – обкладки провідних пучків; Кс – ксилема; Фл – флоема; Ск – склеренхіма; Кл – коленхіма; БХл – безхлорофільна паренхіма; Пр – провідний пучок

Ультраструктура поверхні листової пластинки гінкго дволопатевого (*Ginkgo biloba* L.) (рис.2.7). Листок гіпостоматичний. Адаксіальна епідерма сформована полігональними клітинами (іноді трапляються ізодіаметричні клітини), які мають видовжені проекції та звивисті обриси. Клітини епідермальної тканини в усіх досліджених рослин великі (773,3 клітин на 1 мм²). Зовнішні периклінальні стінки випуклі, межі між клітинами нечіткі. Рельєф

поверхні колікулярний. Наявний епікутикулярний віск, представлений дрібними восковими паличками.

Абаксіальна епідерма сформована основними епідермальними клітинами та клітинами продихового апарату. Основні епідермальні клітини полігональні або ізодіаметричні (досить рідко), мають дрібнозвивисті обриси. Зовнішні периклінальні стінки клітин епідерми випуклі та мають папіли (зазвичай одну, розташовану по центру клітини). Епікутикулярний віск добре розвинений і представлений, як і на адаксіальній епідермі, дрібними восковими паличками. Продихи югатопапілоцитного типу (побічні клітини містяться радіально, їх периклінальні стінки за ступенем кутикунізації не відрізняються (або мало відрізняються) від неспеціалізованих клітин епідерми, продихова щілина оточена кутинізованим ребром, у формуванні якого беруть участь усі побічні клітини. Крім того, ребро ускладнене добре вираженими папілами, спрямованими в бік продихової щілини). Продихи не орієнтовані продиховою щілиною вздовж жилок листка, розташовані в зонах між провідними пучками дещо нижче за рівень основних епідермальних клітин. Продихів багато (168,6 на 1 мм²).

