

**МІНІСТЕРСТВО ОСВІТИ І НАУКИ УКРАЇНИ  
ДВНЗ «УЖГОРОДСЬКИЙ НАЦІОНАЛЬНИЙ УНІВЕРСИТЕТ»  
БІОЛОГІЧНИЙ ФАКУЛЬТЕТ**

**Я.С. Гасинець, Р.Я. Кіш, М.М. Вакерич**

**АНАТОМІЯ РОСЛИН  
ЛАБОРАТОРНИЙ ПРАКТИКУМ**

**Навчальний посібник**

**Ужгород – 2024**

УДК 591.4(076)  
Г 22

**Гасинець Я.С., Кіш Р.Я., Вакерич М.М. Анатомія рослин. Лабораторний практикум: навчальний посібник / за ред. Я.С. Гасинець. Ужгород: Вид-во УжНУ «Говерла», 2024. 132 с.**

Навчальний посібник «Анатомія рослин. Лабораторний практикум» містить теоретичні відомості, тематичні плани та методики лабораторних робіт. У ньому викладені основні відомості про будову рослинних клітин, тканин, їхнього походження, закономірностей розвитку та розташування у вегетативних органах рослинних організмів. Посібник містить багатий ілюстративний матеріал, значну частину якого складають оригінальні рисунки, фотографії та схеми.

Рекомендований для студентів, аспірантів, а також науковців та викладачів біологічного, сільськогосподарського та інших суміжних профілів і всіх, хто робить перші дослідницькі кроки з вивчення структури та функцій рослинного організму.

#### **Рецензенти:**

**Шевера М.В.** – кандидат біологічних наук, провідний науковий співробітник Інституту ботаніки НАН України;

**Мойсієнко І.І.** – доктор біологічних наук, професор, завідувач кафедри ботаніки Херсонського державного університету.

*Рекомендовано до друку та опублікування  
Вченою радою ДВНЗ «Ужгородський національний університет»  
(протокол № 11 від 18 грудня 2023 року)*

## ЗМІСТ

|                                                                                      |     |
|--------------------------------------------------------------------------------------|-----|
| Передмова                                                                            | 4   |
| Загальні вказівки                                                                    | 5   |
| <i>Заняття № 1. Лабораторна робота:</i>                                              | 7   |
| Будова рослинної клітини. Рух цитоплазми. Пластиди                                   |     |
| <i>Заняття № 2. Лабораторна робота:</i>                                              | 17  |
| Будова клітинної оболонки. Осмотичні властивості рослинної клітини                   |     |
| <i>Заняття № 3. Лабораторна робота:</i>                                              | 25  |
| Запасні та екскреторні речовини рослинної клітини                                    |     |
| <i>Заняття № 4. Лабораторна робота:</i>                                              | 31  |
| Твірні та основні тканини                                                            |     |
| <i>Заняття № 5. Лабораторна робота:</i>                                              | 39  |
| Покривні тканини                                                                     |     |
| <i>Заняття № 6. Лабораторна робота:</i>                                              | 49  |
| Видільні тканини                                                                     |     |
| <i>Заняття № 7. Лабораторна робота:</i>                                              | 58  |
| Механічні тканини                                                                    |     |
| <i>Заняття № 8. Лабораторна робота:</i>                                              | 67  |
| Провідні тканини                                                                     |     |
| <i>Заняття № 9. Лабораторна робота:</i>                                              |     |
| Первинна будова стебла рослин. Вторинна будова стебла дводольних трав'янистих рослин | 83  |
| <i>Заняття № 10. Лабораторна робота:</i>                                             | 95  |
| Анатомічна будова стебел деревних дводольних та хвойних рослин                       |     |
| <i>Заняття № 11. Лабораторна робота:</i>                                             | 103 |
| Анатомічна будова стебла однодольних рослин                                          |     |
| <i>Заняття № 12. Лабораторна робота:</i>                                             | 108 |
| Анатомічна будова коренів                                                            |     |
| <i>Заняття № 13. Лабораторна робота:</i>                                             | 123 |
| Анатомічна будова листків                                                            |     |
| Список використаних джерел                                                           | 132 |

## ПЕРЕДМОВА

«Анатомія рослин» є складовою циклу дисциплін із ботаніки, які читаються на молодших курсах біологічних і суміжних із ними спеціальностей університетів та інститутів. Для оволодіння та засвоєння знань із ботаніки ця дисципліна є однією з ключових, оскільки знайомить із базовим матеріалом про особливості будови рослинних клітин, тканин, їхнього походження, закономірностей розвитку та розташування у вегетативних органах вищих рослин, які у порівнянні з нижчими мають складну тканинну будову. Ці дані, розглянуті в еволюційному вимірі, надають логічну основу для подальшого розуміння та формування системного уявлення про життєдіяльність, процеси розвитку рослини як біологічного індивідуума на рівні окремої особини, про функціонування її як елементу популяції, угруповання. Крім того, знання особливостей анатомічної структури рослинних організмів та їхніх органів мають широке практичне застосування в ботаніці, зокрема, при визначенні рослин із окремих таксономічних груп, а також є необхідною складовою багатьох спеціальних дисциплін, напрямів наукових досліджень, виробничих процесів чи експертиз.

Окрім теоретичного матеріалу, викладеного в підручниках чи матеріалах лекцій, невід'ємною складовою дисципліни «Анатомія рослин» є лабораторні роботи, на яких студенти на практиці знайомляться зі структурою рослинних клітин, тканин і органів, цим самим закріплюючи теоретичний матеріал, а також набувають умінь аналізу, ведення самостійних досліджень та користування лабораторною і мікроскопічною технікою. Важливим для таких робіт є наявність надійного керівництва з коротким викладом теоретичних відомостей, детально розписаною методикою приготування препаратів, реагентів, а також із описами та ілюстраціями зображень, які будуть спостерігатися під мікроскопом на виготовлених препаратах, та пояснюючими рисунками і схемами, що покращують розуміння й інтерпретацію отриманих зображень.

Саме таких цілей намагались досягнути автори пропонованого лабораторного практикуму з анатомії рослин, який побудований за традиційною схемою лабораторних робіт. Для кожного заняття вказується тема, мета і об'єкти досліджень, покроково описується методика проведення лабораторної роботи та приготування необхідних реагентів. Укладаючи посібник, автори намагались врахувати багаторічний досвід викладання цієї дисципліни, тому в короткому викладі теоретичного матеріалу до того чи іншого заняття особлива увага та детальні роз'яснення насамперед зосереджені на моментах, засвоєння яких викликає у студентів деякі труднощі.

Враховуючи, що навчальний рисунок в анатомії рослин має першочергове значення, особлива увага в лабораторному практикумі приділяється саме ілюстративному матеріалу, який ретельно добирався та готувався.

Незважаючи на те, що сьогодні в літературі з дисципліни «Анатомія рослин» накопичено величезну кількість рисунків та фотографій, які наочно демонструють структуру та динаміку розвитку рослинного організму, цей ілюстративний блок досить неоднорідний за якістю чи розумінням, крім того, часто вдалі, інформативні ілюстрації розсіяні по книгах різних авторів, багато з яких стали уже бібліографічною рідкістю або просто недоступні. Саме тому значну частину зображень у посібнику становлять оригінальні фотографії, рисунки та пояснюючі схеми, частина рисунків запозичені з різних видань, у т.ч. і зі статей з оригінальними дослідженнями.

Насамкінець висловлюємо щирі вдячності Василю Трофименку за допомогу при підготовці ілюстративного матеріалу. Окрема подяка д.б.н., проф. Івану Мойсієнку та п.н.с., к.б.н. Мирославу Шевері за детальне рецензування рукопису книги та цінні зауваження.

Сподіваємося, що посібник стане в нагоді не тільки здобувачам освіти, але й молодим науковцям, викладачам та вчителям, а також усім, хто робить перші дослідницькі кроки з вивчення структури та функцій рослинного організму.



## ЗАГАЛЬНІ ВКАЗІВКИ

### ПРАВИЛА РОБОТИ З МІКРОСКОПОМ

*Мікроскоп* – оптико-механічний прилад, за допомогою якого отримують збільшене зворотне зображення об'єкта та деталей його будови. В мікроскопі виділяють три системи:

- *освітлювальну*, яка освітлює досліджуваний об'єкт пучком променів світла з регульованим ступенем яскравості та представлена дзеркалом або електроосвітлювачем, конденсором із апертурною ірисовою діафрагмою;
- *оптичну*, яка дозволяє отримати і роздивитись збільшене зображення досліджуваного об'єкта та представлена окулярами та об'єктивами (сухими і імерсійними);
- *механічну*, в яку вмонтована освітлювальна і оптична системи, вона представлена основою, тубусотримачем, тубусом, револьвером із гніздами, гвинтами макрометричного (грубого) та мікрометричного (точного) фокусування, гвинтом конденсора, предметним столиком, гвинтами для пересування столика.

Під час роботи з мікроскопом дотримуйтесь наступного:

1. Встановіть мікроскоп так, щоб він не хитався і не стояв близько до краю стола. Переведіть у робоче положення об'єктив найменшого збільшення так, щоб він був розташований внизу, по центру отвору предметного столика. Ввімкніть лампу освітлювача або спрямуйте дзеркало до джерела світла. Підніміть конденсор до крайнього верхнього положення, відкрийте ірисову діафрагму. Регулятором освітленості встановіть достатньо яскраве освітлення.
2. На предметний столик розмістіть мікропрепарат покривним скельцем доверху так, щоб об'єкт дослідження розташовувався точно під об'єктивом. За допомогою макрометричного гвинта обережно опустіть тубус мікроскопа так, щоб між об'єктивом і покривним скельцем препарату залишалась відстань 3-4 мм. Дивлячись в окуляр і повертаючи макрометричний гвинт до себе, плавно підніміть тубус до появи зображення об'єкта в полі зору мікроскопа. Переміщаючи препарат гвинтами для пересування столика, встановіть потрібну ділянку досліджуваного об'єкта в центрі поля зору мікроскопа, а обертанням макрометричного гвинта знайдіть положення, де зображення буде чітким. Для досягнення найбільшої чіткості використовуйте мікрометричний гвинт. Для вивчення препарату при більшому збільшенні, не піднімаючи тубус, поверніть револьвер вправо (за годинниковою стрілкою) до характерного клацання, що свідчить про попадання об'єктиву великого збільшення в паз, і за допомогою мікрометричного гвинта добийтеся потрібної різкості фокусуванням.
3. Після завершення роботи переведіть мікроскоп на мале збільшення, зніміть мікропрепарат із предметного столика, вимкніть мікроскоп і накрийте його чохлам.

### ПІДГОТОВКА МАТЕРІАЛУ ДЛЯ МІКРОСКОПІЧНОГО ДОСЛІДЖЕННЯ ТА МІКРОПРЕПАРАТІВ

Препарати, які використовуються на лабораторних заняттях із анатомії рослин, поділяють на тимчасові, постійні і тотальні.

*Тимчасовий препарат* виготовляють використовуючи зріз із свіжого або фіксованого матеріалу, поміщений на предметне скло в краплю води, гліцеролу чи будь-якого реагенту, накритий покривним скельцем. Такий препарат придатний для досліджень упродовж декількох годин, днів, іноді (особливо якщо покривне скельце для зменшення випаровування окантовано лаком, клеєм та ін.) і місяців.

*Постійний препарат* виготовляють використовуючи зріз із свіжого матеріалу, який зафіксований, пофарбований, послідовно просякнутий рядом речовин, кожна наступна з яких витісняє попередню. В кінці матеріал заключають у канадський бальзам, у якому він зберігається незмінним роками.

*Тотальний препарат* можна розглядати під мікроскопом без попереднього виготовлення зрізів (листки деяких видів рослин, пилок, спори).

Під час виготовлення зрізів для тимчасових препаратів об'єкт тримають у лівій руці вертикально, лезо бритви – в правій руці горизонтально. Зріз роблять, проводячи лезом бритви зліва направо і злегка від себе, намагаючись захопити найтонший шар тканин. Не обов'язково робити зріз через всю поверхню об'єкта, достатньо зрізати невеликий сектор. Зрізи з леза бритви обережно знімають голкою і переносять на предметне скло в краплю води, гліцеролу чи іншої рідини. Накривають зріз покривним скельцем, розташувавши його під кутом 45° до предметного і доторкнувшись його нижнім краєм до рідини. За наявності пухирців повітря у препараті по краю покривного скельця додають воду, а при її надлишку – відтягують фільтрувальним папером.

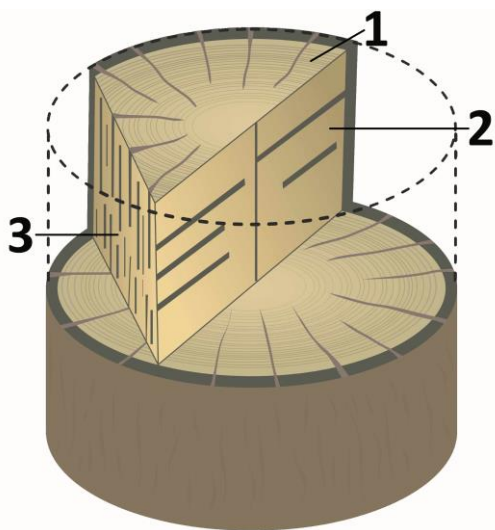
Для запобігання зморщування зрізів під час роботи з ніжним об'єктом останній поміщають між двома половинками сухої серцевини стебла бузини і ріжуть, як єдине ціле. Зрізи поміщають у воду, де відділяють від шматочків бузини.

Розрізняють такі види зрізів: поперечний і поздовжній (радіальний, тангентальний).

*Поперечний зріз* проходить перпендикулярно осі органу і дозволяє вивчити будову органу на поперечному зрізі.

*Поздовжній радіальний зріз* проходить по радіусу органу і дає можливість вивчити будову органу на поздовжньому зрізі. Для одержання радіального зрізу невеликий шматок кореня, стебла і т.д. розрізають уздовж навпіл, далі ріжуть паралельно поверхні зрізу.

*Поздовжній тангентальний зріз* проходить перпендикулярно радіусу органу. Для одержання тангентального зрізу не розрізають стебло або корінь на шматки, а готують площинку для зрізів, паралельну ходу провідної системи. Для цього роблять неглибоку насічку на органі, надають площинці вертикальний напрям і ріжуть паралельно її поверхні.



Види зрізів: 1 – поперечний, 2 – поздовжній радіальний, 3 – поздовжній тангентальний.

