

Министерство образования Республики Беларусь

Учреждение образования
«Гомельский государственный университет
имени Франциска Скорины»

Н. М. ДАЙНЕКО, С. В. ЖАДЬКО

**БОТАНИКА:
АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ
РАСТЕНИЙ**

Методические рекомендации по выполнению
управляемой самостоятельной работы студентов
биологического факультета
специальности 1-31 01 01 02 «Биология
(научно-педагогическая деятельность)»

Чернигов
2016

УДК 581.8+581.4+582 (075.4)

ББК 28.56я73+28.59я73

Д 148

Авторы-составители:

С. В. Жадько, Ю. М. Бачура, Н. М. Дайнеко

Рецензенты:

кандидат биологических наук Н.Г. Галиновский;
кандидат сельскохозяйственных наук А. Н. Никитин

Рекомендовано к изданию научно-методическим советом
учреждения образования «Гомельский государственный
университет имени Франциска Скорины»

Н. М. Дайнеко, С.В. Жадько

Д 148 Ботаника : Анатомия и морфология растений : Методические
рекомендации по выполнению управляемой самостоятельной работы
студентов биологического факультета специальности 1-31 01 01 02
«Биология (научно-педагогическая деятельность)» / Н. М. Дайнеко,
С. В. Жадько; М-во образования РБ, Гомельский гос. ун-т им.
Ф. Скорины. – Чернигов: Десна Полиграф, 2016. – 36 с.

Целью выполнения управляемой самостоятельной работы студентов
является закрепление и углубление теоретических знаний в области
ботанических дисциплин, развитие навыков самостоятельной творческой
работы.

Материалы по управляемой самостоятельной работе адресованы
студентам 2 курса дневной формы обучения и 3 курса заочной формы
обучения специальности 1-31 01 01 02 «Биология (научно-педагогическая
деятельность)»

УДК 581.8+581.4+582 (075.4)

ББК 28.56я73+28.59я73

© Дайнеко Н. М., Жадько С. В., 2016

© УО «Гомельский государственный
университет им. Ф. Скорины», 2016

Содержание

Введение	4
1 Возникновение листостебельной организации высших растений	5
1.1 История открытия ископаемых растений: ветвление, эволюция типов ветвления, образование листьев	5
1.2 Развитие надземной части растения.....	8
1.3 Эволюция ветвления и нарастания.....	10
1.4 Эволюция стелы.....	12
1.5 Развитие подземной части растения.....	16
2 Общие закономерности строения вегетативных органов.....	18
2.1 Понятие о метаморфозе, аналогичных и гомологичных органах.....	20
2.2 Анатомо-морфологические особенности корнеплодов...	21
2.3 Проявления свойств полярности, симметрия, конвергенция, корреляция, редукция, абортирование	28
Литература.....	32

Введение

Для студентов всех форм обучения важным средством обучения является систематическая самостоятельная работа во внеурочное время. Поэтому наряду с лекциями и лабораторными занятиями обязательным элементом учебного процесса является управляемая самостоятельная работа студентов и ее защита. Это одна из форм активизации самостоятельной работы студентов, ее выполнение требует от студента самостоятельного изучения научной и учебной литературы, периодических изданий.

Данные материалы включают информацию для подготовки по темам: «Возникновение листостебельной организации высших растений» и «Общие закономерности строения вегетативных органов».

Цель выполнения управляемой самостоятельной работы:

- закрепление и углубление теоретических знаний в области ботанических дисциплин;
- формирование умений пользоваться учебной и научной литературой, периодическими изданиями по ботаническим дисциплинам;
- развитие навыков самостоятельной творческой работы по приложению теории к решению практических задач.

При подготовке практического руководства также использована информация, изложенная в пособиях и учебниках белорусских и российских ученых: Г. А. Бавтуто, М. В. Ерёмкина, И. И. Андреевой, Л. С. Родман, Г. П. Яковлева, В. А. Челомбитько, И. И. Лотовой, Н. П. Власовой, М. Д. Лисова, Т. А. Сауткиной, В. Д. Поликсеновой, В. Г. Хржановского, С. Ф. Пономаренко, Л. С. Пашкевич, Г. Я. Климчика [1-12].

Руководство адресовано студентам специальности для студентов специальности 1-31 01 01 02 Биология (научно-педагогическая деятельность), может быть полезно для учителей биологии и студентов специализации «Ботаника».

1 Возникновение листостебельной организации высших растений

Все отделы растений можно выстроить в ряд по уровню их филогенетической продвинутости. В начале его будут ныне вымершие риниофиты, в конце – процветающие цветковые. При этом окажется, что у растений из первой половины ряда некоторые фазы развития тесно связаны с водой. Она необходима для активного передвижения мужских половых клеток. Да и их гаметофиты, представляющие собой самостоятельные организмы, зачастую нуждаются в значительной влажности. Одна из тенденций эволюции растений – снижение отмеченной зависимости.

1.1 История открытия ископаемых растений: ветвление, эволюция типов ветвления, образование листьев

Перечисленные выше факты дали основание для предположения, согласно которому предки растений жили в воде. На эту роль подходят водоросли, которые, как и растения, относятся к автотрофным организмам, а основной средой их обитания является вода. Им, правда, в отличие от растений, в целом не свойственна дифференциация на органы и ткани, что связывают прежде всего с однородностью водной среды. Наличие же гетерогенности среды, в первую очередь по освещённости, а также крупные размеры тела, когда различные клетки организма оказываются в разных условиях, вполне могут оказаться факторами, способствующими дифференциации. Во всяком случае, среди бурых водорослей встречаются виды, напоминающие своим обликом олиственные побеги. У некоторых из них отмечена определённая тканевая дифференциация, при которой выделяются покровная, ассимиляционная, запасающая и проводящая пластические вещества ткани. Крайне высокий уровень развития последней демонстрирует *Macrocystis pyrifera*, имеющая структуры, сходные с члениками ситовидных трубок со специализированными ситовидными полями. Транспорт по ним осуществляется со скоростью около 60 см/ч.

Вопрос состоит в том, от какой группы водорослей могли произойти растения. По совокупности признаков, в частности

составу фотосинтетических пигментов, запасным углеводам, особенностям цитокинеза и др. больше всего совпадений с растениями демонстрируют зеленые водоросли.

И тем и другим свойственны хлорофиллы а и Ь, а также каротиноиды, запасным углеводом является отложенный в пластидах крахмал. При делении клеток водорослей их плазматические мембраны обычно перешнуровываются, но у представителей некоторых родов зеленых водорослей имеет место фрагмопластный тип цитокинеза, т.е. при участии фрагмопласта происходит центробежное образование срединной пластинки. У части видов водорослей обнаружен спорополленин – высокомолекулярное вещество, отличающееся стойкостью и содержащееся в оболочках спор растений; сходная с растениями организация микрофибрилл целлюлозы в стенках клеток и др. В пользу рассматриваемой связи свидетельствуют и результаты молекулярных исследований.

Наиболее же близки к высшим растениям харовые и колеохетовые водоросли, с которыми они, скорее всего, имели общих предков.

Временем возникновения растений считается силур. Во всяком случае, именно к отложениям этого периода относятся их первые находки. В девоне растения достигли значительного разнообразия. Существуют разные сценарии их появления на суше. По мнению ряда авторов, они происходят непосредственно от морских водорослей. Обращается внимание на то, что одни ныне живущие водоросли постоянно находятся в толще воды, другие занимают приливо-отливную полосу, третьи довольствуются брызгами прибоя, четвертые живут на суше. Предполагается, что в такой последовательности, шаг за шагом, происходил выход на сушу предков растений.

Другие исследователи считают, что предковые формы заселяли мелководья, проникали вдоль рек вглубь материков, расселялись по берегам рек и озёр и дальше на сушу. Полагают, что первоначально их эволюция происходила на мелководьях пресных водоёмов с сезонными колебаниями уровня воды. Отмечается также, что ей могли способствовать крупные горообразовательные процессы. Их следствием стало обмеление многих морей, появление суши на месте неглубоких водоемов. По этой причине водоросли, среди которых были и предковые для высших растений формы, раньше

пребывавшие вне воды только некоторое время, в период обмеления оказались на суше. Такая ситуация не только привела к их массовой гибели, но и стимулировала отбор признаков, обеспечивших им жизнь на суше.