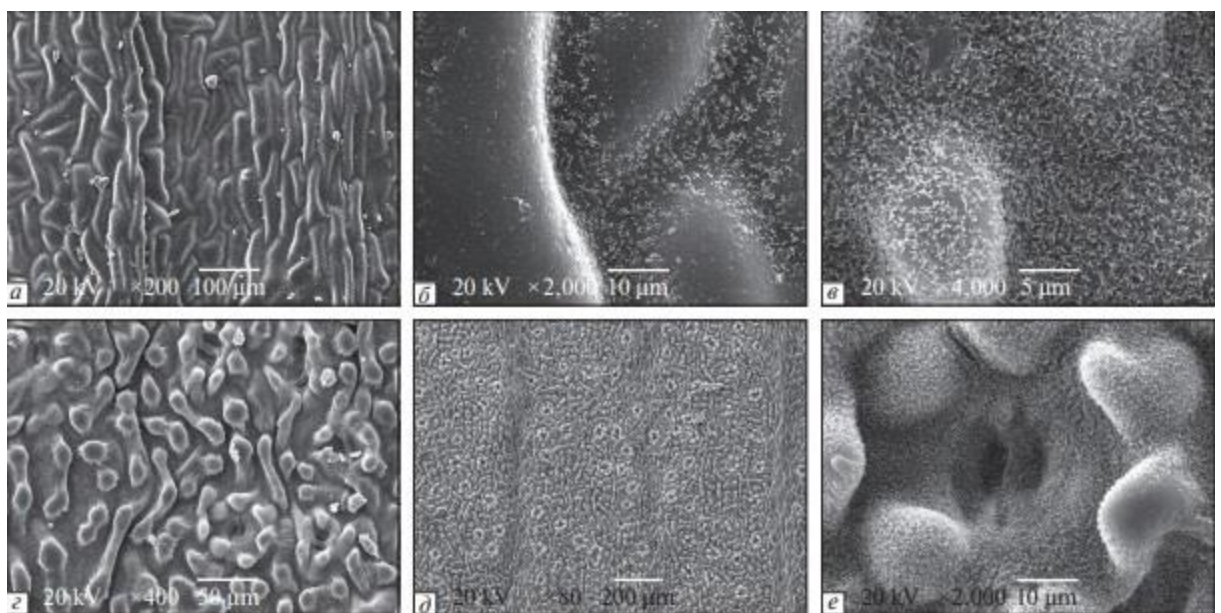
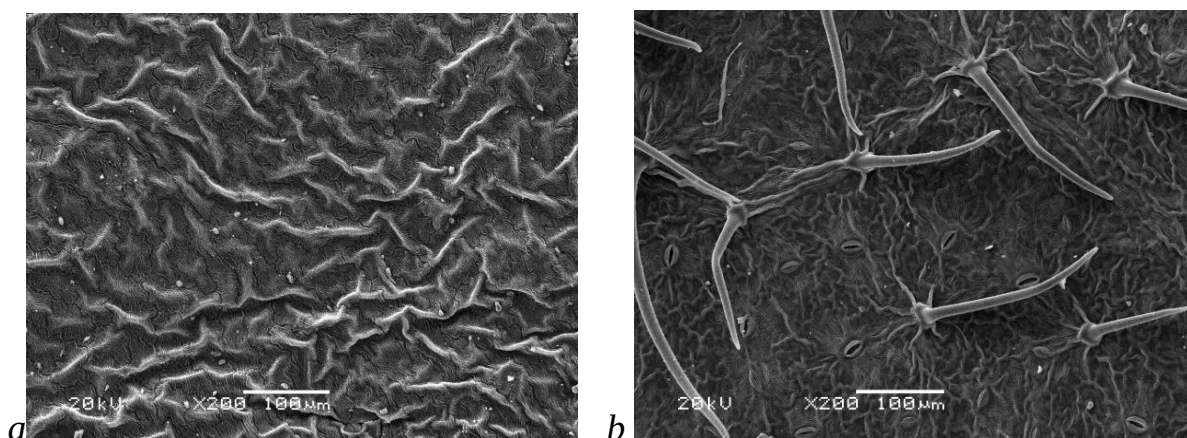


Рис. 2.7. Ультроструктура абаксіальної (а, б) і адаксіальної (в—е) поверхонь листової пластинки рослин *Ginkgo biloba* з Ботанічного саду імені акад. О.В. Фоміна

Ультраструктура поверхні листкової пластинки калини звичайної (*Viburnum opulus* L.) (рис. 2.8). Листок гіпостоматичний. Продихи двох типів: аномоцитні та парацитні (у співвідношенні 11 : 2) добре помітні, не орієнтовані своєю довшою віссю вздовж середньої жилки листка містяться на абаксиальній поверхні, дещо вище рівня основних клітин епідерми. Замикаючі клітини продихів облямовані чітким кутикулярним валиком. Продиховий індекс листка 12,6%. На обох поверхнях листкової пластинки наявні поодинокі одноосьові одноклітинні довгі конічні трихоми. Кутикула складчаста. На поверхні наявний віск, представлений плівкою. Межі клітин добре проглядаються. Основні епідермальні клітини характеризуються звивистими обрисами та витягнутими проєкціями. Антиклінальні епідермальні стінки не потовщені, шов між ними не проглядається. Зовнішні периклінальні стінки переважно випуклі. Рельєф адаксиальної поверхні листкової пластинки остеогребінчастий (Рис. 2.8 *a*).

Абаксиальна поверхня відрізняється від адаксиальної. Рельєф абаксиальної поверхні листкової пластинки гребнеохоплювальний по жилкам та сітчастий між ними (Рис. 2.8 *b*). Антиклінальні стінки основних епідермальних клітин потовщені, містяться вище рівня периклінальної стінки, шов між ними не проглядається. Зовнішні периклінальні стінки плоскі. Кутикула складчаста, добре розвинена. На поверхні наявний епітикулярний віск, представлений плівкою та кристалоїдами (Рис. 2.8 *c, d*).