## **ОФОРМЛЕННЯ ЛАБОРАТОРНОГО ЗАНЯТТЯ І ПРАВИЛА ВИКОНАННЯ АНАТОМІЧНИХ РИСУНКІВ**

При оформленні лабораторної роботи в альбомі вказується назва теми, об'єкти та перелік завдань. Результати мікроскопічного вивчення будови структур рослинного організму оформляють у вигляді рисунків. Рисунки виконують спочатку простим олівцем, потім кольоровим. Розмір рисунку має бути таким, щоб на ньому можна було зобразити всі необхідні деталі, зберігаючи їхні пропорції, особливості та кольори. Загальні контури структур намічають, вивчаючи препарат при малому збільшенні мікроскопа, деталізацію проводять при великому збільшенні. Назву й опис рисунка розміщують під рисунком. Умовні позначення (цифрові або буквенні), які відмічені на рисунку, розшифровуються справа від рисунка або під ним.

## Заняття № 1. Лабораторна робота: БУДОВА РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ. РУХ ЦИТОПЛАЗМИ. ПЛАСТИДИ

**МЕТА:** ознайомитись із особливостями будови живої рослинної клітини.

**ЗАВДАННЯ:**

1. закріпити навички приготування тимчасових препаратів;
2. розглянути особливості будови рослинної клітини, рух цитоплазми;
3. ознайомитись із будовою і функцією різних типів пластид.

**ОБЛАДНАННЯ:** світлові мікроскопи, чашки Петрі, предметні й покривні скельця, препарувальні голки, пінцети, скляні палички, ножиці, леза бритви, піпетки.

**МАТЕРІАЛИ І РЕАГЕНТИ:**

- листки елодеї канадської (*Elodea canadensis* Michx.) та традесканції (*Tradescantia* sp.), плоди помідора їстівного (*Lycopersicon esculentum* Mill.) та шипшини собачої (*Rosa canina* L.);

- фільтрувальний папір, дистильована вода, 95%-ний етиловий спирт, 1%-ний розчин сахарози, розчин Люголя\*.

*\*Гістохімічні реакції на виявлення крохмалю та запасних білків (алеїронових зерен). Реактив: розчин Люголя (розчин йоду в калій йодиді). Приготування реактиву: 2 г калію йодиду розчиняють при нагріванні в 5 мл дистильованої води, додають 1 г кристалічного йоду, потім об'єм розчину доводять водою до 300 мл. Зберігають реактив у посуді з темного скла. Під дією реактиву крохмальні зерна зафарбовуються від голубого, слабо-фіолетового до інтенсивно синього, майже чорного кольору, а запасні білки в жовтий колір.*

### ТЕОРЕТИЧНІ ВІДОМОСТІ

**Клітина** – основна структурно-функціональна одиниця всіх живих організмів, елементарна жива система. Залежно від функції, яку виконує клітина в рослинному організмі, форма та розміри її різноманітні. За формою клітини поділяються на:

- *паренхімні* (довжина яких майже дорівнює ширині; у зрілому віці зазвичай живі; клітини твірної тканини, деяких постійних тканин – епідерми, запасаючих тканин, серцевини стебла, основної паренхіми);

- *прозенхімні* (довжина яких у декілька разів перевищує ширину; у зрілому віці зазвичай мертві; провідні і механічні тканини).

Розмір клітин у вищих рослин знаходиться в межах 10-100 мкм (найчастіше в межах 15-60 мкм).

У рослинній клітині (рис. 1.1) виділяють три головні складові:

- жорстку і міцну *клітинну оболонку* (клітинну стінку), яка оточує клітину ззовні та захищає її;

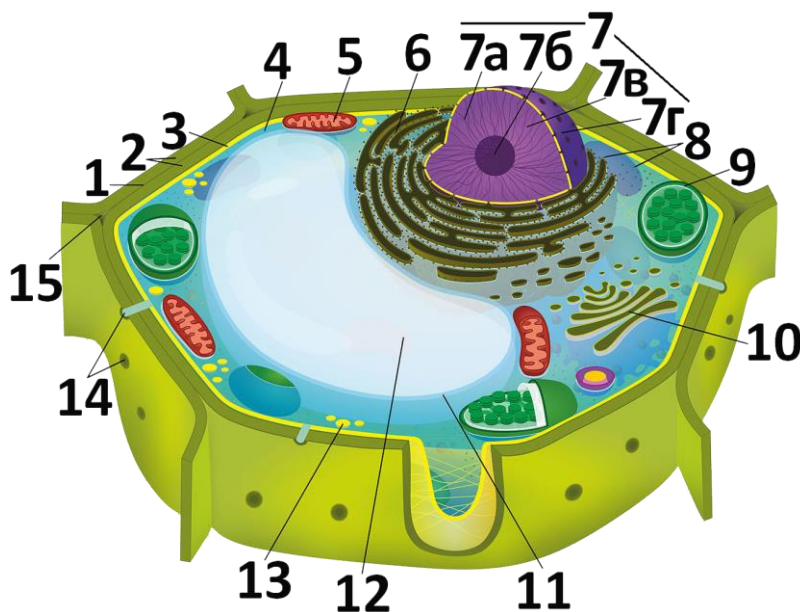
- *протопласт* – живий вміст клітини, притиснутий у вигляді тонкого шару до клітинної оболонки;

- *вакуолю* – простір у центральній частині клітини, заповнений клітинним соком.

**Протопласт** – вміст рослинної клітини, який складається з ядра та цитоплазми. Протопласт включає *обмежуючі мембрани* (зовнішню – *плазмалему*, що прилягає до клітинної оболонки та внутрішню – *тонопласт*, яка оточує вакуолю), *органели* (пластиди, мітохондрії, ендоплазматичний ретикулум, апарат Гольджі, лізосоми, пероксисоми, рибосоми, мікротрубочки, мікрофіламенти та ін.) та *ядро*, занурені в основну речовину цитоплазми – *гіалоплазму (матрикс)*. Гіалоплазма забезпечує взаємозв'язок ядра та органел клітини між собою.

**Клітинна оболонка та вакуоля** – продукти життєдіяльності протопласта, які утворюються ним на певних етапах розвитку клітини. Як у протопласті, так і у клітинному соці (зрідка в оболонці) можуть зустрічатись *включення* (кристали, крохмальні зерна, краплі жиру та ін.).

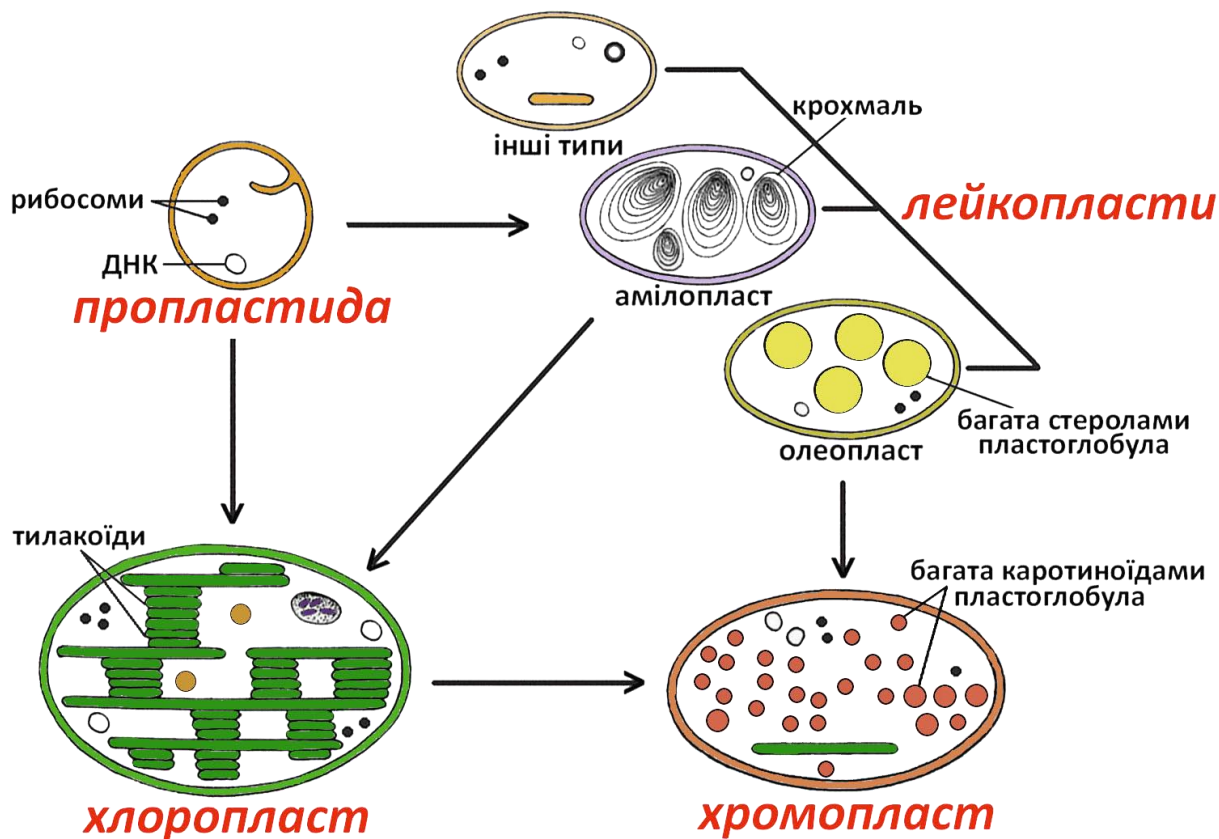
Особливістю рослинних клітин є наявність у них міцних *клітинних оболонок*, пронизаних *плазмодесмами*, *пластид* та в більшості випадків великої центральної *вакуолі*.



**Рис. 1.1. Будова рослинної клітини:**

1 – серединна пластинка, 2 – клітинні оболонки сусідніх клітин, 3 – плазмалема, 4 – цитоплазма, 5 – мітохондрія, 6 – ендоплазматичний ретикулум, 7 – ядро (7а – хроматин, 7б – ядерце, 7в – нуклеоплазма, 7г – ядерна оболонка), 8 – рибосоми, 9 – хлоропласт, 10 – апарат Гольджі, 11 – тонопласт, 12 – вакуоля, 13 – секреторна гранула, 14 – пори з плазмодесмами, 15 – міжклітинник

**Пластиди** – органели, характерні тільки рослинним клітинам, виконують різноманітні функції, пов'язані, в основному, з синтезом органічних речовин. У залежності від забарвлення, пов'язаного з функціями, розрізняють три основні типи пластид: хлоропласти, хромопласти, лейкопласти (рис. 1.2).

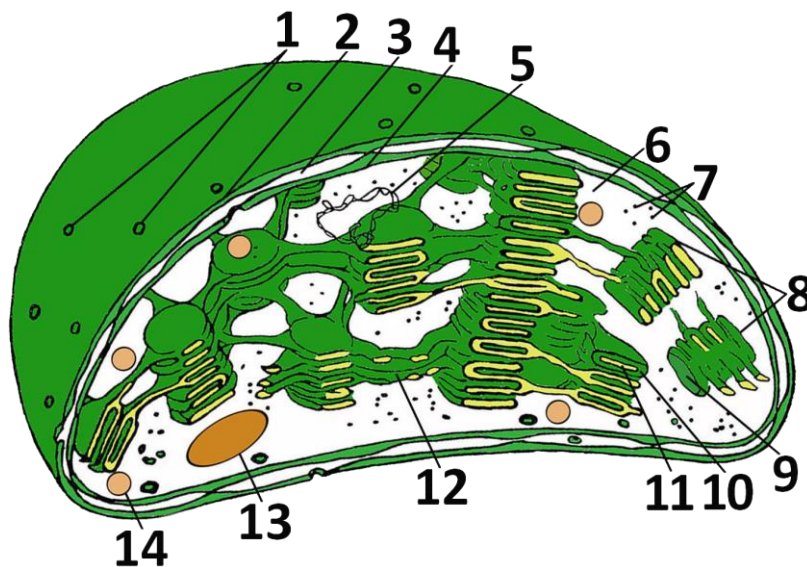


**Рис. 1.2. Типи пластид і шляхи диференціювання.**

**Хлоропласти**, зелені пластиди, містять зелений пігмент хлорофіл *a* і *b*, а також невелику кількість пігментів, що відносяться до групи каротиноїдів (жовтий – ксантофіл і оранжевий – каротин), які зазвичай маскуються хлорофілом. Зустрічаються майже у всіх клітинах надземних органів рослин, куди проникає світло, особливо розвинені в листках, молодих пагонах і незрілих плодах. Це досить великі органели (значно більші

мітохондрій, іноді навіть ядер), зазвичай одноманітної форми (округлі, овальні, дископодібні). Великі хлоропласти водоростей різноманітної форми (пластинчастої у мужоції, зірчастої у зигнеми, стрічкоподібної у спірогіри) називають *хроматофорами*.

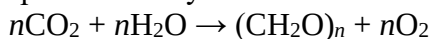
Будова хлоропластів досить складна: вони оточені двомембранною оболонкою, внутрішній вміст заповнює основна речовина – строма, яка пронизана розвиненою системою двомембранних ламел, що групуються в певних місцях і утворюють плоскі замкнені дископодібні пухирці – тилакоїди. Локальні скупчення таких тилакоїдів, які зібрані подібно стопки в групи, утворюють грани. Грани з'єднані між собою системою міжгранних ламел строми в єдину взаємозв'язану систему (рис. 1.3).