Древнейшие растения (риниевые) имели осевую организацию. Их надземные части достигали в высоту у разных видов от 5-10 до 40-45 см и состояли из верхушечно (дихотомически) разветвлённых осей. Концевые оси этой системы названы телом (от греч. телос – конец, окончание), участки между разветвлениями – мезомами. Часть теломов заканчивалась спорангиями – фертильные теломы. Остальные были лишены их – стерильные теломы. Стелившиеся по поверхности земли и погружавшиеся в нее оси, несущие ризоиды – волосковидные и нитевидные образования, поглощающие почвенную воду, получили название ризоидов (рисунок 1). Телом рассматривается в качестве основного органа надземной части риниевых. Нередко под ним понимают оси любого порядка ветвления. В этом случае термин «мезом» не используется.

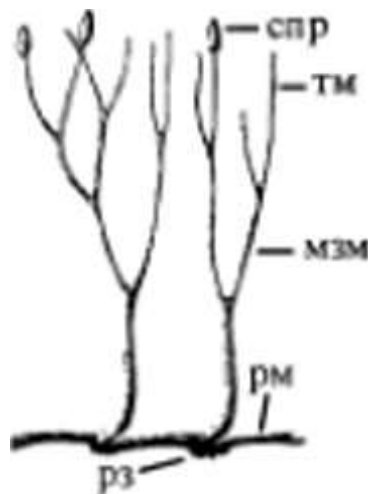


Рисунок 1 - Реконструкция внешнего облика ринии.
спр – спорангий, тм – телом, мзм – мезом, рм – ризоид, рз - ризоид.

Надземные части растений были покрыты эпидермой, обладавшей хорошо развитой кутикулой. Помимо основных клеток в ее состав входили устьица. Под покровной тканью располагались клетки хлоренхимы, а центральную часть осей занимали проводящие ткани. Ксилема была сложена трахеидами. Ее окружала флоэма, о проводящих элементах которой известно мало.

Вполне вероятно, что в ней еще не было специализированных ситовидных клеток.

Таким образом, первые наземные растения обладали набором приспособлений, обеспечивающих жизнь в двух средах: почвенной и воздушной. Ризоиды закрепляли растения в почве и с помощью ризоидов поглощали из нее воду и растворенные в ней минеральные вещества. Обнаружение в ризоидах риниевых грибов-микоризообразователей свидетельствует о том, что, по крайней мере, части этих растений было свойственно питание с их участием. Последнее играет чрезвычайно важную роль в условиях слабого развития почвы. Примечательно, что такой симбиоз типичен для ныне живущих растений-пионеров, заселяющих вновь образующиеся субстраты. Поступление поглощённых почвенных растворов в надземные части растения происходило по специализированным водопроводящим элементам. Эпидерма обеспечивала защиту этих частей от высыхания, поддерживала водность их тканей, регулировала процессы транспирации и газообмена. Поскольку плотность воздуха значительно ниже плотности воды, трахеиды выполняли, благодаря характерным для этих элементов структурным особенностям, опорную функцию.

1.2 Развитие надземной части растения

У первых растений, как отмечалось выше, функцию фотосинтеза выполняла хлоренхима, расположенная в коровой части теломов и мезомов. От количества продуктов ассимиляции напрямую зависели темпы их роста и размеры, что позволяло избегать затенения соседними растениями, а также количество производимых спор и в значительной степени успешность в конкурентной борьбе.

Считается, что первая попытка разрешения данной проблемы состояла в появлении микрофиллов (энациев, филлоидов) – поверхностных выростов осей (рисунок 2). Это событие знаменовало возникновение микрофилльной линии эволюции. Подобные образования в виде шипиков и шиловидных выростов встречались уже у ряда силурских и девонских растений. Полагают, что первоначально энации не были снабжены проводящими тканями (рисунок 2 б). Однако по мере специализации

вегетативного тела формировались ответвления от центрального тяжа ксилемы и флоэмы, которые сначала обрывались в основании листьев, а затем стали их неотъемлемой частью (рисунок 2 в, г). Отбор поддерживал данное направление преобразований, поскольку проводящие ткани способствовали водообеспечению клеток энациев и оттоку от них ассимилятов. Специфической чертой энациев является то, что их листовые следы причленяются к центральному тяжу проводящих тканей без образования листовых щелей (листового прорыва).

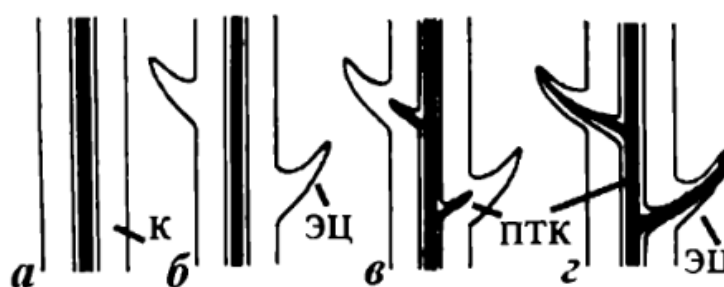


Рисунок 2 – Происхождение и эволюция энациев.
к- кора, эц – энации, п тк – проводящие ткани

Второй путь преобразований, так называемая макрофилльная линия эволюции, привёл к появлению теломных листьев (макрофиллов, мегафиллов). Ему предшествовало перевершинивание теломов. Каждый раз один из возникающих при верхушечном ветвлении теломов получал более мощное развитие по сравнению с другим. Результатом этого стало образование морфологически выраженной лидирующей оси, на которой располагались более слабые верхушечно разветвленные «боковые» теломы (рисунок 3, а). Считается, что теломные листья возникли из таких боковых групп теломов в результате расположения теломов каждой из них в одной плоскости, их последующего уплощения и срастания (рисунок 3, б-д).

Теломными листьями обладают хвощевидные, папоротниковидные, голосеменные и цветковые растения.

Согласно другой версии, вслед за перевершиниванием в эволюции могло происходить срастание с лидирующей осью оснований верхушечно разветвлённых боковых групп теломов с образованием сложной оси – синтелома, покрытого мелкими листьями, представляющими собой свободные верхушки сросшихся теломов.

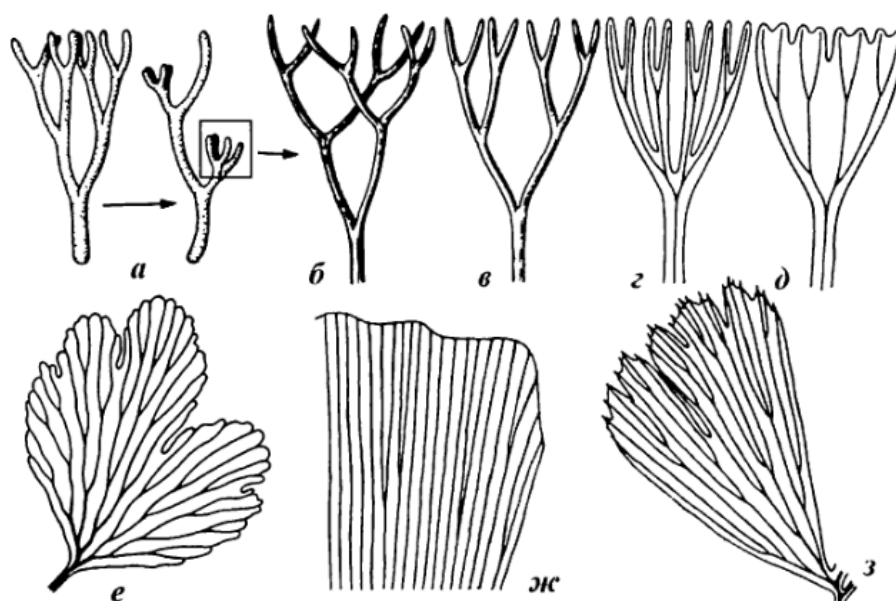


Рисунок 3 - Происхождение теломного листа (макрофилла). а – перевершинивание теломов; б – ветвящиеся в разных плоскостях теломы; в – расположенные в одной плоскости теломы; г – уплощенные теломы; д – сросшиеся теломы; е-з – открытое дихотомическое жилкование листьев папоротника адиантум (е), голосеменного гинкго (ж) и двудольного кингдония одноцветковая (з).

Примечательно, что у несеманных растений заложение энационных и теломных листьев происходит в апексе с единственной апикальной инициальной сходным образом. Впрочем, нельзя исключать и возможность происхождения энациев в различных группах растений разными путями.

1.3 Эволюция ветвления и нарастания

Исходным у растений, как уже отмечалось, было верхушечное (дихотомическое) ветвление (рисунок 4, а-в). Каждый телом завершался у представителей Rhyniophyta апикальной меристемой. Новые теломы возникали в результате её деления. Такое ветвление характерно также для псилотовых, плауновидных, вероятно, ряда папоротников. В то же время верхушечное ветвление не свойственно имеющим одну апикальную инициаль хвощевидным.