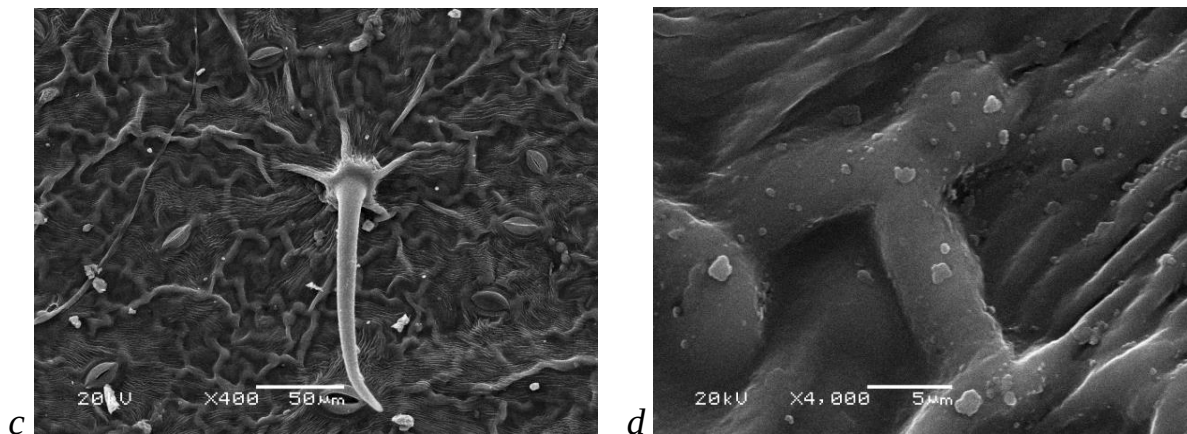


Рис. 2.8. Поверхня листової пластинки *V. orulus*: *a* – адаксиальна поверхня: остеогребінчастий рельєф; *b* – абаксиальна поверхня: гребнеохоплювальний рельєф; *c* – довга конічна трихома (абаксиальна поверхня); *d* – гранули воску (абаксиальна поверхня).

Приклади статистичної обробки даних анатомічної будови вегетативних органів рослин різних таксономічних груп

***Syrenia dolichostylos* з природного місцезростання.** Порівнюючи анатомічну будову листової пластинки у рослин *S. dolichostylos* з природного місцезростання, тобто з Чорноморського біосферного заповідника, та рослин з дослідної ділянки, ми отримали наступні результати. Форма поперечного зрізу листової пластинки у зразків з обох місцезростань близька, а саме V- подібна. Епідермальна тканина в обох випадках представлена дещо горизонтально витягнутими клітинами. Зовнішні стінки верхньої епідерми дуже товсті, їх товщина у рослин із природних місцезростань значно більша порівняно з рослинами, вирощеними на дослідній ділянці ($5,6 \pm 0,23$ мкм та $3,4 \pm 0,14$ мкм) (Табл. 2.6). В парадермальній площині клітини епідерми мають рідко звивисті обриси й витягнуті або округлі проекції. Прості двороздільні волоски наявні на обох епідермах в усіх зразків. Листки у рослин з природного місцезростання, як і у зразків з дослідної ділянки, амфістоматичні, продихи анізоцитні та розташовані на одному рівні з основними епідермальними клітинами. Характер, форма та варіювання розмірів клітин епідерми на поперечному зрізі у тих й

інших рослин близькі: дрібніші, горизонтально витягнуті клітини розташовані вздовж середньої жилки, а більших розмірів із звивистими обрисами та розпластаними проекціями - над мезофілом. В обох випадках у рослин спостерігається мала кількість продихів на одиницю площі листка (Див. табл. 2.6).