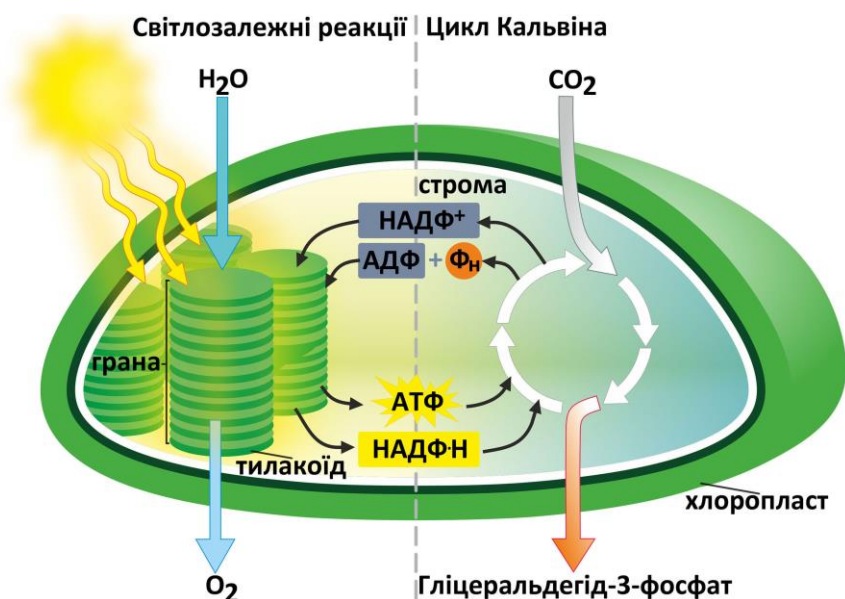
**Рис. 1.3. Будова хлоропласта:**

1 – пори, 2 – зовнішня мембрана, 3 – міжмембранний простір, 4 – внутрішня мембрана, 5 – ДНК хлоропласта, 6 – строма, 7 – рибосоми, 8 – грани, 9 – тилакоїд, 10 – мембрана тилакоїда, 11 – просвіт тилакоїда, 12 – ламела, 13 – крохмальне зерно, 14 – осміофільні гранули (краплі жиру)

Основна функція хлоропластів – *фотосинтез*, тобто утворення органічних речовин з неорганічних (вуглекислого газу і води) за рахунок енергії сонячного світла. Сумарна реакція фотосинтезу може бути виражена наступним чином:



Різнманітні реакції, що протікають під час фотосинтезу, можна розділити на дві великі групи. Перша – це *світлові* (світлозалежні) реакції, або реакції фотосинтетичного перенесення електронів (**світлова фаза**). Друга – *світлoneзалежні* (**темнові**) реакції, або реакції фіксації Карбону (**темнова фаза**) (рис. 1.4).



**Рис. 1.4. Процес фотосинтезу: світлозалежні та світлoneзалежні (цикл Кальвіна) реакції.**



### Світлова фаза фотосинтезу.

Світлозалежні реакції використовують світлову енергію для створення двох молекул – молекули, яка накопичує енергію – АТФ і відновленого носія електронів – НАДФ·Н, необхідних під час темної фази у циклі Кальвіна для утворення молекул вуглеводів, зокрема глюкози. У рослин світлові реакції відбуваються в мембранах тилакоїдів хлоропластів. Саме тут розташовані фотосинтетичні пігменти (хлорофіли, каротиноїди), які є світлозбиральними молекулами, та білки, які утворюють комплекси – *фотосистеми*. Пігмент, поглинаючи фотон світла, переходить у збуджений стан, тобто один із його електронів рухається до орбіталі з вищою енергією і може відірватися від атома молекули пігменту. Тому кажуть, що пігмент «віддає» електрон. При збудженні одного з пігментів світлом він передає енергію сусідньому пігменту шляхом прямої електромагнітної взаємодії в процесі, який називається *резонансною передачею енергії*. Разом молекули пігментів збирають енергію та передають її до центральної частини фотосистеми – *реакційного центру* (рис. 1.5).

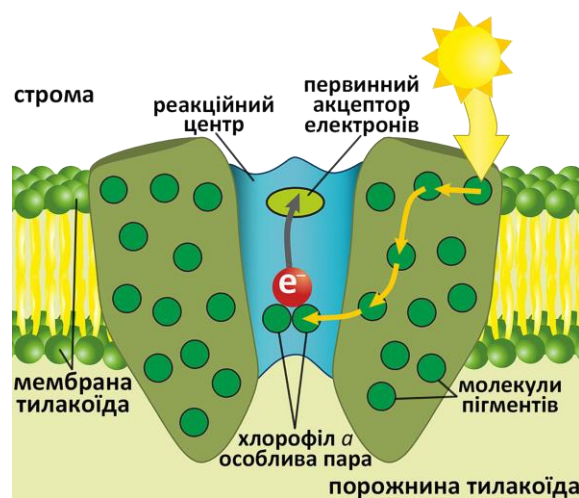


Рис. 1.5. Фотосистема.

Реакційний центр фотосистеми містить унікальну пару молекул хлорофілу *a*, яку часто називають *особливою парою*. Коли енергія досягає особливої пари, вона більше не передається іншим пігментам через резонансну передачу енергії. Натомість особлива пара може фактично втратити електрон під час збудження, передаючи його іншій молекулі в комплексі, яка називається *первинним акцептором електронів*. Із цим перенесенням електрон починає свій шлях ланцюгом транспортування електронів.

**Фотосистеми.** Існують два типи фотосистем у світлозалежних реакціях: фотосистема II (ФС II) і фотосистема I (ФС I). ФС II знаходиться першою на шляху потоку електронів, але її називають другою, оскільки вона була відкрита після ФС I.

Ключовими відмінностями між фотосистемами є:

1) особливі пари. Особливі пари двох фотосистем хлорофілу *a* поглинають різні довжини хвиль світла. Особлива пара ФС II найкраще поглинає світло при 680 нм, а особлива пара ФС I – при 700 нм. Через це особливі пари називаються P680 і P700 відповідно.

2) первинний акцептор. Особлива пара кожної фотосистеми передає електрони різним первинним акцепторам. Первинним акцептором електронів ФС II є феофітин – органічна молекула, схожа на хлорофіл, а первинним акцептором електронів ФС I є хлорофіл, який називається A<sub>0</sub>.

3) джерело електронів. Після втрати електрона кожна фотосистема поповнюється електронами з іншого джерела. Реакційний центр ФС II отримує електрони з води, тоді як реакційний центр ФС I поповнюється електронами, які передаються ланцюгом транспортування електронів від ФС II (рис. 1.6, 1.7).

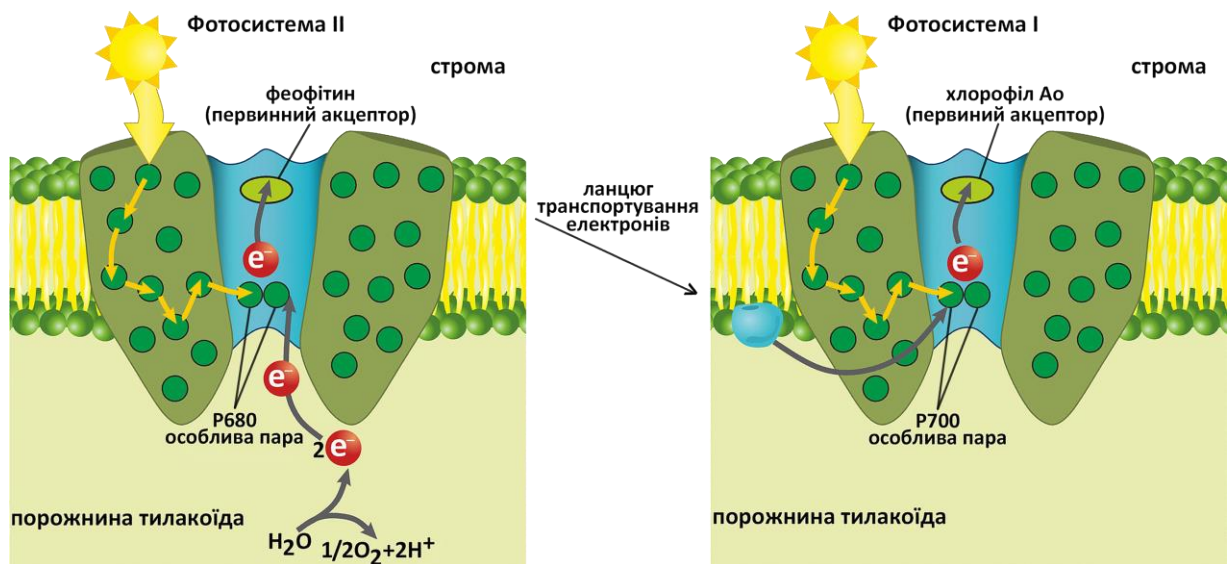


Рис. 1.6. Відмінності між фотосистемами II і I.

Під час реакцій, які залежать від світла, електрон, збуджений у ФС II, передається першою частиною ланцюга транспортування електронів до ФС I (втрачаючи при цьому енергію). У ФС I електрон знову збуджується і передається другою частиною ланцюга транспортування електронів до кінцевого акцептора електронів (рис. 1.7).

*Фотосистема II.* Коли особлива пара Р680 ФС II поглинає енергію, вона переходить у збуджений (високоенергетичний) стан. Збуджений Р680 є активним донором електронів і може передавати свій збуджений електрон до первинного акцептора електронів – феофітину. Далі електрон буде транспортуватись першою частиною фотосинтетичного ланцюга транспортування електронів у серії окисно-відновних реакцій, або реакцій перенесення електронів (рис. 1.7).

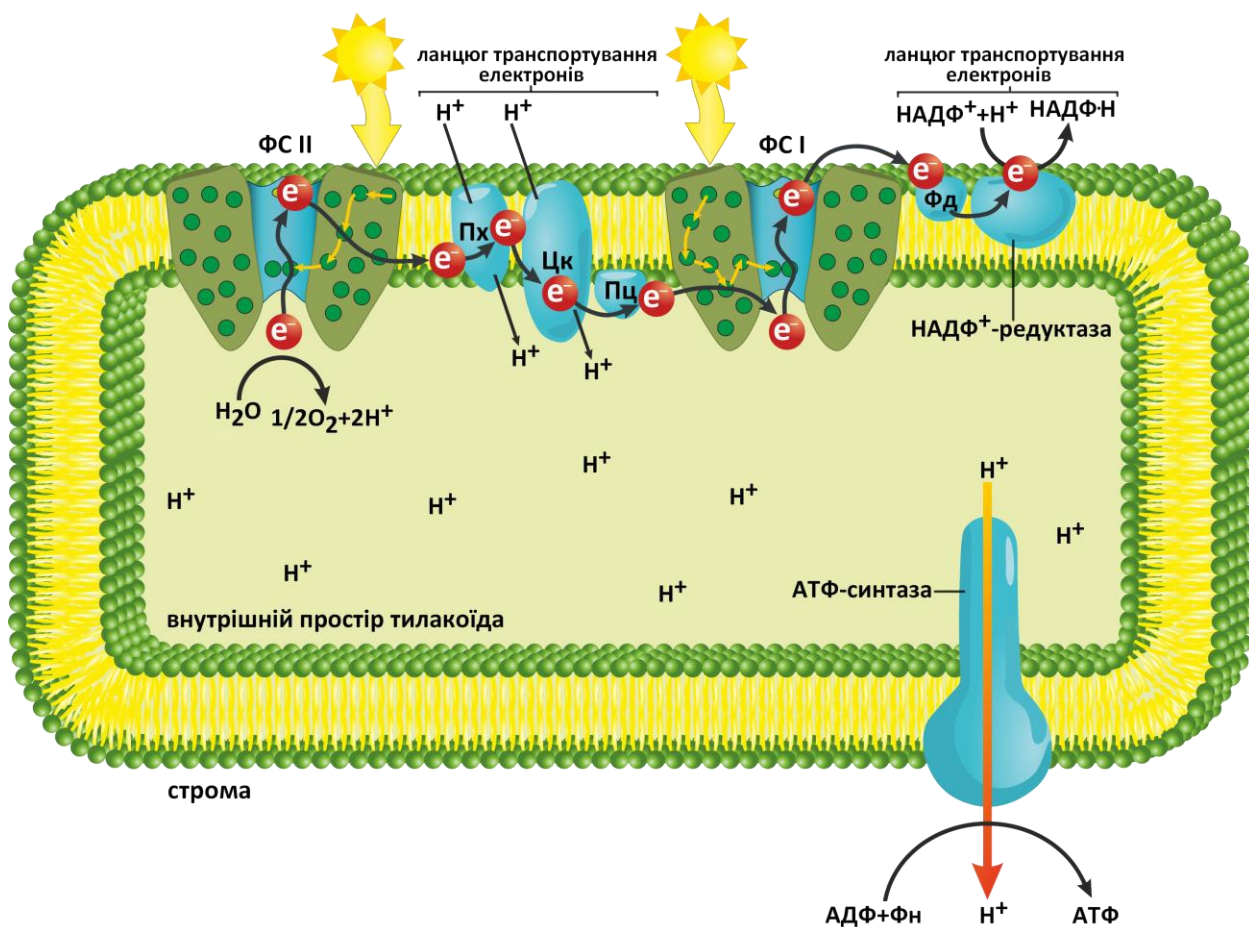
Після того, як особлива пара віддає свій електрон, вона отримує позитивний заряд і потребує нового електрона. Цей електрон утворюється внаслідок розщеплення молекул води – процес, що виконується частиною ФС II, яка називається *марганцевим центром*. Коли марганцевий центр розщеплює молекули води, він зв'язує їх дві одночасно, вилучаючи чотири електрони, з вивільненням протонів Гідрогену ( $H^+$ ) і утворенням молекули  $O_2$ . Близько 10% кисню використовується мітохондріями в листку для підтримки окиснювального фосфорилування, інша частина надходить в атмосферу, де використовується аеробними організмами для дихання.

*Ланцюги транспортування електронів і фотосистема I.* Коли електрон залишає ФС II, він спочатку переноситься на невелику органічну молекулу – пластохінон (Пх), потім на цитохромний комплекс (Цк) і нарешті на білок, що містить Купрум – пластоціанін (Пц). При переході електрона ланцюгом транспортування електронів він переходить від вищого енергетичного рівня до нижчого, вивільняючи енергію. Частина енергії використовується для перекачування протонів Гідрогену зі строми хлоропласта всередину тилакоїда. Ця передача протонів Гідрогену, разом із утворенням протонів Гідрогену внаслідок розщеплення води, утворює протонний градієнт для виробництва АТФ (рис. 1.7).

Після того, як електрон пройшов першою частиною ланцюга транспортування електронів, він досягає ФС I, де приєднується до особливої пари хлорофілу *a* під назвою Р700. Оскільки електрони втрачають енергію до того, як потрапляють до ФС I, вони повторно активуються через поглинання іншого фотона.

Збуджена Р700 є дуже активним донором електронів, надсилаючи електрон другою частиною ланцюга транспортування електронів. У цій серії реакцій електрон спочатку передається білку фередоксину (Фд), далі – ферменту НАДФ<sup>+</sup>-редуктазі, яка переносить електрони до НАДФ<sup>+</sup> для утворення НАДФ·Н (рис. 1.7). НАДФ·Н надходить до циклу

Кальвіна, де його електрони будуть використані для утворення вуглеводів із вуглекислого газу.