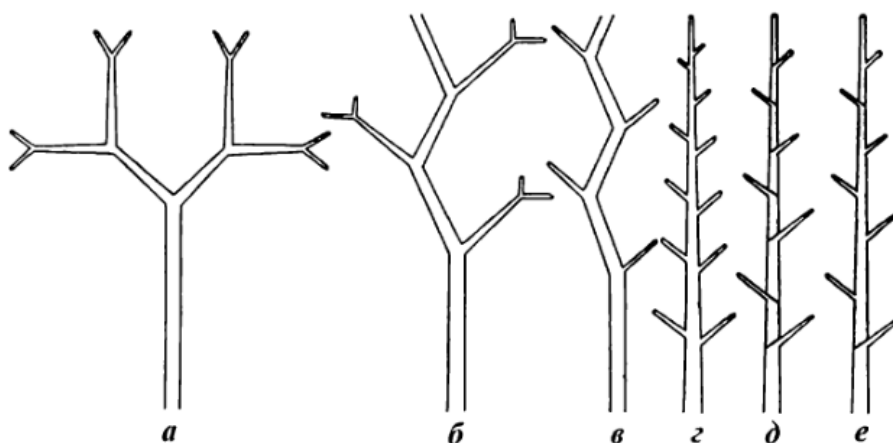


Рисунок 4 - Типы ветвления и нарастания.

а-в – верхушечное ветвление: а – изо- и б, в – анизодихоподиальное нарастание; г-е – боковое ветвление: г – моно- и д, е – симподиальное нарастание.

Нарастание, осуществляемое парой осей, возникших в результате верхушечного ветвления, называется дихоподиальным. Возможны два его варианта. Если дочерние оси равноценны, нарастание изодихоподиальное (рисунок 4, а), не равноценны – анизодихоподиальное (рисунок 4б, в). Первый вариант встречается, например, у псилода и баранца, второй – у плауна булавовидного, селлагинеллы и др. Исходным, вероятно, было изодихоподиальное или близкое к нему нарастание.

Следующим шагом в эволюции было появление бокового ветвления, при котором дочерние боковые оси возникают под верхушкой материнской оси, а её апикальная меристема продолжает функционировать. Очень часто боковые почки, являющиеся зачатками боковых побегов, развиваются в пазухах листьев – пазушные почки. Такие растения получили название геммаксилярных. К ним относятся покрытосеменные, хвойные, оболочкосеменные, гинкговые. Почки формируются в пазухах листьев разного возраста. Время их заложения зависит как от видовой принадлежности растений, так и от фазы их онтогенеза.

Значение бокового ветвления многообразно. Оно не препятствует росту материнской оси, поскольку осуществляется без остановки деятельности апикальной меристемы; обеспечивает накопление у растения почек, часть из которых не трогается в рост, а остаётся в резерве на случай повреждений побегов или их

листьев; увеличивает интенсивность ветвления и создаёт основу для структурно-функциональной дифференциации побегов; приводит к формированию кроны за счет ветвей и многочисленных олиственных побегов, а не ограниченного числа крупных листьев, что свойственно семенным растениям, не обладающим пазушными почками; стимулирует работу камбия и, соответственно, быстрое утолщение ствола и ветвей благодаря активизации ростовых процессов в кроне и др. Результатом всего этого является повышенная пластичность геммаксилярных растений, проявляющаяся в многообразии жизненных форм; их широкое географическое распространение.

При боковом ветвлении возможно два способа нарастания: моноподиальное и симподиальное (рисунок 4). Моноподиальное нарастание осуществляется благодаря деятельности одной и той же апикальной меристемы. Соответственно моноподий – ось, образующаяся в результате деятельности единственной верхушечной меристемы. В разветвленной моноподиальной системе каждая ось представляет собой моноподий.

При симподиальном нарастании происходит смена апикальной меристемы. Симподий – ось, образующаяся в результате деятельности нескольких, нередко многих, апикальных меристем, которые сменяют друг друга в процессе формирования оси. При прекращении функционирования апикальной меристемы активизируется рост боковых побегов. Один из них растёт быстрее других, причём в направлении роста главной оси. Такой, взявший на себя лидерство побег получил название побега замещения - в результате происходит перевершинивание главной оси. Остальные боковые побеги в большей или меньшей степени отстают в своём развитии от побега замещения. Причины перевершинивания разнообразны. Оно происходит при переходе апикальной меристемы побега к формированию репродуктивных органов, израстании его верхушки в колючку или ее отмирании.

1.4 Эволюция стелы

На ранних этапах изучения анатомического строения стебля каждый его проводящий «пучок» рассматривался в качестве самостоятельной структурной единицы. Поскольку строение

«пучков», их количество и распределение в стебле растений очень разнообразно, такой взгляд не позволяет судить об организации и преобразованиях в процессе эволюции всего проводящего комплекса стебля. Данную проблему разрешила предложенная в 80-х годах XIX века. Ф.Ван-Тигемом и А.Дулио стелярная теория, согласно которой первичная проводящая система стебля представляет собой единое целое.

Стела (от греч. стеле – столб, колонна), или центральный цилиндр, – комплекс тканей, лежащих конутри от первичной коры.

Понятие «стела» позволяет судить о преобразованиях в процессе эволюции всей проводящей системы стебля. Наиболее архаичный вариант стелы – гаплостела (от греч. гаплос – простой) – свойственен риниевым. Гаплостела представляет собой сплошной тяж ксилемы, окружённый флоэмой (рисунок 5, а). Ксилема относится к центрархному типу: в процессе дифференциации из тяжа прокамбия протоксилема закладывалась в его центре, метаксилема – вокруг неё. По мнению ряда исследователей в такой организации стелы находят отражение черты строения водорослеподобных предков.

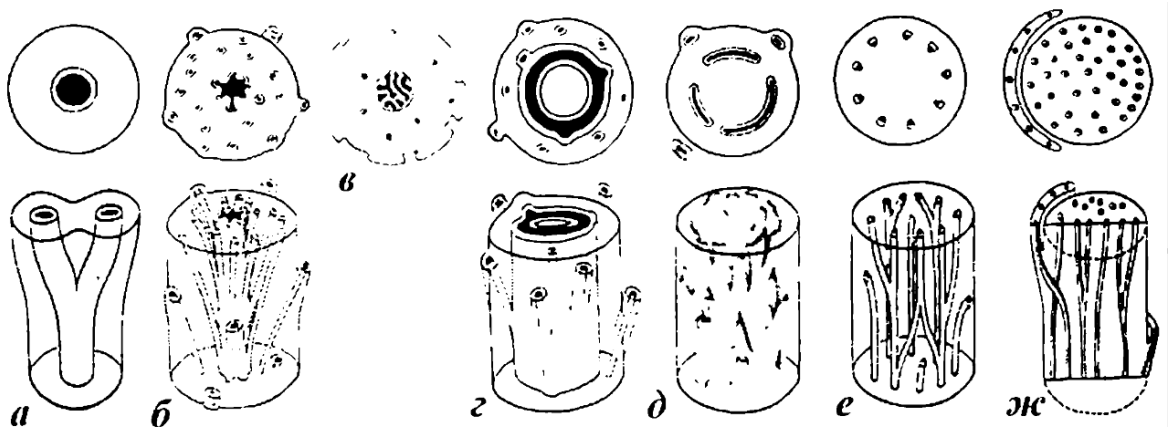


Рисунок 5 – Типы стел.

Верхний ряд – схемы поперечных срезов стебля; нижний - объёмные реконструкции стебля, а – гаплостела, б – актиностела, в – плектостела, г – сифностела, д – диктиостела, е – эвстела, ж – атактостела.

В актиностеле (от греч. актис – луч) её ксилема имеет на поперечном срезе очертания звезды. Вокруг неё и между лучами располагается флоэма (рисунок 5, б). Такой тип стелы характерен, в

частности, для псилота. Ксилема здесь относится к экзархному типу: первые её элементы (протоксилема) закладываются на концах лучей, а последующие – ближе к центру (центростремительная дифференциация). Ксилема сложена трахеидами и расположенными в её центральной части волокнистыми трахеидами, флоэма – ситовидными клетками и лубяной паренхимой.

Отмеченная тенденция к увеличению поверхности в еще большей мере выражена у пришедшей в эволюции на смену актиностеле плектостелы (от греч. плектос – сплетённый). Ксилема здесь также экзархного типа. На поперечном срезе она разделена на отдельные, местами соединяющиеся друг с другом лопасти (рисунок 5, в). Между ними и по периферии стелы располагается флоэма. Возникновение плектостелы легко представить, если рассечь многолучевую актиностелу на отдельные лопасти. Ксилема сложена трахеидами, флоэма – ситовидными клетками и лубяной паренхимой.