Листкові пластинки у рослин з природних умов, на відміну від таких рослин з дослідної ділянки, дуже товсті ($350,91 \pm 6,378$ мкм). Мезофіл в рослин з природних місцезростань, на відміну від культивованих, ізопалісадний.

Таблиця 2.6.

Анатомічні ознаки листків генеративних рослин *S. dolichostylos*

Вид	<i>S. dolichostylos</i>	
	ДБЧЗ	Феофанія
1	2	3
товщина листка	$350,91 \pm 6,378$	$275,63 \pm 17,013$
CV, %	5,7	19,5
коефіцієнт палісадності листка, %	100	61
<i>палісадна паренхіма</i>		
товщина	$218,97 \pm 8,676$	$134,65 \pm 6,670$
CV, %	12,5	16
висота клітин	$36,50 \pm 0,986$	$31,61 \pm 0,969$
CV, %	19	22
ширина клітин	$13,05 \pm 0,479$	$12,96 \pm 0,572$
CV, %	25	31
кількість клітин	$4936,03 \pm 268,982$	$2558,44 \pm 172,711$
CV, %	17	21
ступінь видовженості клітин	2,8	2,4
<i>верхня епідерма</i>		
висота клітин	$27,03 \pm 0,853$	$25,18 \pm 0,946$
CV, %	22	26,5
товщина зовнішніх клітинних стінок	$5,44 \pm 0,199$	$3,47 \pm 0,131$
CV, %	26	26,7
ширина клітин	$30,49 \pm 1,077$	$42,30 \pm 1,563$
CV, %	25	26
довжина продихів	$28,87 \pm 0,354$	$29,32 \pm 0,324$
CV, %	9	8
ширина продихів	$26,79 \pm 0,297$	$26,74 \pm 0,278$
CV, %	8	7
кількість продихів	$83,24 \pm 2,585$	$55,65 \pm 2,324$
CV, %	10	13
кількість клітин	$1622,29 \pm 97,515$	$920,19 \pm 100,936$
CV, %	19	35
продиховий індекс, %	5,1	6
<i>нижня епідерма</i>		
висота клітин	$31,14 \pm 0,982$	$29,10 \pm 1,128$
CV, %	22	27

товщина зовнішніх клітинних стінок CV, %	7,75±0,446 41	4,00±0,201 35,5
ширина клітин CV, %	39,37±1,596 29	42,69±2,137 35
кількість клітин CV, %	893,59±127,064 45	856,36±123,462 45,5
кількість продихів CV, %	108,38±3,732 11	57,12±1,218 7
довжина продихів CV, %	29,18±0,322 8	30,07±0,460 11
ширина продихів CV, %	25,99±0,483 13	27,66±0,370 9
продиховий індекс, %	12,1	7

Примітка: усі виміри подані в мкм.

Його товщина дорівнює $292,74 \pm 4,67$ мкм, за кількістю клітинних шарів він відноситься до помірно шаруватого. Кількість шарів (три) адаксиальної та абаксиальної палісадної паренхіми майже не змінюється від місця зростання рослин, але характер розміщення клітин палісадної тканини змінився. У рослин з природних умов клітини розміщені щільніше, ніж у рослин з дослідної ділянки. Провідна система у листках рослин з природних умов слабо розвинена і гірше, ніж у рослин з дослідної ділянки. Спостерігається невеликий центральний провідний пучок та дрібні бічні пучки. Центральний пучок оточений крупноклітинною безхлорофільною паренхімою з незначним коленхімним потовщенням, яка межує з адаксиальною та абаксиальною палісадною тканинами. Судини ксилеми дрібні, в провідному пучку середньої жилки їх налічується переважно близько 22 (найбільших). Невеликі пучки механічної тканини – склеренхіми, спостерігаються над ксилемою. Бічних провідних пучків налічується лише шість пар. Вони дрібні і мають помітні обкладки з клітин безхлорофільної паренхіми (на відміну від рослин із дослідної ділянки, в яких останні не чіткі), але не мають механічної тканини. Мірозин спостерігається в клітинах безхлорофільної паренхіми.