**Рис. 1.7. Світлозалежні реакції, які відбуваються в мембранах тилакоїдів хлоропластів та використовують енергію сонця для утворення АТФ, НАДФ·Н та  $O_2$ .**

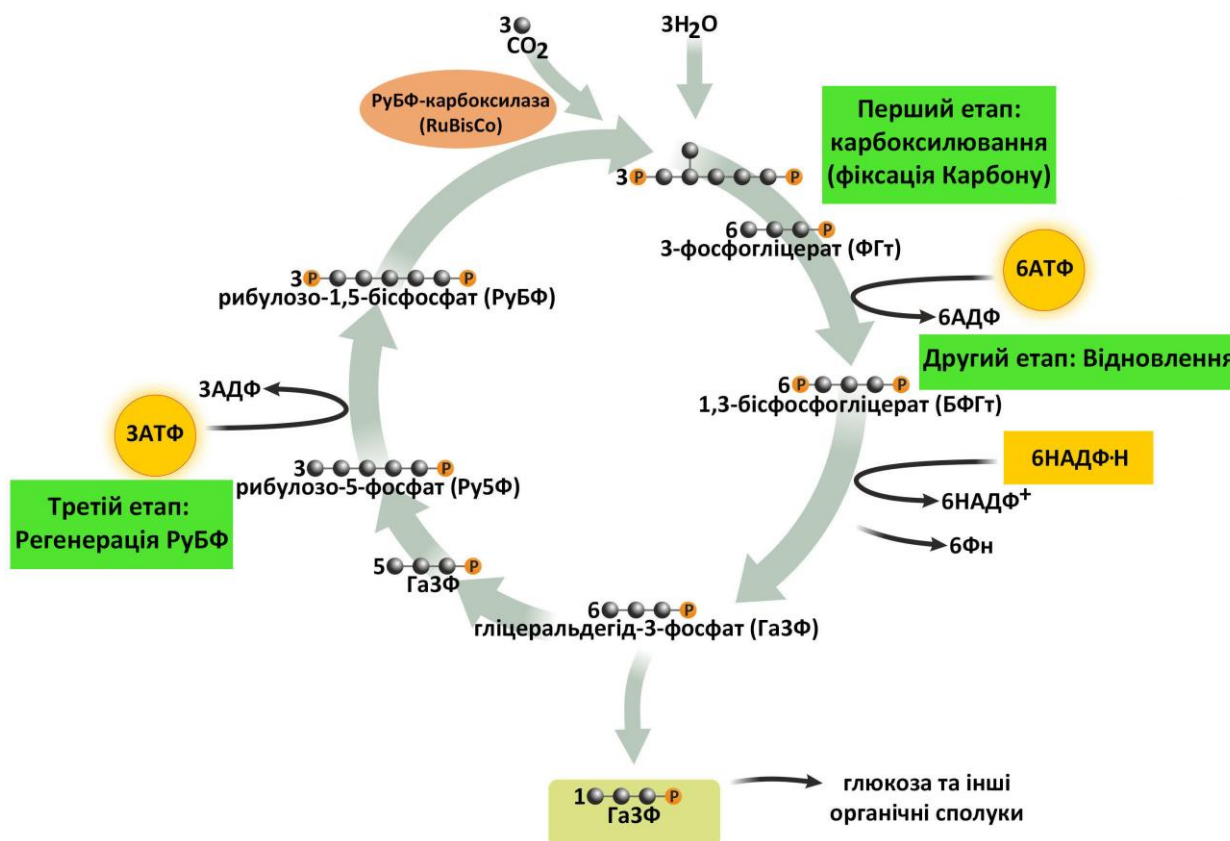
Іншою складовою частиною, необхідною для циклу Кальвіна, є АТФ, яка також утворюється при світлових реакціях. Протони Гідрогену накопичуються всередині тилакоїда і створюють електрохімічний градієнт через різницю їх концентрації всередині тилакоїда та стромі. При цьому протони Гідрогену дифундують назад по електрохімічному градієнту з тилакоїда в строму, тобто з області їх високої концентрації до низької через напівпроникну структуру – тилакоїдну мембрану і єдиний шлях їх проходження – через вбудований трансмембранний білковий комплекс – фермент АТФ-синтазу (*хеміосмос*). Енергія, що генерується потоком протонів Гідрогену, дозволяє АТФ-синтазі утворити АТФ із АДФ та залишку ортофосфатної кислоти (Фн) у процесі, який називається *фотофосфорилуванням*.

### **Темнова фаза фотосинтезу.**

У вищих рослин виявлено три різні механізми світлoneзалежних (темнових) реакцій чи, точніше, один основний процес і два його варіанти. Основний процес – це фіксація вуглекислого газу в *циклі Кальвіна* (на честь ученого М. Кальвіна, який дослідив цей процес). Рослини, у яких відбуваються тільки реакції цього циклу, називають  $C_3$ -рослинами (поширені в зонах із помірним кліматом). Інші варіанти –  $C_4$ -шлях і САМ-метаболізм (від англ. *Crassulacean acid metabolism* – метаболізм органічних кислот за типом товстянкових), у яких також відбувається цикл Кальвіна, але процес фіксації і переведення  $CO_2$  у вуглеводи супроводжується і іншими реакціями, специфічними для кожної групи рослин.



У циклі Кальвіна, який є ланцюгом послідовних ферментативних перетворень ряду сполук, виділяють три етапи: карбоксилювання (фіксація Карбону), відновлення та регенерації (рис. 1.8). Енергія, яка забезпечує цикл Кальвіна, акумулюється хлоропластами у світловій фазі і надходить у формі АТФ і НАДФ·Н.



Початковим, а також кінцевим продуктом у циклі Кальвіна є рибулозо-1,5-бісфосфат (РуБФ) – п'ятиуглецевий цукор із двома фосфатними групами. Перший етап – **карбоксилювання** розпочинає ланцюг фіксації Карбону з вуглекислого газу в рослинах, при якому CO<sub>2</sub> входить у цикл і з'єднується з РуБФ. Цей процес каталізує фермент рибулозо-1,5-бісфосфаткарбоксилаза/оксигеназа (РуБФ-карбоксилаза), найбільш широко відомий під короткою назвою *RuBisCO*, або просто *rubisco*, який у великій кількості знаходиться в стромі хлоропластів. *RuBisCO* вважається найпоширенішим білком у світі, бо присутній у рослинах, що здатні фотосинтезувати та здійснювати молекулярний синтез за циклом Кальвіна, вміст якого складає 50 % усіх розчинних білків листка.

Другий етап – **відновлення**, тобто видалення Оксигену (або приєднання Гідрогену) з продуктів карбоксилювання за участю НАДФ·Н та енергії АТФ. За участі АТФ (яка переходить в АДФ), синтезованого у світловій фазі фотосинтезу, відбувається фосфорилування молекул ФГт з утворенням двох молекул 1,3-бісфосфогліцерату (БФГт). Збагачені енергією молекули БФГт приєднують атоми Гідрогену надані НАДФ·Н (яка переходить у НАДФ<sup>+</sup>), тому відбувається відновлення БФГт з утворенням двох молекул

гліцеральдегід-3-фосфату (ГЗФ). Це перші цукри-тріози, що утворюються під час фотосинтезу і вказують на його закінчення. 1/6 частина молекул ГЗФ використовується для синтезу вуглеводів, а 5/6 – на регенерацію первинного акцептора  $\text{CO}_2$  – РуБФ (третій етап – **регенерація**). Отже, під час третього етапу з одержаних тривуглецевих сполук під дією ферментів утворюються чотири-, п'яти-, шести- і семивуглецеві цукри. З шестивуглецевої молекули утворюється глюкоза, з якої синтезується сахароза та крохмаль. Із п'ятивуглецевої молекули – рибулозо-5-фосфат (Ру5Ф) внаслідок фосфорилування за участі АТФ (яка переходить в АДФ), утворюється РуБФ і цикл замикається. Таким чином, синтез цих молекул є останнім етапом циклу Кальвіна.

При кожному оберті циклу Кальвіна до нього залучається та відновлюється одна молекула  $\text{CO}_2$  і регенерується одна молекула РуБФ. Тому для синтезу однієї шестивуглецевої молекули глюкози (гексози) необхідні шість обертів циклу з фіксацією шести атомів Карбону.

У стромі хлоропластів, крім того, з частини ГЗФ утворюються жирні кислоти, амінокислоти, крохмаль. Синтез сахарози закінчується в цитоплазмі.

**Хромопласти** забарвлені в жовтий, жовтогарячий або червоний колір завдяки великому вмісту пігментів, які відносяться до групи каротиноїдів. Здебільшого вони похідні хлоропластів, зрідка – лейкопластів. Зустрічаються в клітинах пелюсток, зрілих плодів, коренеплодів (морква), а також в осінньому листі. Внутрішня структура їх слабо виражена, зустрічаються залишки ламелярних систем. Каротиноїди часто розчинені в ліпідних пластоглобулах, які займають значний об'єм хромопласта. Достатньо рідко (коренеплоди моркви, плоди гарбуза, помідора) каротиноїди відкладаються у вигляді кристалів різної форми. Функція хромопластів до кінця не з'ясована. Більшість із них – пластиди, які старіють. Непряме їх значення полягає в тому, що вони надають відповідного забарвлення віночкам квіток та плодам, яке приваблює комах – запилювачів квіток та тварин, що сприяють поширенню плодів і насіння.

**Лейкопласти** – дрібні безбарвні (відсутні пігменти) пластиди, різноманітні за формою, які часто групуються біля ядра клітини. Зустрічаються в клітинах спеціалізованих запасуючих тканин деяких рослинних органів (бульб, кореневищ, коренів, ендосперму, сім'ядолей насіння), а також у меристематичних клітинах, корі молодих стебел, епідермі листків. Внутрішня мембранна система слабо розвинута. Лейкопласти беруть участь у накопиченні запасних поживних речовин (крохмалю, рідше білків і жирів), які синтезуються в них із асимілятів, що надходять у запасуючі органи. Залежно від типу запасних речовин, що відкладаються в лейкопластах, їх поділяють на: *амілопласти* – накопичують запасний крохмаль (вуглевод) у вигляді зерен, зустрічаються найчастіше; *протеїнопласти* – накопичують запасний білок у вигляді кристалів або аморфної маси; *олеопласти* – накопичують жири у вигляді крапель або пластоглобул (рис. 1.2).

Формуються пластиди з **пропластид** (недиференційованих пластид) на ранніх етапах розвитку. При затримці розвитку пропластид через причини недостатнього освітлення у них утворюються проламелярні тільця і такі структури називають **етіопластами**. З етіопластів на світлі формуються хлоропласти (рис. 1.2).

Пластиди легко можуть переходити від одного типу до іншого.

## ХІД РОБОТИ

**1. Виготовити препарат листка елодеї канадської (*Elodea canadensis*), розглянути будову її клітини, хлоропласти, простежити рух цитоплазми (рис. 1.9).**

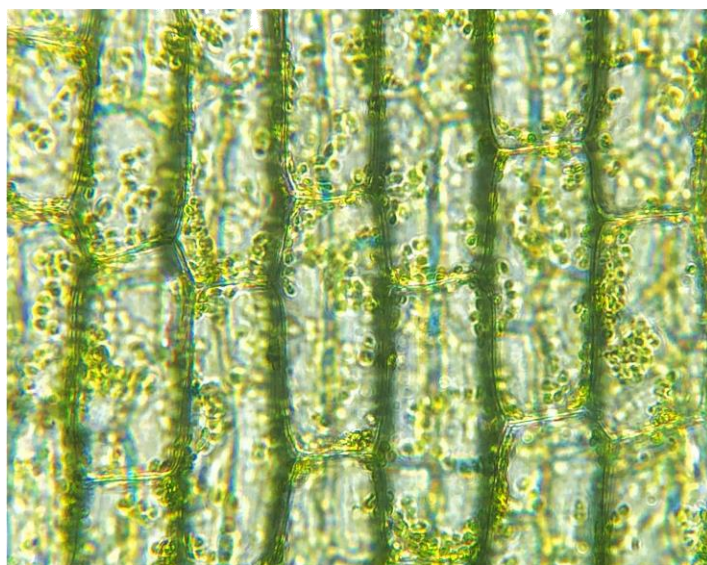
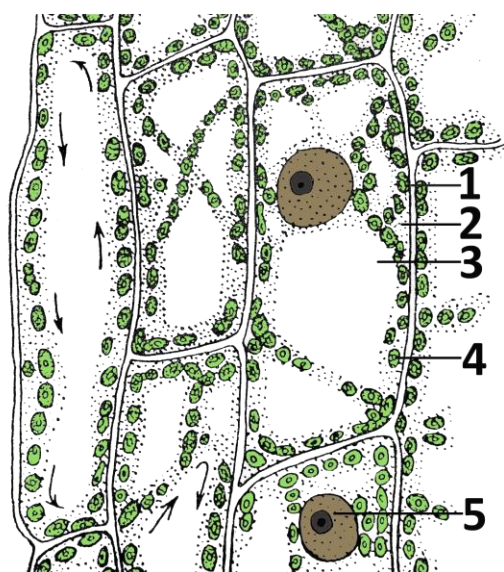
Листок із верхівки стебла елодеї покладіть абаксіальним (морфологічно нижнім) боком у краплю води на предметне скло і накрийте покривним скельцем. Основна тканина листка складається з ізодіаметричних або довгастих із тупими кінцями клітин (за формою паренхімних), тоді як клітини середньої жилки листка і периферії листової пластинки більш вузькі і дрібні (прозенхімні).

Будову клітин і рух цитоплазми краще розглядати при великому збільшенні мікроскопа. Для цього виберіть поле зору біля центральної жилки в основі листка, де клітини містять меншу кількість хлоропластів і легше виявити рух цитоплазми. В клітинах можна помітити суцільну клітинну оболонку, яка оточує протопласт (живий вміст клітини). Під оболонкою тонким шаром тягнеться цитоплазма, у якій містяться численні хлоропласти еліпсоїдальної форми. Інколи в клітинах можна побачити кулясте ядро. У центрі клітини розташована вакуоля, заповнена безбарвним клітинним соком.

Уважно розглядаючи препарат, можна побачити, як цитоплазма здійснює обертальний (коловий) рух уздовж клітинної оболонки (спостерігається у клітинах з однією вакуолею), захоплюючи за собою хлоропласти та ядро, які роблять цей рух більш помітним. Швидкість руху збільшується з підвищенням температури, але до певної межі. Прискорення руху також можна стимулювати невеликою кількістю спирту або ефіру.