Общим для рассмотренных типов стел является отсутствие сердцевины, на основе чего их объединяют в группу протостел (от греч. протос – первый).

Наряду с листьями, ключевое влияние на организацию стелы оказывает строение апикальной меристемы. Об этом свидетельствует закономерное изменение стелы у развивающихся спорофитов целого ряда папоротников – щитовника игольчатого, кочедыжника женского, орляка обыкновенного и др. Первоначально в их оси формируется протостела. На смену протостеле приходит сифностела (от греч. сифон – трубка), или трубчатая стела, в которой есть сердцевина, а флоэма и ксилема имеют вид вложенных одна в другую трубок.

В узлах всех последующих, более крупных, листьев сифностела сменяется диктиостелой (от греч. диктион – сеть) – сетчатой стелой, имеющей вид рассечённого во многих местах наподобие трёхмерной сетки цилиндра проводящих.

В состав водопроводящей ткани входят трахеиды и клетки древесинной паренхимы, в состав флоэмы – ситовидные клетки и лубяная паренхима.

Следующий этап в эволюции стелы демонстрируют семенные растения. Молодой спорофит развивается у них сначала в семени. Благодаря защите и наличию запасных питательных веществ уже у

зародыша формируется многоклеточная апикальная меристема. Это иная и более экономичная по сравнению с предыдущими типами стела: возникают только пучки листовых следов. Двудольным и голосеменным растениям свойственна эвстела (от греч. зу – истинный, хороший), в которой пучки располагаются в один круг.

У однодольных растений в связи с особенностями заложения листьев и строением их следов проводящие пучки располагаются более, чем в один круг, часто – по всей плоскости среза. Это атактостела (от греч. атактос – беспорядочный). Некоторые виды с таким типом строения стелы способны к особой форме вторичного роста.

Таким образом, в эволюции растений происходило закономерное изменение стелы, которое было тесно связано с преобразованием их вегетативного тела. К числу организменных факторов, сыгравших важную роль в эволюции стелы, относят, во-первых, появление листьев – сначала энациев, затем теломных листьев. Энации повлияли на возникновение актино- и плектостелы, теломные листья – диктио-, эв- и атактостелы. При этом в эволюции возрастала роль листа. На первых этапах решающая роль в дифференциации прокамбия принадлежала оси. Он возникал выше зачатков листьев. Последние влияли на дифференциацию из него проводящих элементов. Позднее сам прокамбий возникал под влиянием листьев. Во-вторых, увеличение объёма апикальной меристемы и количества производимых ею клеток обеспечило возможность большего числа клеточных дифференцировок, в частности появление сердцевин.

В процессе эволюции менялись конструктивные особенности стелы, происходило её насыщение живыми паренхимными клетками, увеличивалась поверхность соприкосновения мёртвых трахеальных элементов и живых клеток. Последнее достигалось благодаря увеличению площади поверхности ксилемы в результате образования лучевых выступов (актиностела) и ее рассечения на лопасти (плектостела), возникновения древесинной паренхимы (сифностела, диктиостела, эвстела, атактостела), контакта ксилемной части проводящих пучков с клетками сердцевин и межпучковой паренхимы (эвстела, атактостела). Паренхиматизация стелы в целом и ее проводящих тканей в частности способствовали более эффективной работе транспортных систем, отложению и мобилизации запасных веществ.

Эволюция стелы сопровождалась преобразованием её структурных элементов. Водопроводящая система ряда древнейших наземных растений была сложена вытянутыми клетками, одревесневшие оболочки которых не имели свойственных типичным трахеидам неравномерных утолщений и несли на внутренней поверхности многочисленные узкие углубления. Обычно их сравнивают с водопроводящими элементами части мхов – гидроидами – вытянутыми и более или менее скошенными на концах мертвыми клетками, имеющими тонкие или слегка утолщенные целлюлозные стенки, лишённые пор.

Появившиеся трахеиды эволюционировали в двух направлениях. В одном из них происходило изменение структуры оболочек трахеид: от кольчатого и спирального типов у риниевых до точечного у многих голосеменных; образование сосудов, типичных для цветковых растений. Эволюция в ином направлении привела к возникновению механических элементов: волокнистых трахеид и древесинных волокон. При этом специализированные формы волокон свойственны растениям с наиболее специализированными трахеальными элементами.

Эволюционировали и элементы флоэмы. Первоначально возникли ситовидные клетки. Позднее появились функционально связанные с ними альбуминовые клетки (клетки Страсбургера). Цветковые растения уже обладают ситовидными трубками и клетками-спутниками.

1.5 Развитие подземной части растения

Согласно наиболее распространенной точке зрения корни возникли из углублявшихся в почву ризоидов. В ходе эволюционных преобразований функцию поглощения водных растворов брали на себя покрытые живыми и наиболее тонкостенными клетками их окончания. Дальнейшая специализация была связана с увеличением числа таких окончаний благодаря интенсификации ветвления. Последнему способствовал переход от верхушечного к боковому ветвлению. В настоящее время верхушечное ветвление свойственно корням плауновидных.

Кроме того, в зонах всасывания происходило увеличение поверхности клеток, завершившееся образованием корневых волосков. Наконец, необходимость в освоении новых участков почвы поддерживала активность апикальных меристем корней. Это обеспечивало обновление клеток в зоне всасывания и привело к возникновению корневого чехлика, защищающего перемещающийся в почве апекс корня.

Но другой версии корень возник не в результате преобразования ризомоидов, а как новообразование. Её сторонники объясняют появление нового органа тем, что у древних растений, живших в условиях суши, со временем совершенствовалась барьерная функция наружных стенок эпидермальных клеток, в частности их кутикулы. Это мешало поглощению ризомоидами почвенных растворов. Возникшее затруднение было преодолено благодаря появлению у растений эндогенно закладывающихся и поэтому лишенных кутикулы выростов тела – корней.

Из ныне живущих сосудистых растений корни отсутствуют, не считая случаев вторичного упрощения, у псилоотовидных – небольшой группы споровых растений, ведущих наземный и эпифигный образ жизни в тропических и субтропических областях. Их подземные органы представляют собой нередко называемые ризомоидами оси, которые достигают в длину 1 м и более и несут многочисленные ризоиды.

2 Общие закономерности строения вегетативных органов

В настоящее время чаще всего говорят о наличии у ныне живущих растений двух вегетативных органов: побега и корня.

Самостоятельность корня как органа подтверждается следующим. Во-первых, он формируется в результате деятельности собственной апикальной меристемы. При этом не известны случаи её трансформации в апикальную меристему побега и наоборот. Во-вторых, существует анатомическая граница между главным корнем и первичным побегом. В третьих, корни отличаются от побегов своим строением и выполняемыми функциями.

В пользу придания побегу статуса отдельного органа приводятся следующие доводы. Во-первых, листья и стебель эволюционировали как единое целое. Строение стелы менялось в связи с появлением у растений энационных, а затем теломных листьев. Во-вторых, листья и стебель возникают в ходе морфогенеза побега из единой апикальной меристемы. В третьих, тканевая дифференциация в стебле развивающегося побега происходит под влиянием закладывающихся и растущих листьев.

Побег семенных растений – сложный орган, который формируется в результате деятельности апикальной меристемы и состоит из стебля и закономерно расположенных на нем листьев и почек. Он имеет метамерную организацию, т.е. сложен расположенными вдоль его продольной оси более или менее сходными по строению частями, метамерами. Метамер (от греч. мета – между, после, через и мерис – часть, доля) побега – его участок, включающий в себя в типичном случае узел с листом (листьями), пазушной почкой (почками) и нижележащее междоузлие.

Структурное разнообразие побегов, сложившееся в процессе адаптивной эволюции растений, очень велико. Существующие их классификации опираются на такие признаки, как величина побега и его частей, наличие генеративных органов, характер развития, продолжительность жизни, положение в пространстве и др. Остановимся на нескольких примерах.

У растений выделяются различающиеся по величине побеги: удлиненные (ауксипасты, от греч. ауксано – расту, бласте – росток) и укороченные (брахибласты, греч. брахис – короткий).

Междоузлия укороченных побегов могут быть настолько сильно редуцированы, что их листья собраны в розетку – розеточные побеги.

По наличию генеративных органов и степени специализации можно выделить следующие типы побегов: вегетативные, генеративные – побеги полностью отмирающие после плодоношения: крайне специализированные, не имеющие фотосинтезирующих листьев, и специализированные, имеющие такие листья; генеративно-ростовые – побеги, у которых отмирает генеративная часть, а оставшаяся становится многолетней и из её почек развиваются новые побеги.