Отже, листки у *S. dolichostylos* з обох місцезростань, мають V-подібну форму поперечного зрізу, товсту (або дуже товсту) листову пластинку, розсіяне опушення, що складається з двороздільних трихом, анізоцитні продихи, які рівномірно розміщені на обох епідермах та низький продиховий індекс.

Нами проведений однофакторний дисперсійний аналіз кількісних анатомічних ознак у *S. dolichostylos* (Табл. 2.7). Як видно з таблиці, умови зростання рослин достовірно впливають на висоту клітин палісадної паренхіми, зовнішні стінки клітин верхньої та нижньої епідерм, ширину клітин верхньої епідерми та продихів нижньої і кількість продихів обох епідерм, тобто названі ознаки відносяться до числа варіюючих ознак, на значення яких впливають фактори навколишнього середовища. На усі інші досліджувані ознаки достовірного впливу фактору не доведено.

Отже, в результаті дисперсійного аналізу встановлені ознаки, на які достовірно впливають умови навколишнього середовища, і такі, на які вплив досліджуваного фактору не доведений. Виконане дослідження показало, що в цілому листки *S. dolichostylos* характеризується менш мінливою анатомічною структурою, порівняно з такою *H. corymbiforme*.

Ми виконали також кореляційний аналіз досліджуваних ознак. Повна кореляційна матриця наведена в Додатку Д, Табл. Д. 6. Достовірними для даної вибірки ($n=100$) при $p<0,05$, є коефіцієнти $|r|=0,20$, що складають 26% матриці. Поряд із закономірними кореляціями (висота – ширина клітин, довжина ширина продихів), спостерігаються досить цікаві зв'язки, між ознаками клітин верхньої та нижньої епідерм та іншими ознаками. За результатами кореляційного аналізу товщина листків у рослин даного виду значно пов'язана з товщиною палісадної тканини, кількістю її клітин та клітин адаксиальної і абаксиальної епідерм. З представленої кореляційної матриці видно, що кореляція на високому рівні наявна між товщиною листків, товщиною палісадної паренхіми ($r=0,64$), кількістю клітин палісадної тканини ($r=0,65$) та верхньої епідерми ($r=0,63$) і кількістю продихів нижньої епідерми ($r=0,68$). Слід зазначити, що кореляція між товщиною листка та кількістю продихів верхньої епідерми невисока, але статистично достовірна ($r=0,36$). Між названими показниками і ознаками палісадної тканини також спостерігається сильний зв'язок. Так, товщина палісадної паренхіми має сильний кореляційний зв'язок з кількістю клітин, що її складають ($r=0,81$), кількістю клітин верхньої епідерми ($r=0,72$), з кількістю продихів нижньої

($r=0,88$) та верхньої ($r=0,64$) епідерм. Цікавим є те, що кількість клітин палісадної паренхіми достовірно пов'язана з іншими кількісними ознаками (кількість клітин ($r=0,77$) та продихів ($r=0,63$) верхньої епідерми та кількість клітин ($r=0,26$) та продихів ($r=0,85$) нижньої епідерми). Отже, товщина листка, як і товщина палісадної паренхіми та кількість її клітин, в даного виду має кореляційний зв'язок на високому рівні з кількісними ознаками обох епідерм.