При перенесенні листків елодеї в 95%-вий етиловий спирт і кип'ятіння хлорофіл руйнується, зелене забарвлення зникає і в клітині залишаються безбарвні хлоропласти. Листки переносять у воду на предметне скло і накривають покривним скельцем. З-під покривного скельця фільтрувальним папером відтягують воду, а з протилежного боку додають одну-дві краплі розчину Люголя. Від йоду хлоропласти забарвлюються в жовтуватий колір, що свідчить про наявність білків у їхньому складі. Також у чорно-фіолетовий колір зафарбовуються зерна первинного крохмалю, що утворюються внаслідок фотосинтезу.

**Зарисувати** кілька клітин елодеї, зазначити їхні складові частини – клітинну оболонку, цитоплазму, вакуолю, хлоропласти, ядро. В одній із клітин вказати стрілками напрям руху цитоплазми.



**Рис. 1.9.** Клітини листка елодеї канадської (*Elodea canadensis*):

1 – клітинна оболонка, 2 – цитоплазма, 3 – вакуоля, 4 – хлоропласт, 5 – ядро; стрілками вказаний напрям руху цитоплазми

Оригінальне мікрофото.

**2. Виготовити препарат клітин м'якуша плодів помідора їстівного (*Lycopersicon esculentum*), розглянути будову його клітини, хромопласти (рис. 1.10).**

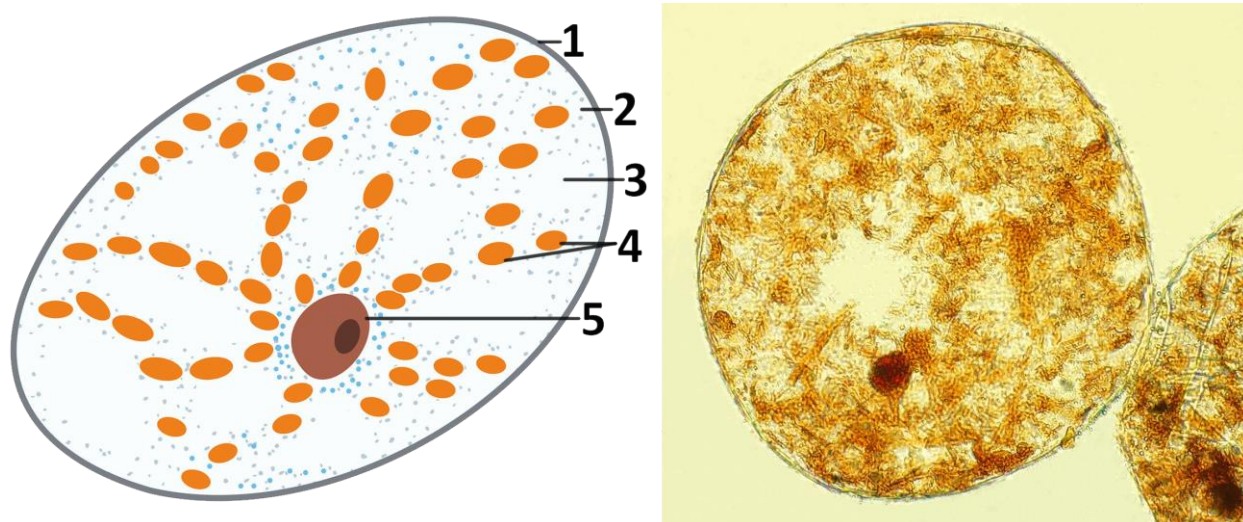
Із плоду помідора відділіть скальпелем епідерму та препарувальною голкою відберіть трохи м'якуша, рівномірно розподіливши його у краплі води на предметному склі. Виготовлений препарат накрийте покривним скельцем.

Клітини м'якуша плоду помідора мають різні розміри та форму (круглу, овальну, видовжену). В них добре видно клітинні оболонки, до яких прилягає тонкий шар цитоплазми, від якого в різні боки відходять цитоплазматичні тяжі. Останні утворюють у



клітині сітку, що містить різного розміру вакуолі. Ядро, оточене цитоплазмою, розташоване або посередині клітини, або з краю біля її оболонки. Хромопласти мають вигляд пластинок неправильної форми оранжевого кольору. Під впливом розчину Люголя цитоплазма клітин забарвлюється в жовтий колір, ядро – бурий, крохмальні зерна – синій.

**Зарисувати** кілька клітин м'якуша плодів помідора, зазначити їхні складові частини – клітинну оболонку, ядро, цитоплазму, вакуолі, хромопласти.



**Рис. 1.10. Клітини м'якуша плоду помідора їстівного (*Lycopersicon esculentum*):**

1 – клітинна оболонка; 2 – цитоплазма; 3 – вакуоля; 4 – хромопласти; 5 – ядро

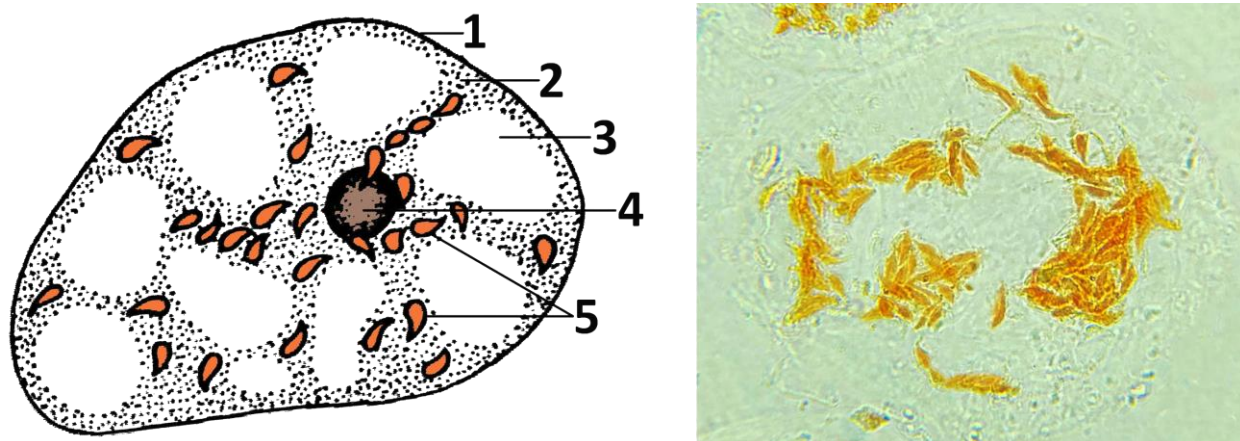
Оригінальне мікрофото.

**3. Виготовити препарат клітин м'якуша плодів шипшини собачої (*Rosa canina*), розглянути будову їхньої клітини, хромопласти (рис. 1.11).**

Розріжте епідерму зрілого плоду шипшини та кінчиком скальпеля наскребіть невелику кількість м'якоті. Останню розітріть на предметному склі в краплі води так, щоб відокремились окремі клітини та накрийте покривним скельцем.

Клітини шипшини округлої форми. До тонких клітинних оболонок прилягає шар цитоплазми, від якого відходять цитоплазматичні тяжі, перетинаючи клітину в кількох напрямках. Ядро занурене в цитоплазму. Хромопласти оранжевого кольору здебільшого округлої форми розміщені в цитоплазмі більш-менш рівномірно, часто у великій кількості навколо ядра.

**Зарисувати** кілька клітин м'якуша плодів шипшини, зазначити їхні складові частини – клітинну оболонку, ядро, цитоплазму, вакуолі, хромопласти.



**Рис. 1.11. Клітина м'якуша плоду шипшини собачої (*Rosa canina*):**

1 – клітинна оболонка; 2 – цитоплазма; 3 – вакуоля; 4 – ядро; 5 – хромопласти

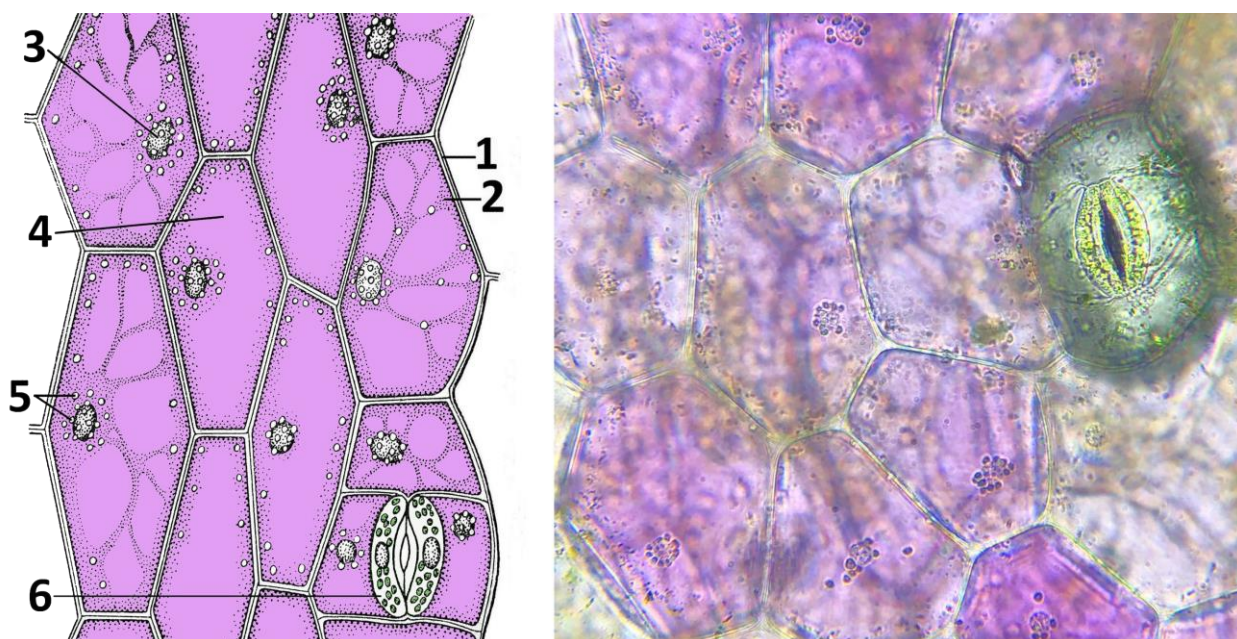
Оригінальне мікрофото.

**4. Виготовити препарат клітин епідерми листка традесканції (*Tradescantia* sp.), розглянути будову її клітини, лейкопласти (рис. 1.12).**

Листок традесканції фіолетового кольору перевертають нижнім боком догори і пінцетом зривають шматок епідерми з середньої жилки. Епідерму поміщають у слабкий розчин сахарози на предметне скло і накривають покривним скельцем.

При малому збільшенні видно забарвлені і незабарвлені клітини. Забарвлені клітини вивчають при великому збільшенні. Клітинний вміст складається, в основному, із забарвленого у фіолетовий колір (завдяки пігменту антоціану) клітинного соку, незначної кількості зернистої цитоплазми та ядра округлої форми. Цитоплазма розміщена вздовж клітинної оболонки у вигляді суцільного шару або цитоплазматичних тяжів, розділяючи окремі вакуолі. У більшості клітин ядро оточене дрібними безбарвними кулястими лейкопластами, хоча останні зустрічаються і в інших частинах клітини, але завжди в цитоплазмі.

**Зарисувати** кілька клітин традесканції, зазначити їхні складові частини – клітинну оболонку, ядро, цитоплазму, вакуолі, лейкопласти.



**Рис. 1.12. Клітини епідерми листка (*Tradescantia* sp.):**

1 – клітинна оболонка; 2 – цитоплазма; 3 – ядро; 4 – вакуоля; 5 – скупчення лейкопластів навколо ядра; 6 – протоплазматичні тяжі

Оригінальне мікрофото.

**Заняття № 2. Лабораторна робота:  
БУДОВА КЛІТИННОЇ ОБОЛОНКИ. ОСМОТИЧНІ ВЛАСТИВОСТІ РОСЛИННОЇ  
КЛІТИНИ**

**МЕТА:** ознайомитися з будовою клітинної оболонки і осмотичними властивостями рослинної клітини.

**ЗАВДАННЯ:**

1. засвоїти гістохімічні реакції на речовини клітинної оболонки;
2. навчитися виявляти пігменти клітинного соку.

**ОБЛАДНАННЯ:** світлові мікроскопи, чашки Петрі, предметні й покривні скельця, препарувальні голки, пінцети, скляні палички, ножиці, леза бритви, піпетки, штатив для пробірок, пробірка, тримач для пробірок, спиртівка.

**МАТЕРІАЛИ І РЕАГЕНТИ:**

- листки алое справжнього (*Aloe vera* (L.) Burm.f.) та луски цибулі городньої (червоного сорту) (*Allium cepa* L.);



- фільтрувальний папір, дистильована вода, розчин хлор-цинк-йоду\*, розчин Судану III\*, 10%-ний розчин натрію хлориду або 30%-ний розчин сахарози, гліцерол.