Роль резервных на случай каких-либо повреждений берут на себя так называемые скрытые побеги – долго живущие спящие почки и продукты их ветвления. В отличие от почек регулярного возобновления, такие почки не развиваются в течение длительного времени в полноценные вегетативные или генеративные побеги. Спящие почки формируют новые зачатки листьев, нарастая ежегодно примерно на толщину годичного кольца древесины материнского побега. Если в пазухах их чешуй происходит заложение почек, которые также трогаются в рост, то происходит ветвление спящей почки.

Пластичность побега как целостного образования также говорит в пользу представлений о нём как о самостоятельном органе. Тем не менее, лист и стебель по-прежнему нередко рассматриваются в качестве отдельных органов растения. Для того, чтобы понять, почему так происходит, обратимся к определению органа. Нередко под органом понимают анатомически обособленную (в другой трактовке – более или менее обособленную) часть организма, имеющую определенную форму, строение, положение и выполняющую специфическую функцию. Или, орган – часть тела известной формы с определённым строением и функцией, содержащая несколько тканей, одна из которых играет главенствующую роль. Если посмотреть с позиций приведённых определений на лист и стебель, то они отличаются по положению и в типичном случае по форме. Каждый из них включает в свой состав несколько тканей, имеет определённое, отличное от другого, строение и главенствующие ткани, специализированные на выполнение различных функций. Так, стебель закладывается в пазухе листа, имеет осевое строение,

выполняет главным образом опорную (механическую) и проводящую функции. В свою очередь, лист имеет плоскую форму, располагается на стебле и выполняет функции фотосинтеза, транспирации и газообмена. Всё это указывает на наличие оснований называть лист и стебель самостоятельными органами.

Корень и побег – это основные органы вегетативного тела растения. Их выделение отражает основополагающие принципы структурно-функциональной организации растения; его полярность и симметрию, на основе которых осуществляется ориентация в пространстве и эффективное использование ресурсов среды; освоение им двух сред – почвенной и воздушной. Лист и стебель также относят к числу органов, но не основных, а специализированных на выполнение конкретных функций растительного организма.

2.1 Понятие о метаморфозе, аналогичных и гомологичных органах

Орган – часть организма, имеющая определенное строение и выполняющая определенные функции.

Дифференциация тела растения на органы произошла вследствие перехода к жизни на сушу. В воде колебания многих факторов среды менее резкие, чем в наземно-воздушной среде, питательные вещества распределены относительно равномерно. Растения, обитающие на суше, подвергаются действию самых разнообразных факторов. Кроме того, они одновременно должны приспособиться и к климатическим условиям, и к условиям почвы, субстрата. Поэтому первичная дифференциация привела у растений к образованию подземных и надземных органов, которые связывает в единое целое система проводящих и паренхимных тканей.

Основной средой обитания низших растений (водорослей) является вода, поэтому их тело слабо дифференцировано на ткани и органы, их называют слоевищными, или талломными.

В зависимости от выполняемых функций у растений различают вегетативные и генеративные органы. Функция вегетативных органов – поддержание жизни данной конкретной особи, генеративных - участие в размножении.

По происхождению различают гомологичные и аналогичные органы.

Гомологичные органы имеют общее происхождение, но могут выполнять разные функции. Примером гомологичных органов с разными функциями являются метаморфозы органов, или видоизменения. Так, у картофеля подземные побеги преобразуются в клубни, которые в народе считают утолщениями корней.

Аналогичные органы – органы, имеющие разное происхождение, но выполняющие сходные функции. Известно, что у кактуса функцию фотосинтеза выполняют стебли, а не листья, которые видоизменились в колючки. Поэтому листья, например, шиповника и стебель кактуса являются аналогичными органами.

По направлению роста выделяют ортотропные и плагиотропные органы.

Ортотропные органы – органы, растущие вертикально, осевые органы. К ним относится стебель, корень. Плагиотропные органы – органы, растущие горизонтально, боковые органы. У покрытосеменных к ним относится лист. Плагиотропно растут ползучие и стелющиеся побеги.

Органы растений могут видоизменяться, метаморфизировать в случае, когда они начинают выполнять несвойственные им функции, или одна из не основных функций становится главной.

2.2 Анатомо-морфологические особенности корнеплодов

Видоизменение корней нередко связано с выполнением запасающей функции. От обычных корней они отличаются сильным утолщением и обильной паренхиматизацией. Запасающую функцию берут на себя как главный, так и боковые, а также придаточные корни.

Наряду с функциями поглощения и проведения корни выполняют функцию запаса питательных веществ, которые иногда накапливаются в очень больших количествах. Таковы корни некоторых двулетних двудольных растений (морковь, петрушка, репа, редька, свекла и др.), образующие корнеплоды.

В состав корнеплода кроме корня входит подсемядольное колено (гипокотиль), а также морфологически нижняя часть побега. У разных «корнеплодов» эти органы развиты и утолщены в разной

степени. Так, у моркови, петрушки, некоторых сортов редьки и сахарной свеклы большая часть «корнеплода» образована главным корнем; у репы, столовых сортов свеклы и других – основанием стебля и гипокотилем, а собственно корень представляет собой лишь самую нижнюю часть «корнеплода», несущую боковые корни.

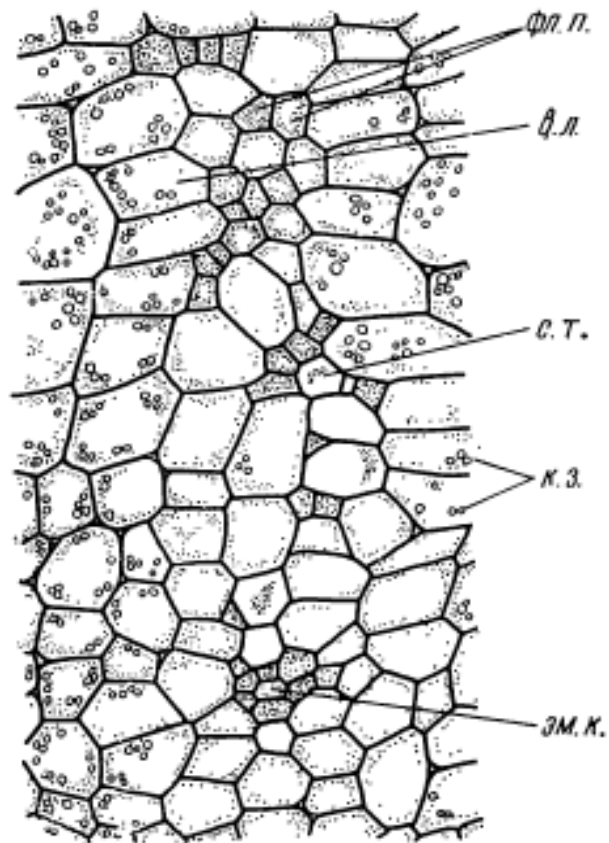
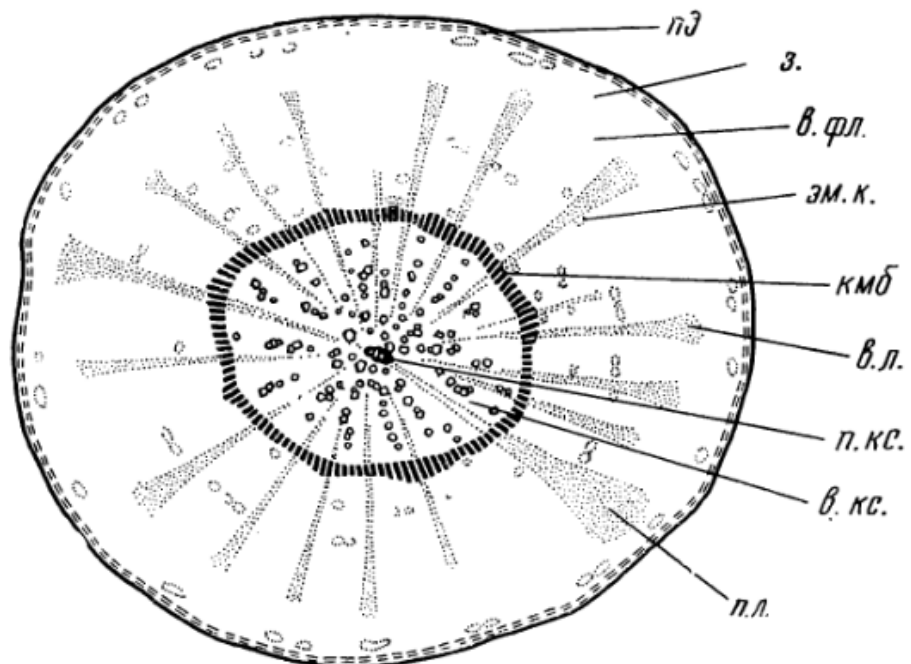
Запасные вещества, отложенные в «корнеплоде» в первый год жизни растения, на следующий год расходуются на развитие цветonoсных побегов, плодов и семян.