Таблиця 2.7

**Загальні результати однофакторного дисперсійного аналізу
анатомічних ознак виду *S. dolichostylus*.**

Джерело варіювання	Ступінь свободи для діючого фактора	Середні квадрати для діючого фактора	Ступінь свободи для похибки	Середні квадрати для похибки	Критерій Фішера (F)	Довірчий рівень (p)
ТЛ	1	5667,814	18	2903,904	1,951791	0,165549
ТП	1	7110,321	18	2291,226	3,103282	0,081253
ВКП	1	596,5562	98	47,79169	12,48243	0,000628
ШКП	1	0,214165	98	13,93775	0,015366	0,901602
ККП	1	5652949,	18	1853591,	3,049727	0,083884
ВКВ	1	84,71693	98	40,59665	2,086796	0,151767
ЗСВ	1	97,46902	98	1,421006	68,59157	0,000000
ШКВ	1	3488,608	98	90,13856	38,70273	0,000000
ДПВ	1	5,041552	98	5,762619	0,874872	0,351909
ШПВ	1	0,066100	98	4,141243	0,015961	0,899723
КПВ	1	2558,835	19	363,5073	7,039295	0,015694
ККВ	1	492955,7	18	211170,9	2,334392	0,129766
ВКН	1	104,3552	98	55,94343	1,865370	0,175133
ЗСН	1	352,2491	98	5,979416	58,91028	0,000000
ШКН	1	275,2785	98	177,8559	1,547762	0,216434
ДПН	1	19,70703	98	7,876081	2,502136	0,116914
ШПН	1	69,96185	98	9,267703	7,548995	0,007147
КПН	1	994,7336	19	109,0174	9,124540	0,007032
ККН	1	6931,481	18	156940,7	0,044166	0,835905

Примітка, тут і далі :

ТЛ – товщина листка; ТП – товщина палісадної тканини; ВКП – висота клітин палісадної тканини; ШКП – ширина клітин палісадної тканини; ККП – кількість клітин палісадної тканини; ВКВ – висота клітин верхньої епідерми; ЗСВ – товщина зовнішніх стінок клітин верхньої епідерми; ШКВ – ширина клітин верхньої епідерми; ДПВ – довжина продихів верхньої епідерми; ШПВ – ширина продихів верхньої епідерми; КПВ – кількість продихів верхньої епідерми; ВКН – висота клітин нижньої епідерми; ЗСН – товщина зовнішніх стінок клітин нижньої епідерми; ШКН – ширина клітин нижньої епідерми; ККН – кількість клітин нижньої епідерми; КПН – кількість продихів нижньої епідерми; ДПН – довжина продихів нижньої епідерми; ШПН – ширина продихів нижньої епідерми

Отже, в *S. dolichostylos* спостерігаються інші, ніж у попереднього модельного виду, кореляційні зв'язки між анатомічними ознаками. На вищому рівні кореляційних зв'язків чітко виділяється плеяда в яку потрапили ознаки епідермальної тканини та мезофілу (ККВ, ККП, КПВ, КПН, ТП і ТЛ), спостерігається висока узгодженість між ознаками мезофілу та епідермальної тканини.