*\*Гістохімічні реакції на виявлення клітковини (целюлози). Реактив: хлор-цинк-йод (за Новопокровським). Приготування реактиву: готують два розчини: I – 20 г сухого цинк хлориду розчиняють у 8,5 мл дистильованої води при нагріванні, потім розчин охолоджують; II – 1,5 г кристалічного йоду і 3 г калій йодиду розчиняють у 60 мл холодної дистильованої води. При постійному збовтуванні розчин II (близько 1,5 мл) по краплях додають до розчину I до насичення, тобто до появи осаду. Суміш відстоюють, прозору частину зливають і зберігають у посуді з темного скла з притертою пробкою. Хлор-цинк-йод зафарбовує клітковину в синій, фіолетовий або синьо-фіолетовий колір, а здерев'янілі оболонки – в жовто-коричневі тони.*

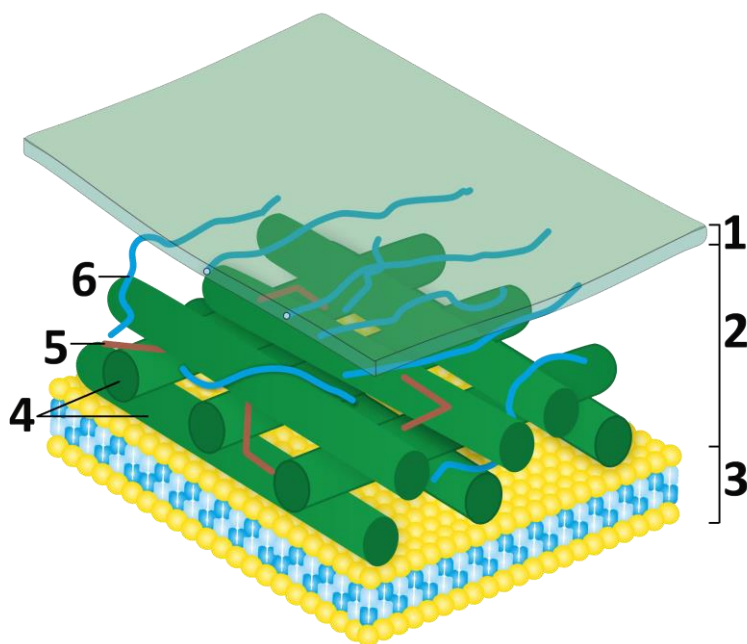
*Гістохімічні реакції на виявлення жиру, кутину, суберину. Реактив: Судан III (жиророзчинний фарбник). Приготування реактиву: 0,1 г Судану III розчиняють у 20 мл 96%-ного етилового спирту чи 0,01 г Судану III розчиняють у 10 мл суміші рівних об'ємів 96%-ного етилового спирту і гліцеролу. Розчин поміщають у посуд із темного скла і через неділю фільтрують. Жироподібні речовини під дією Судану III зафарбовуються в рожевий, оранжевий, оранжево-червоний колір.*

## ТЕОРЕТИЧНІ ВІДОМОСТІ

**Клітинна оболонка (клітинна стінка)** – продукт життєдіяльності протопласта (особливо апарата Гольджі та плазмалеми), що оточує його зовні. Значення її:

- визначає форму клітини;
- забезпечує захист протопласта (від механічних пошкоджень, шкідників, проникнення патогенних мікроорганізмів, втрати води і висихання);
- механічна опора клітинам і органам рослин;
- бере участь в осмотичних властивостях клітини, обмежуючи розтягування протопласта і запобігаючи його розриву під дією гідростатичного тиску вакуолі;
- бере участь у транспорті води і розчинених у ній речовин, що долають клітинну оболонку, перш ніж потрапити в цитоплазму або при виході з неї.

Основу оболонки складають полісахариди. Скелетною речовиною, яка надає їй міцності, є целюлоза (клітковина). Молекули целюлози зібрані в пучки – фібрили і занурені в матрикс, який складається з води, геміцелюлози, пектинових речовин, білка та ін. (рис. 2.1). При порівнянні конструкції оболонки з залізобетоном роль арматури виконують фібрили целюлози, а бетону – матрикс.



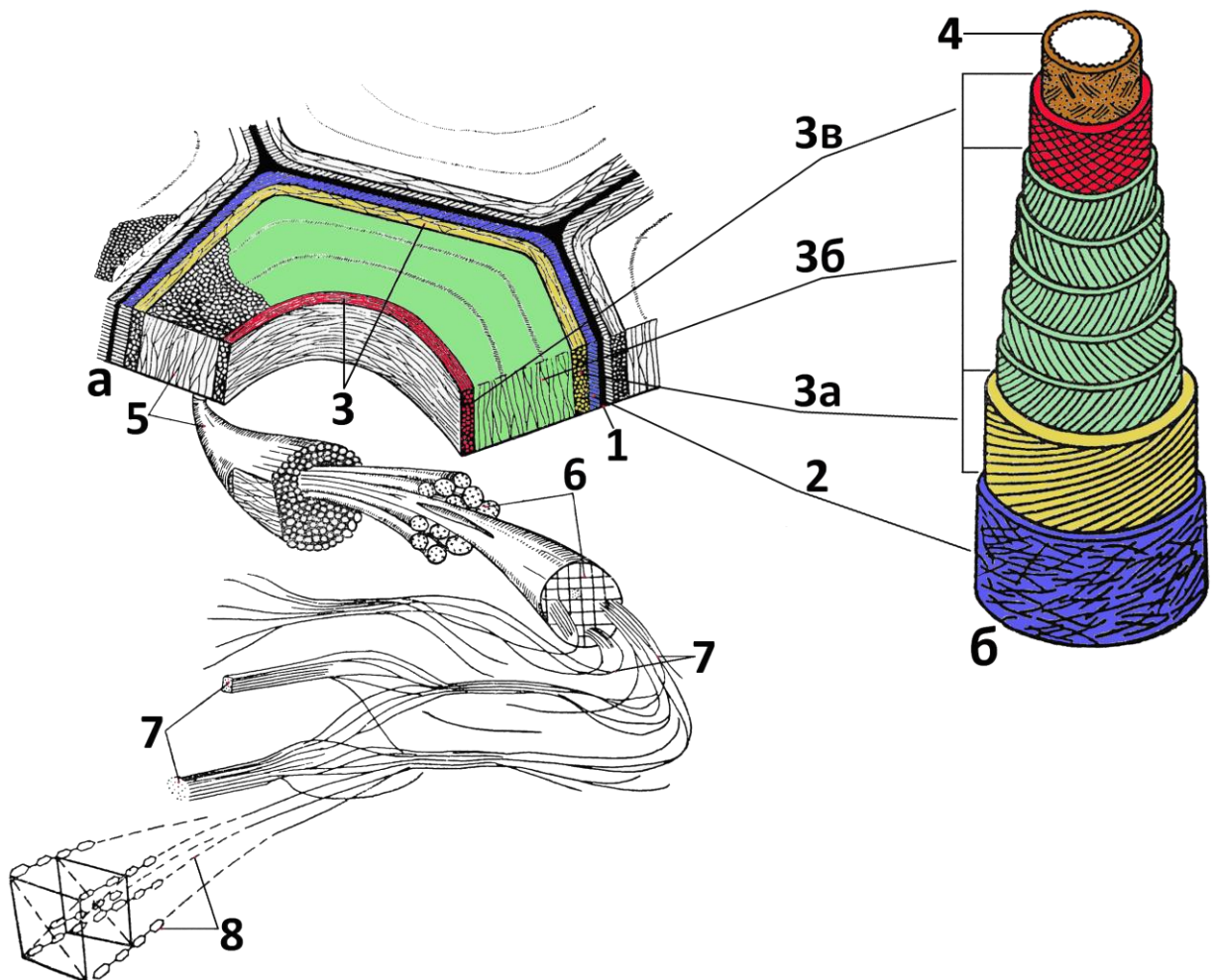
**Рис. 2.1. Схема будови клітинної оболонки:**

- 1 – серединна пластинка
- 2 – первинна оболонка клітини
- 3 – плазматична мембрана
- 4 – мікрофібрили целюлози
- 5 – геміцелюлоза
- 6 – пектин

За характером формування і хімічного складу клітинна оболонка буває первинною, вторинною, інколи – третинною.



Оболонка клітин у молодому віці в меристематичній зоні багата водою (60-90%), доля целюлози невелика (2-10%), основу складає матрикс. Така оболонка тонким, суцільним, але нерівномірним шаром вкриває протопласт і називається первинною (зберігається впродовж усього життя у меристемі, корневих волосках, мезофілі листків). Коли клітини втрачають твірну здатність, клітинна оболонка потовщується шляхом апозиції, тобто накладанням молекул целюлози на первинну оболонку з боку цитоплазми. Так формується вторинна оболонка, яка, в основному, містить целюлозу (80-90%) та незначну кількість матриксу (спостерігається у механічних тканинах, ксилемі) (рис. 2.2). На поперечному зрізі вона неоднорідна і можна виділити три шари:  $S_1$  – тонкий шар, що прилягає до первинної оболонки,  $S_2$  – середній шар, найтовстіший,  $S_3$  – внутрішній тонкий шар (називають третинною оболонкою, якщо сильно розвинений). Шари відрізняються орієнтацією фібрил. У шарах  $S_1$  і  $S_3$  вони розташовуються під великим кутом до поздовжньої осі клітини, а в шарі  $S_2$  – під меншим кутом. Проходження тяжів фібрил у різних напрямках надає міцності клітинній оболонці та забезпечує виконання нею опорної функції.



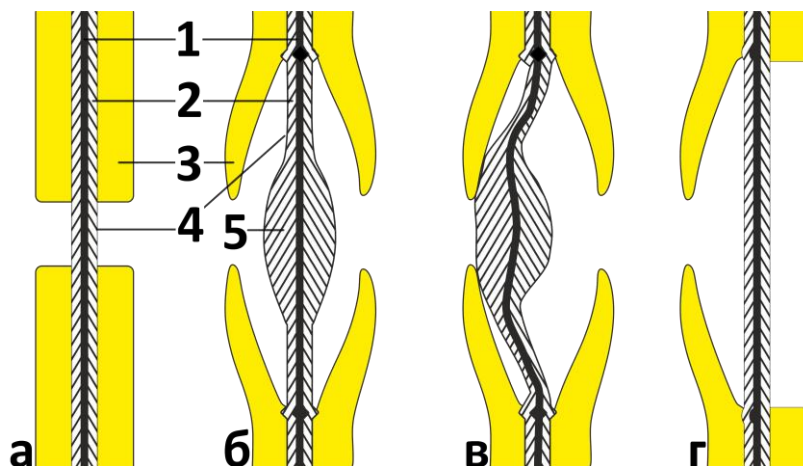
**Рис. 2.2. Схема будови клітинної оболонки (а) та орієнтація мікрофібрил у різних її шарах (б):**

1 – міжклітинний шар (серединна пластинка), 2 – первинна оболонка, 3 – вторинна оболонка (3а – зовнішній шар  $S_1$ ; 3б – шаруватість середнього шару  $S_2$ ; 3в – внутрішній шар  $S_3$ ), 4 – бородавчастий шар (утворюється після відмирання протопласта), 5 – фібрили, 6 – мікрофібрили, 7 – міцели, 8 – ланцюжки целюлози

Шари вторинної оболонки відкладаються всередину не суцільно, а тільки на товстій ділянці первинної оболонки. Непотовщені ділянки залишаються для міжклітинних зв'язків і називаються порами. Пори завжди розташовані парами одна навпроти одної і

розділяються замикаючою плівкою (поровою мембраною), яка складається з серединної пластинки і первинних оболонок двох сусідніх клітин. На зрізі пори мають вигляд вузьких каналів, що йдуть від порожнини клітини до замикаючої плівки. За формою каналів пори поділяються на: прості – притаманні, в основному, для живих клітин, і облямовані (у трахеїдах і трахеях) (рис. 2.3).

У *простих* пор канал циліндричний, діаметр його на всій відстані приблизно однаковий. У *облямованих* пор канал воронкоподібної форми, тобто звужується всередину клітини в міру росту в товщину вторинної оболонки. У результаті внутрішній отвір пори (апертура) є вузьким, ніж отвір, що межує з первинною оболонкою. *Напівоблямованими* називаються такі пори, які розміщуються парами, з яких одна пора проста, інша – облямована (утворюються на межі елементів ксилеми і паренхіми).



**Рис. 2.3. Схема будови різних пор:**

- а – проста
- б, в – облямовані
- г – напівоблямована
- 1 – серединні пластинки
- 2 – первинні оболонки клітин
- 3 – вторинні оболонки клітин
- 4 – замикаючі плівки пор
- 5 – торус

Оболонки сусідніх клітин з'єднані пектиновим прошарком – серединною пластинкою, яка утворюється при поділі клітин і часто зберігається між ними впродовж усього їхнього життя. Через неї і первинні оболонки суміжних клітин проходять цитоплазматичні тяжі (*плазмодесми*), які здійснюють обмін речовинами між клітинами (рис. 2.4). Завдяки плазмодесмам усі живі клітини з'єднуються в єдине ціле і утворюється так званий *симпласт* (рис. 2.5). Під час часткового розчинення серединних пластинок у тканинах і розходженні окремих клітин утворюються *міжклітинники*. При повному розчиненні (руйнуванні) серединних пластинок тканини відбувається повне роз'єднання клітин або мацерація. Руйнування пор призводить до утворення наскрізних отворів між клітинами – *перфорацій* (при цьому зазвичай протопласт таких клітин відмирає). У ситовидних трубках флоєми на замикаючій плівці утворюється багато дрібних отворів.

У багатьох тканин під час диференціювання клітин оболонка здатна зазнавати різних хімічних видозмін:

- *здерев'яніння (лігніфікації)* – спостерігається при інкрустації оболонки *лігніном* (високомолекулярний розгалужений полімер, побудований із залишків заміщених фенолоспиртів), що надає їй твердості та міцності (механічні та провідні тканини, клітини первинної кори, серцевини);

- *окорковіння* – відбувається при просочуванні оболонки жироподібною, хімічно дуже стійкою речовиною – *суберином* (гліцерид ненасичених жирних кислот), що робить її непроникною для води і газів та захищає рослину від втрати води, проникнення патогенних мікроорганізмів (покривні тканини і клітини, що відокремлюють пошкоджені ділянки органів);

- *кутинізація* – відкладання в оболонці *кутину* (гідрофобна воскоподібна речовина з залишків насичених вищих жирних окисислот та їхніх ефірів). Кутин часто нашаровується на зовнішніх стінках клітин епідерми у вигляді суцільної поверхневої плівки – кутикули, що робить оболонку непроникною для води і газів, захищає листки та

молоді стебла від зайвого випаровування, перешкоджає проникненню патогенних мікроорганізмів;

- *ослизнення* – у оболонках деяких видів рослин присутні *слизуваті полісахариди*, які здатні поглинати воду і утворювати *слизи*. Ослизнення притаманне корневим волоскам (допомагає контакту між клітиною і ґрунтом, завдяки чому забезпечується нормальне водопостачання клітини), а також клітинам епідерми листків ксерофітів (захищає їх від втрати води, сприяє поглинанню її з повітря), оболонці насіння;

- *мінералізація* – відкладання у клітинній оболонці солей Кальцію (водорості, волоски кропиви) і кремнезема (злаки, хвощі, осоки), що підвищує її жорсткість і твердість, захищаючи рослини від поїдання шкідниками та тваринами.