Питательные вещества накапливаются в живых паренхимных клетках с тонкими неокрепшими стенками. Клетки богаты клеточным соком, поэтому корнеплоды всегда сочные.

Вещества могут откладываться: 1) преимущественно в древесинной (ксилемной) паренхиме (редька, репа и другие крестоцветные); 2) в древесинной и особенно в лубяной (флоэмной) паренхиме (морковь, петрушка и другие зонтичные) 3) в паренхиме, образованной деятельностью нескольких добавочных камбиев (свекла).

На поперечном срезе корнеплода моркови, еще не обработанном реактивами, хорошо различимы две зоны: внутренняя, довольно узкая, светло-желтая (вторичная ксилема) и наружная – более широкая, оранжевая (вторичная флоэма). Во флоэме сосредоточена основная масса крахмала, растворимых Сахаров и других питательных веществ. Оранжевый цвет обусловлен присутствием в ее клетках хромопластов с кристаллами каротина. Флоэма и ксилема разделены светлой камбиальной зоной, которая часто разрывается, и проводящие ткани отделяются одна от другой (рисунок 6).

На срезе, обработанном флороглюцином и соляной кислотой, уже при малом увеличении микроскопа можно обнаружить два очень коротких, узких, обычно сходящихся в центре корня тяжа трахеальных элементов первичной ксилемы, окрасившихся в красный цвет.



Б

Рисунок 6 – Корень моркови. А – схема строения корня; Б – участок вторичной флоэмы при большом увеличении: пд – перидерма, п. з. – паренхимная зона, в. фл. – вторичная флоэма, эм. к. – эфирномасляные каналы, кмб – камбий, в. л. – вторичный луч, п. кс. – первичная ксилема, в. кс. – вторичная ксилема, п. л. – первичный луч, фл. п. – флоэмная паренхима, с. т. – ситовидная трубка, ас. з. – крахмальные зерна

От наружных концов каждого из тяжей этой диархной ксилемы к периферии среза отходят крупноклеточные первичные лучи. Между ними, по обе стороны от первичной ксилемы, находится вторичная ксилема, пересеченная многочисленными вторичными лучами. Основная масса ксилемы состоит из тонкостенных паренхимных клеток. Сосудов в корне моркови немного. Они резко выделяются на общем фоне бесцветной паренхимы, так как имеют утолщенные одревесневшие стенки. Сосуды расположены поодиночке или собраны по три – семь в группы. Во внутренних, наиболее старых участках вторичной ксилемы они составляют прерывистые радиальные полосы. Паренхимные клетки периодически делятся в разных направлениях, поэтому в толстых корнях все элементы сильно смещены.

Камбиальная зона обычно широкая, клетки ее мелкие, сжатые в радиальном направлении.

Флоэма состоит главным образом из паренхимных элементов. Среди них находятся небольшие группы ситовидных трубок с сопровождающими клетками и схизогенные эфирномасляные каналы. На срезе хорошо заметны лучи из очень крупных клеток. Периодические деления паренхимных клеток обуславливают значительное разрастание флоэмы в толщину. Наружная часть флоэмы граничит с зоной из нескольких (6–7) рядов крупных паренхимных клеток, возникших, вероятно, вследствие делений клеток феллодермы. В этой зоне видны эфирномасляные каналы. Корень покрыт тонким слоем пробки.

В отличие от моркови утолщение корня редьки происходит главным образом за счет сильного разрастания вторичной ксилемы. Вторичная флоэма по сравнению с мощной ксилемой развита весьма слабо.

В центре поперечного среза корня (рисунок 7) находятся мелкие сосуды диархной первичной ксилемы, составляющие короткую веретеновидную цепочку. От каждого ее конца, пересекая в радиальном направлении центральный цилиндр, отходит по одному широкому первичному паренхимному лучу.

Запасающая ткань корня представлена вторичной ксилемой, основная масса которой сложена тонкостенными клетками тяжелой и лучевой паренхимы; клетки ее содержат крахмал и богаты клеточным соком.

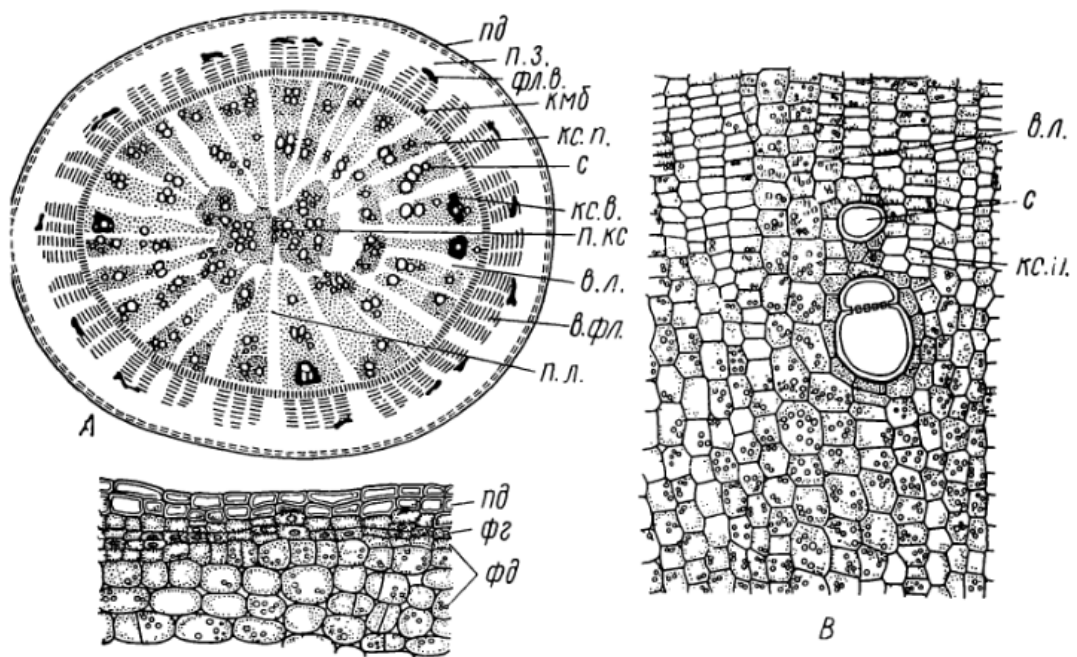


Рисунок 7 – Корень редьки. А – схема строения корня; Б – периферическая часть; В – вторичная ксилема на поперечном срезе корня при большом увеличении: п. з.– паренхимная зона, фл. в- – флоэмные волокна, кмб –камбий, кс. п.– ксилемная паренхима, с – сосуд, кс. в. – ксилемные волокна, п. кс. – первичная ксилема, в. л. – вторичный луч, п. л. – первичный луч, пд – перидерма, фг – феллоген, фд–феллодерма, в. фл. – вторичная флоэма

Немногочисленные широкопросветные сосуды собраны по два-шесть в короткие радиальные цепочки, расширяющиеся к периферии. Вблизи камбия сосуды обычно окружены небольшим числом механических элементов со слабоутолщенными, иногда одревесневшими стенками.

Камбиальная зона состоит из мелких таблитчатых клеток с густым цитоплазматическим содержимым. Снаружи она окружена узким кольцом вторичной флоэмы, в которой, как и в ксилеме, заметны широкие вторичные лучи. Вытянутые в радиальном направлении группы ситовидных трубок с сопровождающими клетками окружены паренхимой. К концу вегетации во вторичной флоэме выявляются тяжи коротких волокон. Их слабоутолщенные одревесневшие стенки имеют немногочисленные простые поры. Вокруг флоэмы расположен тонкий слой паренхимных клеток – производных перицикла и феллодермы. Корень покрыт бурой пробкой.

На поперечном срезе корня свеклы обращают на себя внимание чередующиеся концентрические кольца более или менее интенсивно окрашенных тканей (рисунок 9).

Начальные стадии утолщения корня свеклы сходны с утолщением корней моркови и редьки, но в дальнейшем его разрастание в толщину происходит своеобразно.