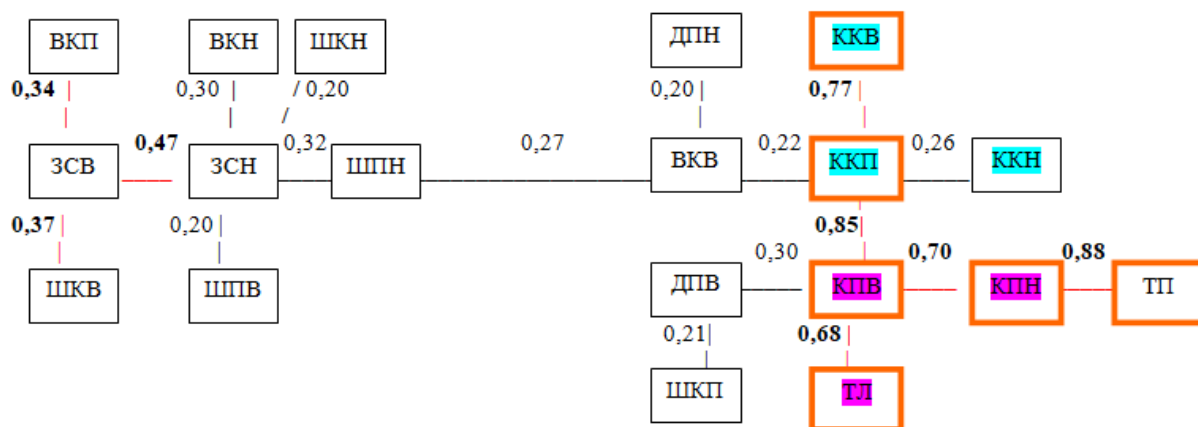


Рис. 2.9. Кореляційна плеяда анатомічних ознак *S. dolichostylos*

Завдання для СРС:

1. Ознайомитись з основними прийоми роботи на мікротом-кріостаті, які описані в інструкції, що додається до приладу.

СПИСОК ПОСИЛАНЬ

1. Barthlott W, Neinhuis C, Cutler D, Ditsch F, Meusel I, Theisen I et al. Classification and terminology of plant epicuticular waxes. *Botanical Journal of the Linnean Society* 1998;126:237–260. doi: <https://dx.doi.org/10.1111/j.1095-8339.1998.tb02529.x>
2. Chakrabarty C, Mukherjee PK. Studies on *Bupleurum* L. (Umbelliferae) in India. II. SEM observations of leaf surfaces. *Feddes Repert* 1986; 97(7-8):489–496.
3. Дремлюга Н.Г., **Футорна О.А.** Дремлюга Н.Г. Структура поверхні листків видів секції *Medium* D.C. роду *Campanula* L. флори України / Н.Г. Дремлюга, О.А. Футорна // Чорноморський ботан. журн. – 2012. – 8, № 3. – С. 284-302.
4. Дремлюга Н.Г., **Футорна О.А.** Дремлюга Н.Г. Особливості ультраструктури поверхні листків видів роду *Campanula* L. Флори України / Н.Г. Дремлюга, О.А. Футорна // Укр. ботан. журн. – 2012. – 69, № 5. – С. 686 – 700.
5. Щербатюк М. М., Бриков В. О., Мартин Г. Г. Підготовка зразків рослинних тканин для електронної мікроскопії (теоретичні та практичні аспекти): метод. посіб. / М. М. Щербатюк, В. О. Бриков, Г. Г. Мартин. – Київ. : Талком, 2015. – 62 с.
6. Ільїнська А.П., Футорна О.А., Дяченко І.І., Федерончук Н.С. Методика виготовлення анатомічних препаратів на мікротом-кріостаті. *Укр. ботан. журн.* – 2001, №2. – С.256-260
7. Futorny, D.D., Badanina, V.A. Variability of anatomical features in plants *Syreniadolichostylos* Klokov in the process of ontomorphogenesis // *Journal of Automation and Information Sciences.* – 2019. – 51 (6). – P. 51-60. DOI: 10.1615/JAutomatInfScien.v51.i6.50
8. Футорна О.А., Баданіна В.А., Ольшанський І.Г., Тищенко О.В. Ультраструктура поверхні листків *Ginkgo biloba* L. в умовах спеки (на прикладі м. Києва) // *Інтродукція рослин.* – 2019. – 4. – С. 51 – 59. <https://doi.org/10.5281/zenodo.3566616>
9. Футорна О.А., Ольшанський І.Г. Мікроморфологічна характеристика галофіта *Juncus gerardii* subsp. *gerardii* (Juncaceae). *Сучасна Фітоморфологія: матеріали 2-ї міжнародної наукової конференції з морфології рослин (Львів, 14-16 травня 2013 р.). - Львів, 2013. Т.4. - с. 341 - 348.*

Навчальне видання

**Футорна Оксана Андріївна
Баданіна Владислава Анатоліївна**

**Вибрані розділи ботаніки:
теоретичні та практичні аспекти анатомії рослин**

Навчальний посібник