Рис. 2.4. Схема будови плазмодесми:

1 – серединна пластинка, 2 – клітинна оболонка, 3 – плазматична мембрана, 4 – ендоплазматичний ретикулум, 5 – плазмодесми, 6 – десмотрубочка, 7 – внутрішня порожнина плазмодесми

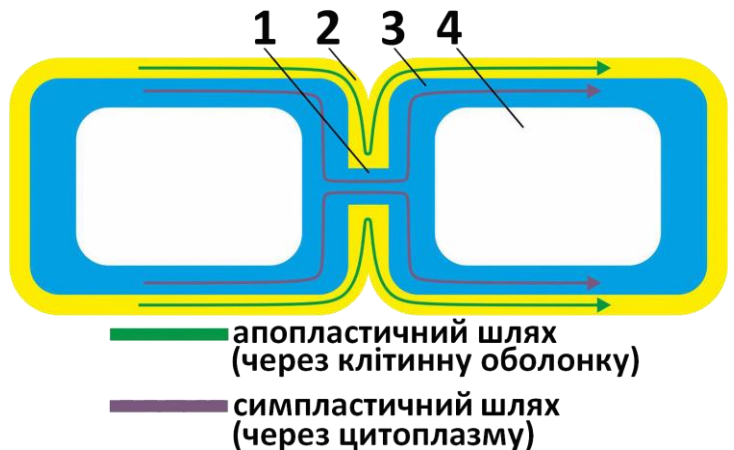


Рис. 2.5. Схема будови плазмодесми. Апопластичний та симпластичний шляхи транспорту води і мінеральних речовин.

1 – плазмодесма, 2 – клітинна оболонка, 3 – цитоплазма, 4 – вакуоля

**Вакуоля** – порожнина у клітині, заповнена клітинним соком, відмежована від цитоплазми мембраною – тонопластом. У меристематичних клітинах рослин формується багато дрібних вакуолей із пухирців на тяжках ендоплазматичного ретикулума. Поступово з ростом і розвитком клітин розмір вакуолей збільшується за рахунок їхнього злиття і збільшення об'єму. У диференційованих клітинах знаходиться переважно одна велика вакуоля, яка займає більшу частину протопласта клітини (70-90%). Цитоплазма та її структурні компоненти займають пристінне положення або зрідка пронизують вакуолярну порожнину тонкими тяжками.

**Клітинний сік** – водний розчин різних органічних і неорганічних речовин. До органічних речовин належать:

- вуглеводи (моно-, ди- і полісахариди), білки – запасні органічні речовини;
- органічні кислоти (щавлева, яблучна, лимонна, оцтова, винна та ін.) і їхні солі.

Велика кількість кислот міститься у незрілих плодах, де вони в процесі дозрівання перетворюються в ті чи інші характерні для виду запасні або ароматичні речовини. Органічні кислоти частково виконують роль фітонцидів і антибіотиків, захищаючи рослини від вірусних, бактеріальних і грибкових інфекцій, беруть участь у циклі Кребса, відіграють велику роль у процесі дихання. Солі органічних кислот можуть випадати в осад у вигляді кристалів, підвищувати осмотичний тиск клітини;

- алкалоїди, глікозиди, дубильні речовини (таніни) відіграють захисну роль (перешкоджають поїданню рослин шкідниками, зараженню їх патогенними мікроорганізмами), а терпени (каучук, гутаперча) затягують рани при пошкодженні рослин;

- пігменти (антоціани – червоно-фіолетові, флавіони – жовті) забарвлюють пагони, квіти і плоди.

До неорганічних речовин належать солі нітратної (нітрати), ортофосфатної (ортофосфати), хлоридної (хлориди) кислот, необхідні для живлення рослини.

Функції вакуолей полягають, з одного боку, в накопиченні запасних та ізоляції ергастичних (утворюються в процесі життєдіяльності рослинних клітин) речовин, з іншого – у підтримці тургору і регуляції водно-сольового обміну. Між клітинним соком, протопластом і клітинними оболонками постійно відбувається рух речовин і води. Тонoplast легкопроникний для води і, володіючи вибірковою проникністю, сповільнює вихід із вакуолі йонів і цукрів. Тому при достатньому обводненні клітинних оболонок вода буде поступати у вакуолі за рахунок *дифузії*.

Однонаправлений процес дифузії води через напівпроникну мембрану в бік розчину з більшою концентрацією називається *осмосом* (рис. 2.6). *Осмотичний тиск* – сила, яку потрібно прикласти, щоб перешкодити руху води через напівпроникну мембрану в бік розчину з більшою концентрацією. Чим вища концентрація розчину, тим вищий його осмотичний тиск. Якщо клітинний сік має вищу концентрацію, то вода буде проникати у вакуолю. Вакуоля, збільшуючись в об'ємі, буде тиснути на цитоплазму, притискаючи її до клітинної оболонки, створюючи цим самим *тургорний тиск*. Клітинна оболонка в силу своєї пружності буде здійснювати зворотний тиск на протопласт. Цей протитиск клітинної оболонки та мембрани називається *тургорним натягом*. У міру надходження води в клітину тургорний натяг зростає.

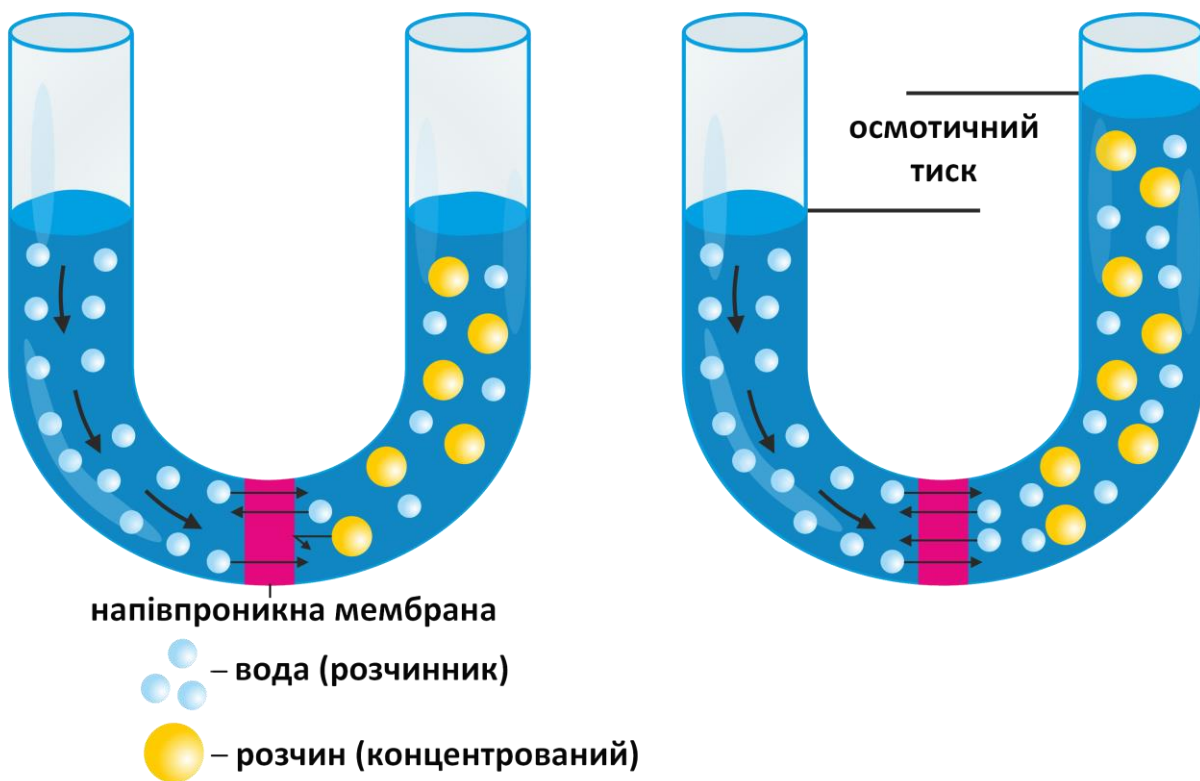


Рис. 2.6. Осмос.

Надходження води в клітину відбувається шляхом осмосу, тобто кількість води, що вбирається клітиною, обмежена можливостями розтягування клітинної оболонки. При досягненні межі розтяжності клітинної оболонки всмоктування води припиняється. Концентрація клітинного соку при цьому буде найменшою, тургорний натяг – максимальним, клітина матиме найбільш можливий об'єм.

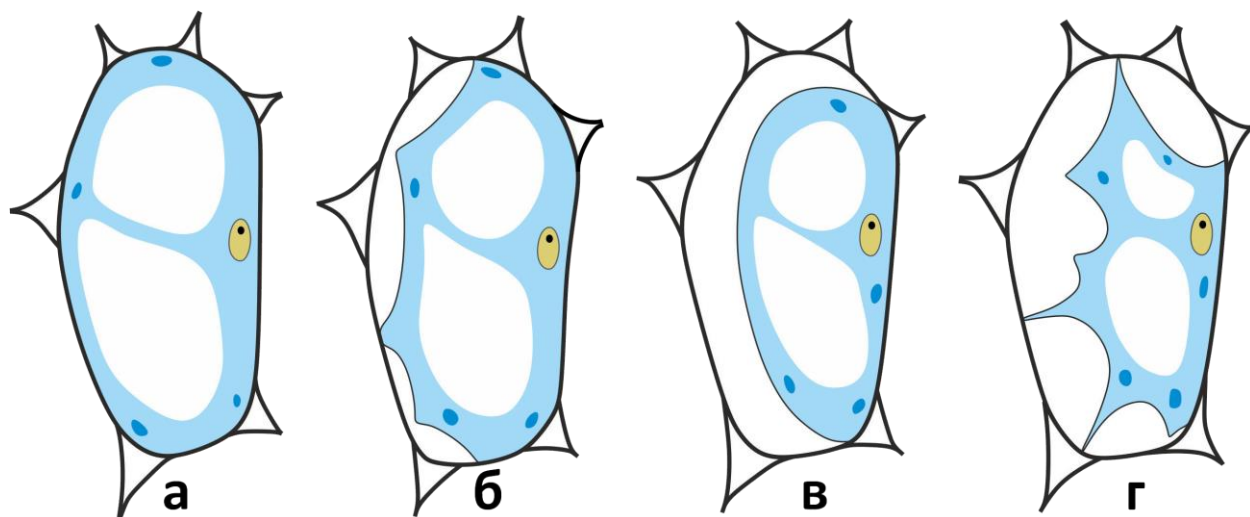


Стан напруження клітинної оболонки, що створюється гідростатичним тиском внутрішньоклітинної рідини, називається *тургором*. Тургор – нормальний фізіологічний стан рослинної клітини. Завдяки тургору рослина зберігає свою форму, займає певне положення в просторі, протистоїть механічним впливам.

Нестача води в рослині і тим самим в окремій клітині призводить до явища плазмолізу. *Плазмоліз* – явище відходження протопласту від клітинної оболонки та зменшення об'єму вакуолі. Плазмоліз може бути викликаний штучно при зануренні клітини в гіпертонічний розчин, тобто розчин більш концентрований, ніж власний вміст клітини. Розрізняють три форми плазмолізу (рис. 2.7):

- увігнутий;
- опуклий;
- судомний.

При слабкому плазмолізі відходження протоплазми від клітинної оболонки відбувається частково (*увігнутий* плазмоліз), а при сильному плазмолізі (в концентрованих розчинах) протоплазма відходить повністю і набуває вигляду опуклої грудочки (*опуклий* плазмоліз). Якщо протопласт зберігає зв'язок із клітинною оболонкою в окремих місцях, то при подальшому зменшенні об'єму в ході плазмолізу протопласт набуває неправильної форми (*судомний* плазмоліз). Тобто судомний плазмоліз є крайньою ступінню увігнутого. Якщо в клітинному соці наявний пігмент, сік при плазмолізі набуває більш інтенсивного забарвлення.



**Рис. 2.7. Основні форми плазмолізу (схема):**

а – початкова стадія, б – увігнутий, в – опуклий, г – судомний

Якщо плазмолізовані клітини залишаються живими, то можна провести *деплазмоліз*, тобто відновити тургор, для чого клітини слід помістити у водне середовище або в розчин із більш низькою концентрацією (гіпотонічний).

## ХІД РОБОТИ

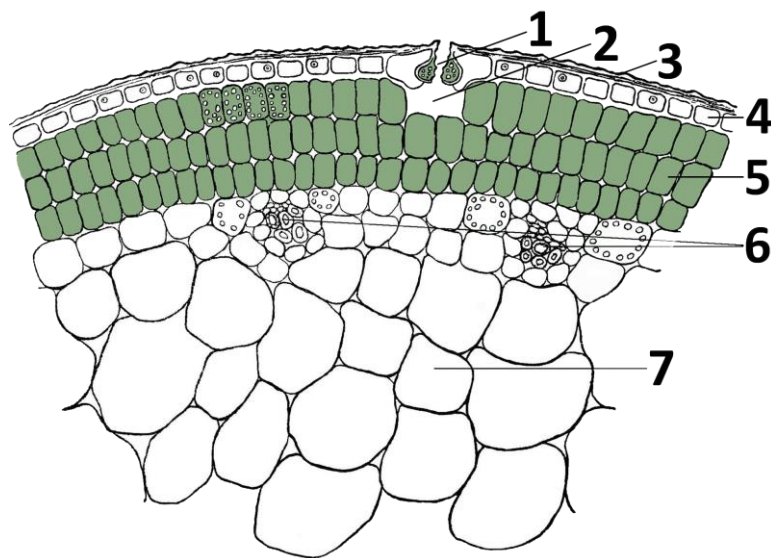
**1. Виготовити препарат поперечного зрізу листка алое справжнього (*Aloe vera*) та засвоїти гістохімічні реакції на речовини клітинної оболонки (рис. 2.8).**

Зробіть тонкий зріз листка алое та покладіть його на предметне скло в краплю хлор-цинк-йоду з додаванням краплі гліцеролу. Накрийте покривним скельцем. Розглядаючи препарат при малому збільшенні мікроскопа, можна побачити, що на поверхні листка знаходиться одношарова епідерма, зовнішні стінки якої вкриті горбкуватою кутикулою. Під епідермою розташована трьох-, чотирьохшарова стовпчаста паренхіма, до якої прилягають закриті колатеральні провідні пучки. Оскільки алое належить до сукулентів, які здатні нагромаджувати воду в листках, то значний об'єм

займає водоносна паренхіма. Остання складається з великих безбарвних клітин округлої форми та розташована в середній частині листка. Клітинний сік клітин водоносної паренхіми містить слиз, органічні кислоти і особливий алкалоїд – алоїн. Водоносна паренхіма створює своєрідний водяний резервуар, що забезпечує рослину водою в посушливий період. При великому збільшенні зверніть увагу на товщину і специфічне фіолетове забарвлення клітинних оболонок паренхімних клітин.