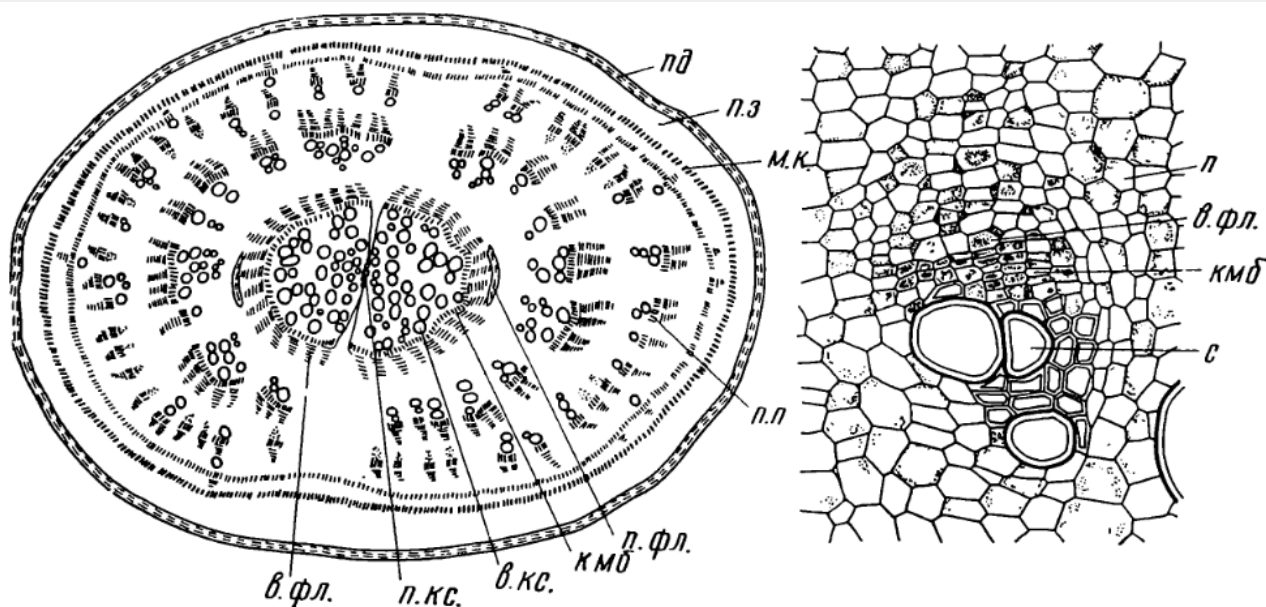


Рисунок 9 – Корень свеклы. А – схема поперечного среза; Б – часть кольца пучков при большом увеличении: пд – перидерма, п. з. – паренхимная зона, м. к. – меристематическое кольцо, п. п. – проводящий пучок, п. фл. – первичная флоэма, кмб – камбий, в. кс. – вторичная ксилема, п. кс. – первичная ксилема, в. фл. – вторичная флоэма, п – паренхима, с – сосуд

Корень проростка в фазе семядольных листьев имеет первичное строение. Радиальный проводящий пучок с диархной первичной ксилемой окружен однослойным перициклом. С появлением у растения первого настоящего листа начинает функционировать камбий, заложившийся между первичными ксилемой и флоэмой. В результате его деятельности на 12-15-й день жизни сеянца в центре корня по обеим сторонам от первичной ксилемы образуется по одному пучку, состоящему из вторичных ксилемы и флоэмы. Сильно облитерированная к этому времени первичная флоэма оттесняется к периферии. Вторичная ксилема состоит из сосудов с одревесневшими стенками и небольшого числа паренхимных клеток. Между пучками вторичных тканей проходят широкие лучи. Деятельность этого первичного камбия

вскоре заканчивается и дальнейшее утолщение корня продолжается за счет добавочных камбиев, возникающих последовательно один за другим при непосредственном участии перицикла и его производных.

Паренхимные клетки перицикла, делясь преимущественно тангентальными перегородками, образуют многослойную меристематическую ткань, которая на поперечном срезе расположена кольцом. В периферической части этого кольца закладывается феллоген, клетки средней части дифференцируются в паренхимные элементы, а из внутреннего ряда клеток формируется первый добавочный камбий, образующий новую зону меристематических клеток. Наружный ряд клеток этой зоны в дальнейшем будет функционировать в качестве второго добавочного камбия. Внутренние клетки меристематической зоны, делясь, откладывают наружу тонкостенные клетки паренхимы и небольшие группы клеток вторичной флоэмы, внутрь – крупные клетки паренхимы и непосредственно под участками флоэмы – элементы ксилемы.

Таким образом, в результате деятельности первого добавочного камбия возникает широкое кольцо паренхимной ткани с погруженными в нее мелкими коллатеральными пучками. Флоэма состоит из нескольких ситовидных трубок с сопровождающими клетками и клеток паренхимы, ксилема – из небольшого числа пористых сосудов, окруженных механическими элементами, и ксилемной паренхимы.

Вскоре начинают делиться клетки второго добавочного камбия, образуя следующую меристематическую зону. Наружные клетки ее дифференцируются в третий добавочный камбий, а внутренние формируют второе кольцо проводящих пучков и межпучковую паренхиму. Третий добавочный камбий в свою очередь участвует в образовании четвертого добавочного камбия и третьего кольца проводящих пучков и т. д.

Деятельностью добавочных камбиев объясняется наличие на поперечном срезе корня нескольких (8 и более) концентрических колец, состоящих из мелких проводящих пучков и обильной паренхимы, в тонкостенных клетках которой накапливаются сахара и другие питательные вещества. У столовых сортов свеклы в паренхимных клетках много антоциана. Чем более удалены добавочные камбии от центра корня, тем слабее их

деятельность. Поэтому ширина концентрических колец, число и размеры проводящих пучков уменьшаются к периферии среза. Самые молодые наружные кольца могут быть представлены лишь узкими слоями слабо дифференцированных или даже меристематических клеток.

Интенсивность вторичного утолщения корня свеклы тесно связана с развитием листового аппарата. Установлено, что число концентрических слоев зависит от числа листьев в прикорневой розетке.

Деятельность добавочных камбиев заканчивается рано, и дальнейшее утолщение корня происходит за счет деления и разрастания паренхимных клеток.

Снаружи корня находится тонкий слой мелкоклеточной паренхимной ткани, окруженной темно-бурой пробкой.

2.3 Проявления свойств полярности, симметрия, конвергенция, корреляция, редукция, абортирование

При всем разнообразии строения вегетативных органов для всех характерен ряд общих закономерностей. К таким общим закономерностям относятся наличие определенного типа симметрии, свойства полярности, способность к метаморфизированию, редукции и абортированию, регенерации.

Симметрия (от греч. *symmetria* - соразмерность) широко распространенное в природе явление, характерное как для отдельных органов, так и для целых организмов. В морфологии растений под симметрией понимают возможность разделить орган на несколько зеркально подобных половинок. Плоскость, которая делит орган на симметричные части, называется плоскостью, или осью, симметрии. Вегетативные органы могут быть моносимметричными, бисимметричными и полисимметричными (радиальносимметричными). Через моносимметричный орган можно провести только одну плоскость симметрии, следовательно, орган можно разделить только на две зеркально подобные половинки. Моносимметричными являются листья целого ряда растений (сирень обыкновенная – *Syringa vulgaris*, береза повислая – *Betula pendula*, копытень европейский – *Asarum europaeum* и др.). Изредка встречаются моносимметричные стебли (род литопс –

Lithops из семейства Кактусовые, крылатый стебель чины лесной - *Lathyrus sylvestris*) и корни (досковидные корни фикусов).

Бисимметричными являются уплощенные стебли, через них можно провести две плоскости симметрии (мятлик сплюснутый – *Poa compressa*, опунция многоколючковая – *Opuntia polyacantha*).

Если через орган можно провести более двух плоскостей симметрии, орган является полисимметричным. Полисимметричны круглые стебли (подсолнечник однолетний – *Helianthus annuus*), корни (тыква обыкновенная – *Cucurbita pepo*), корнеплоды (редька посевная – *Raphanus sativus*, свекла обыкновенная – *Beta vulgaris*), корневые шишки некоторых растений (чистяк весенний – *Ficaria verna*, аспарагус густоцветковый «Шпренгера» - *Asparagus densiflorus «schprengeri»*), унифациальные листья (очиток едкий – *Sedum acre*, лук репчатый – *Allium cepa*), столоны (картофель – *Solanum tuberosum*).

Особым типом симметрии является асимметрия. Через асимметричные органы нельзя провести ни одной плоскости симметрии. Асимметричны листья вязов (вяз гладкий – *Ulmus laevis*, вяз шершавый – *Ulmus scabra*), некоторых бегоний (бегония королевская – *Begonia rex*, бегония пятнистая – *Begonia maculata*).

Полярность (от лат. *polus*, от греч. *polos* - полюс) - одна из общих закономерностей, присущих не только всему растительному организму, но и отдельным его органам, а также клеткам. Полярность характеризуется наличием морфологических и физиологических различий на противоположных концах тела растения или его элементов.

Первые представления о полярности были заложены работами немецкого физиолога растений Г. Фехтинга (1847-1918), который в 1878-1882 гг. провел ряд опытов и обнаружил, что у черенка корни всегда формируются только на базальном конце. Последующие опыты, проведенные с черенками ивы, подтвердили его данные. Как бы не ориентировали черенки, корни всегда образовывались только на морфологически нижнем конце, а боковые побеги отрастали на морфологически верхнем.

Свойство полярности у растений проявляется уже на ранних стадиях развития, фактически с момента деления зиготы. При первом делении зиготы образуются две клетки - базальная и апикальная, из которых в дальнейшем формируются различные части зародыша будущего нового организма. При

дифференцировке зародыша на диаметрально противоположных полюсах образуются конусы нарастания стебля и корня. Присуща полярность корням и листьям, у них имеются четкие различия верхушек и оснований. Благодаря свойству полярности органы растений определенным образом ориентированы в пространстве. Процесс полярности очень сложен и не до конца изучен. Несомненно, полярность обусловлена физиологическими процессами, которые протекают в растении, и связана в первую очередь с действием фитогормонов. У высших растений полярность строго детерминирована и сохраняется неизменной даже при изменении условий существования. Однако у более примитивных организмов (водорослей) в условиях эксперимента при изменении экологических факторов (свет, тепло, влажность) или при механических воздействиях (центрифугирование) могут меняться гормональные и трофические процессы, что влечет за собой изменение полярности.

Все вегетативные органы способны к метаморфозам, о чем было сказано в соответствующих разделах. Наибольшее разнообразие метаморфозированных структур характерно как для побегов в целом, так и для их компонентов - листьев. Корни, находящиеся в относительно стабильных условиях существования, метаморфозируются реже, причем метаморфозы корней у автотрофных наземных растений связаны главным образом с выполнением запасочной функции.

В процессе морфологической эволюции происходило не только морфофизиологическое усложнение различных органов, но под влиянием условий существования у некоторых видов произошла редукция или даже абортация отдельных органов или их частей. Под редукцией (от лат. *reductio* - возвращение, отодвигание назад) следует понимать уменьшение размеров органов, упрощение их строения и часто связанное с ним изменение присущих им функций. У корневищ листья редуцировались и превратились в чешуи. У лукович лука репчатого сочные чешуи - это основания листьев. Редуцированы листья у ряда сапротрофных растений (подъельник обыкновенный - *Hypopitys monotropa*, гнездовка обыкновенная - *Neottia nidus-avis*, Петров крест обыкновенный - *Lathraea squamaria*), а также для некоторых растений-ксерофитов (дифазиаструм сплюснутый - *Diphasiastrum complanatum*, туя западная - *Thuja occidentalis*, кипарис

вечнозеленый – *Cupressus sempervirens*). У многих водных растений редуцированы корни, у них отсутствуют корневые волоски и корневой чехлик. Редуцированы корни у растений-паразитов (повилика европейская – *Cuscuta europaea*) и полупаразитов (омела белая – *Viscum album*). У раффлезии Арнольди (*Rafflesia arnoldii*), которая распространена во влажных тропических лесах Индонезии и Филиппин и паразитирует на корнях тетрастигмы и циссуса (*Tetrastigma* и *Cissus* - роды из семейства Виноградовые – Vitaceae), редуцирован корень и абортированы стебель и листья.

При абортации (от лат. abortus - выкидыш) орган полностью исчезает. Так, у папоротника сальвинии плавающей (*Salvinia natans*) абортан корень. У повилики абортан листья. Редукция и абортация органов, как и метаморфозы, - адаптивные процессы, ответная реакция растения на условия существования. Часто термины «редукция» и «абортация» в ботанической литературе употребляют как синонимы.

Общим свойством вегетативных органов растений является и способность к регенерации (от позднелат. regeneratio - возрождение, возобновление), т. е. к восстановлению утраченных частей организма. Регенерация лежит в основе вегетативного размножения растений. Она может происходить как в естественных условиях, так и может быть получена в условиях эксперимента. Способность к регенерации у разных таксонов различна. Чем выше степень морфолого-анатомической дифференциации растения и его органов, тем слабее у них способность к регенерации. Регенерация происходит благодаря восстановлению меристематической активности клеток паренхимы и их последующей дифференциации в ткани вегетативных органов.

Способность к регенерации имеет большое практическое значение и широко используется в садоводстве, цветоводстве, биотехнологии.

Аналогичные общие закономерности строения присущи в некоторой степени и репродуктивным структурам.

Литература

- 1 Бавтуто, Г. А. Практикум по анатомии и морфологии растений: учеб. пособие / Г. А. Бавтуто, Л. М. Ерей. – Мн. : Новое знание, 2002. – С. 349 – 390.
- 2 Хржановский, В. Г. Ботаника / В. Г. Хржановский, С. Ф. Пономаренко. – М.: Колос, 1988. – 383 с.
- 3 Яковлев, Г. П. Ботаника: учеб. для фармац. институтов и фармац. фак мед. вузов./ Г. П. Яковлев, В. А. Челомбитько; под ред. И. В. Грушвицкого. – М.: Высш. шк., 1990. – 367 с.
- 4 Андреева, И. И. Ботаника: учеб. пособие / И. И. Андреева, Л. С. Родман. – М.: КолосС, 2002. – 488 с.
- 5 Лотова, Л. И. Морфология и анатомия высших растений: учеб. пособие / Л. И. Лотова, под ред. А. П. Меликяна. – М.: Эдиториал УРСС, 2001. – 528 с.
- 6 Власова, Н. П. Практикум по лесным травам: учеб. пособие / Н. П. Власова. М.: Агропромиздат, 1986. – 108 с.
- 7 Лісаў, М. Дз. Батаніка з асновамі экалогіі: вучэб. дапаможнік / М. Дз. Лісаў. – Мінск: Вышэйшая школа, 1998. – 338 с.
- 8 Сауткина Т. А., Морфология растений: учеб. пособие / Т. А. Сауткина, В. Д. Поликсенова. – Минск: БГУ, 2012. – 311 с.
- 9 Тканкі: метадычныя ўказанні да лабараторных заняткаў па дысцыпліне «Батаніка» / склад. Л. С. Пашкевіч, Г. Я. Клімчык. – Мінск: БДГУ, 1994.
- 10 Батаніка: вучэбна-метадычны дапаможнік для студэнтаў спец. 1-75 01 01 «Лясная гаспадарка» і 1-75 01 02 «Садовапаркавае будаўніцтва» / склад. Л. С. Пашкевіч, Дз. В. Шыман. – Мінск: БДГУ, 2006. – 132 с.
- 11 Анатомия и морфология растений: практ. пособие для студентов спец. 1 – 31 01 01-02 «Биология (научн.-пед. деят.)» / Н. М. Дайнеко [и др.]. – Гомель: УО «ГГУ им. Ф. Скорины», 2007. – 143 с.
- 12 Бавтуто, Г. А. Ботаника. Морфология и анатомия растений / Г. А. Бавтуто, М. В. Ерёмин. – Мінск: Вышэйшая школа, 1997. – 375 с.

Для заметок

Для заметок

Для заметок

Учебное издание

ДАЙНЕКО Николай Михайлович
ЖАДЬКО Светлана Владимировна

БОТАНИКА : АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ РАСТЕНИЙ

Методические рекомендации по выполнению
управляемой самостоятельной работы студентов
биологического факультета
специальности 1-31 01 01 02 «Биология
(научно-педагогическая деятельность)»

Технический редактор *О.Н. Ермоленко*

Подписано в печать 12.10.2016.

Формат 60×84 1/16. Бумага офсетная. Гарнитура Times. Печать на ризографе.

Усл. печ. л. 2,25. Усл. краск.-отт. 2,25. Уч.-изд. л. 2,09.

Тираж 15 экз. Заказ № 0070.

Отпечатано ООО «Издательство «Десна Полиграф»

Свидетельство о внесении субъекта издательского дела в Государственный реестр
издателей, изготовителей и распространителей издательской продукции.

Серия ДК № 4079 от 1 июня 2011 года
14027 г. Чернигов, ул. Станиславского, 40
Тел.: (0462)972-664