Інший зріз листка алое помістіть у розчин Судан III (10-60 хв.), злегка підігрійте над вогнем спиртівки. Перенесіть зафарбований зріз на предметне скло в гліцерол і накрийте покривним скельцем. Знайдіть клітини епідерми і кутикулу, зафарбовані в рожево-жовтий колір.

**Зарисувати** кілька паренхімних клітин та клітин епідерми з кутинізованою оболонкою, зазначити їхні складові частини та забарвлення, отримане при дії різних реактивів на оболонки.



**Рис. 2.8. Листок алое справжнього (*Aloe vera*) на поперечному зрізі:**

- 1 – продих
- 2 – повітряна порожнина
- 3 – кутикула
- 4 – епідерма
- 5 – палисадна (стовпчаста) паренхіма
- 6 – провідні пучки
- 7 – водоносна тканина

**2. Виготовити препарат із луски цибулі городньої (*Allium cepa*) червоного сорту та виявити пігмент антоціан у клітинному соці плазмолітичним методом (рис. 2.9).**

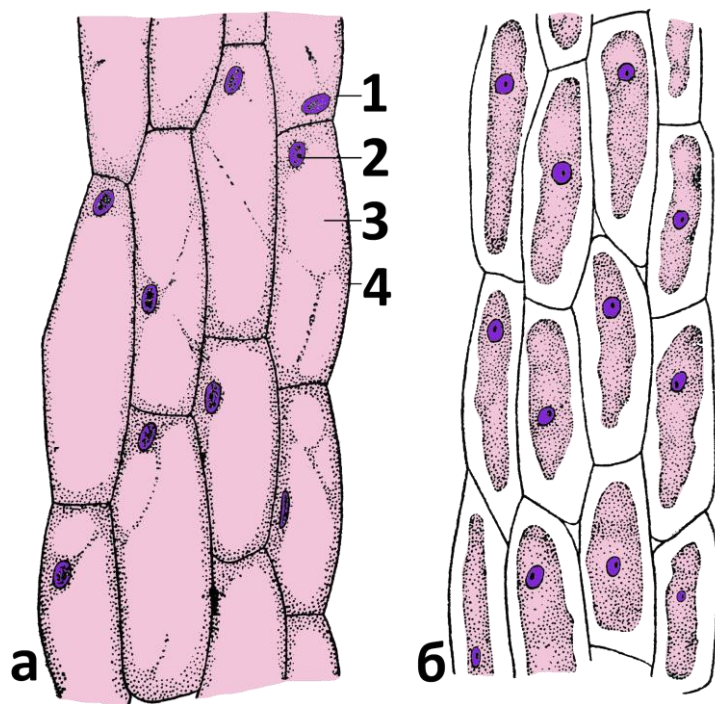
Пінцетом або препарувальною голкою зніміть епідерму з увігнутої поверхні соковитої луски цибулі, покладіть у краплю води на предметне скло зовнішнім боком догори та накрийте покривним скельцем. При малому збільшенні знайдіть ділянку з одного шару клітин, де добре помітні ядра і цитоплазма. При великому збільшенні розгляньте клітини в стані тургору.

Не знімаючи покривного скельця, нанесіть із одного його краю краплю 10%-ного розчину NaCl або 30%-ного розчину сахарози (плазмолітик), з протилежного – смужку фільтрувального паперу. У міру того, як фільтрувальний папір втягуватиме воду, розчин NaCl або сахарози буде надходити під покривне скельце та проникати у клітини. При цьому буде помітно, як об'єм вакуолі внаслідок відтягування з неї води плазмолітиком зменшується. Мембрани протопластів також почнуть відставати від клітинних оболонок спочатку лише місцями, а згодом по всій довжині оболонки. Протопласти клітин нарешті стиснуться до невеликих грудочок, оскільки відбудеться повний плазмоліз клітин. Простір між клітинною оболонкою і плазмалемою заповниться плазмолітиком, який проникне крізь пори клітинної оболонки, але не потраплятиме через плазмалему в протопласти.

Розглянувши плазмолізовані клітини, здійснюють деплазмоліз. Для цього з одного боку покривного скельця наносять кілька крапель води, а з іншого – фільтрувальним папером відтягують розчин плазмолітика, доки він повністю не заміниться водою. При цьому вода починає надходити в клітину, об'єм вакуолі зростає, протопласт знову

притискається до клітинних оболонок, витісняючи плазмолітик. Під впливом внутрішнього тиску клітинна оболонка розтягується і клітина переходить у напружений стан – стан тургору. Явище деплазмолізу показує, що клітина не втратила своєї життєздатності.

**Зарисувати** клітини на різних стадіях плазмолізу, зазначити відмінності в інтенсивності забарвлення клітинного соку і цитоплазми, а також складові частини клітини – оболонку, ядро, вакуолю, цитоплазму.



**Рис. 2.9. Епідерма з зовнішнього боку луски цибулі городньої (*Allium cepa*):**

а:

- 1 – оболонка
- 2 – ядро з ядерцем
- 3 – вакуоля
- 4 – цитоплазма

б. помітно відставання всього вмісту протопласту від клітинної оболонки при плазмолізі

### **Заняття № 3. Лабораторна робота: ЗАПАСНІ ТА ЕКСКРЕТОРНІ РЕЧОВИНИ РОСЛИННОЇ КЛІТИНИ**

**МЕТА:** ознайомитись із різноманітністю і формами відкладання запасних та екскреторних речовин, які утворюються в рослинних клітинах.

#### **ЗАВДАННЯ:**

1. засвоїти класифікацію хімічних речовин клітини за їхніми функціями в її життєдіяльності;
2. вивчити форми відкладання запасних і екскреторних речовин;
3. опанувати гістохімічні методи виявлення запасних речовин рослинної клітини.

**ОБЛАДНАННЯ:** світлові мікроскопи, чашки Петрі, предметні й покривні скельця, препарувальні голки, пінцети, скальпель, скляні палички, ножиці, леза бритви, піпетки, спиртівка.

#### **МАТЕРІАЛИ І РЕАГЕНТИ:**

- бульби картоплі (*Solanum tuberosum* L.), насіння рицини звичайної (*Ricinus communis* L.), луски цибулі городньої (*Allium cepa* L.), листок бегонії (*Begonia* sp.), кореневище купини пахучої (*Polygonatum odoratum* (Mill.) Druce);

- фільтрувальний папір, дистильована вода, розчин Люголя, розчин Судану III, 95%-ний етиловий спирт, діетиловий ефір, 5-10%-ний розчин натрію хлориду, 10-15%-ний водний розчин гліцеролу, гліцерол, кислоти (хлоридна, нітратна, сульфатна).

### **ТЕОРЕТИЧНІ ВІДОМОСТІ**

Хімічні речовини рослинної клітини за функціями в її життєдіяльності поділяються на наступні групи:

1. **Конституційні речовини**, з яких будуються всі структури клітини, беруть участь у реакціях обміну (інтегральні білки і фосфоліпіди мембран, целюлоза, геміцелюлоза і пектини, лігнін оболонки, білки-гістони хроматинових ниток та ін.).

2. **Запасні речовини** тимчасово виводяться з метаболізму, але за потреби знову мобілізуються і використовуються для забезпечення життєвих процесів. Їх поділяють на:

- *екстрактивні* (розчинні цукри (глюкоза, фруктоза, сахароза) та інші вуглеводи (інулін), прості білки (альбуміни, глобуліни) і жири у вигляді гліцеролу і жирних кислот, які переважно містяться в клітинному соці і, частково, в цитоплазмі клітин різних тканин);
- *власне запасні* (нерозчинні, знаходяться в цитоплазмі і пластидах у вигляді крохмальних та алейронових зерен, крапель олії).

Основним запасним **вуглеводом** рослин є *крохмаль*. За фізіологічним призначенням і місцезнаходженням у рослині розрізняють крохмаль трьох видів:

- *первинний (асиміляційний)* – у вигляді дрібних зерняток синтезується у стромі хлоропластів хлорофілоносних клітин як продукт фотосинтезу. Вночі, коли фотосинтез припиняється, він ферментативно гідролізується до простих розчинних форм цукрів і флоемними елементами транспортується до інших частин рослини;

- *транзиторийний* – утворюється тимчасово на шляхах переміщення цукрів до місць відкладання про запас, але згодом знову розпадається на прості цукри, повертаючись у загальний потік пластичних речовин;

- *вторинний (запасний)* – відкладається у вигляді крохмальних зерен у амілопластах (лейкопластах) запасючих тканин різних органів, особливо в бульбах, цибулинах, кореневищах та ін., звідки поступово мобілізується для життєвих потреб рослинного організму, зокрема допомагає рослині розпочинати вегетацію після зимового періоду.

Ріст крохмальних зерен відбувається шляхом нашаровування світлих, широких, компактних – денних і темних, щільних, обводнених – нічних шарів крохмалю навколо утворювального центру (ядра), тому вони мають добре виражену шаруватість внутрішньої структури (рис. 3.1, 3.2). Залежно від розташування утворювального центру крохмальні зерна поділяють на:

- *концентричні*, коли центр розташований у центрі стромі амілопласта і шари відкладаються рівномірно (пшениця, квасоля, жито, горох);

- *ексцентричні*, коли центр розташований на периферії стромі амілопласта і шари відкладаються нерівномірно (картопля).

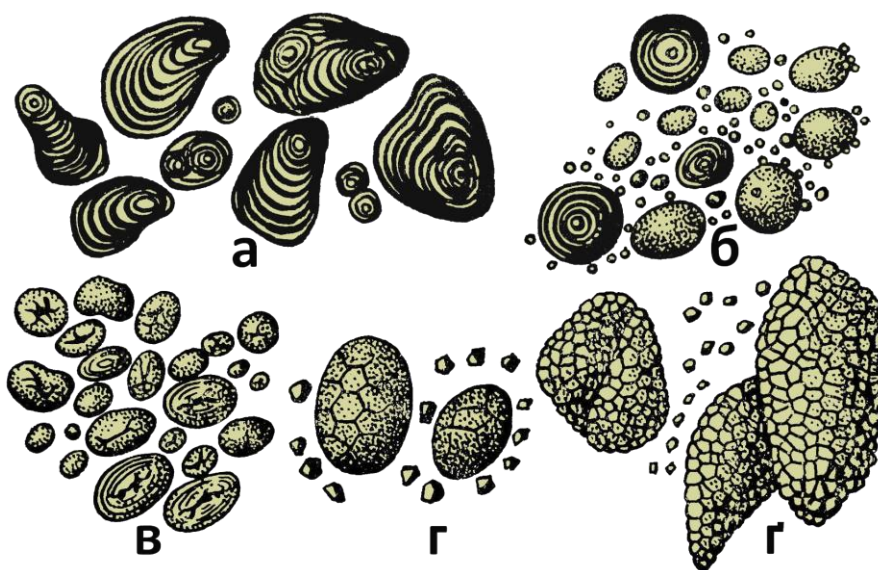


Рис. 3.1. Крохмальні зерна рослин:

а – картоплі

б – пшениці

в – квасолі

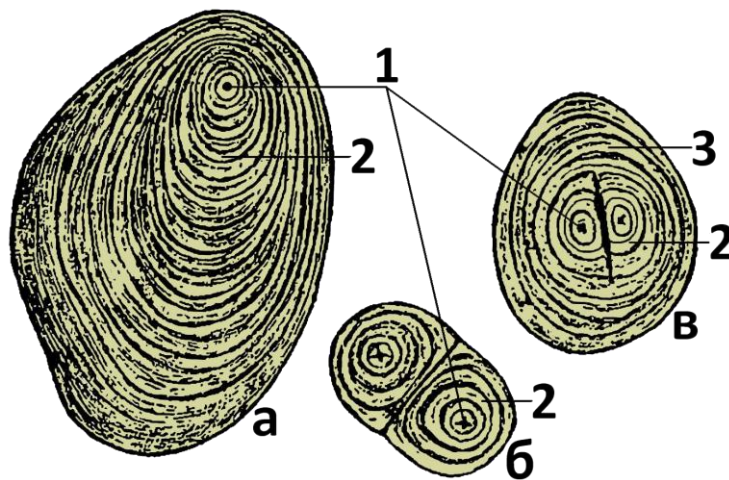
г – вівса (складні зерна)

д – гречки

Розрізняють *прості* крохмальні зерна з одним утворювальним центром, навколо якого формуються шари крохмалю (пшениця, кукурудза), *складні* – з двома і більше



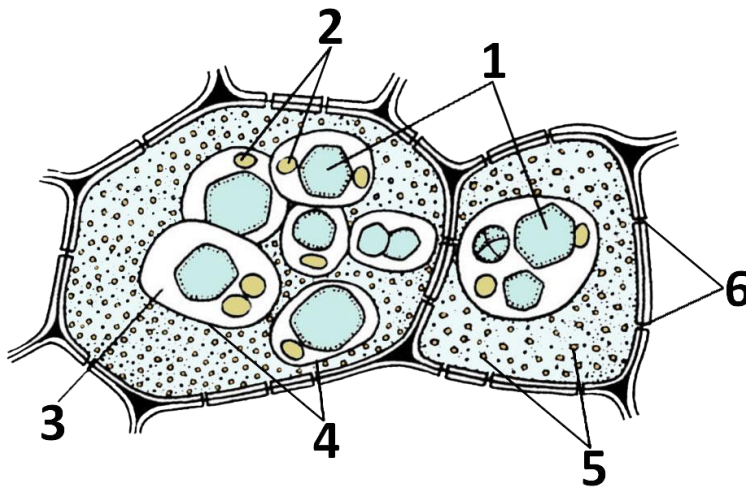
утворювальними центрами, кожен із яких оточений індивідуальними шарами крохмалю (овес, рис, шпинат, гречка) та *напівскладні* – з кількома утворювальними центрами, де крім індивідуальних, є ще й зовнішні спільні шари крохмалю (жито, ячмінь) (рис. 3.2).



**Рис. 3.2. Крохмальні зерна картоплі (*Solanum tuberosum*):**

- а – просте
- б – складне
- в – напівскладне
- 1 – утворювальний центр
- 2 – індивідуальна шаруватість
- 3 – спільна шаруватість

Запасні **білки** належать до простих білків – протеїнів, які синтезуються рибосомами у цитоплазмі в аморфній або кристалічній формі (рис. 3.3-3.5). Часто запасні білки накопичуються у вакуолях і випадають в осад у вигляді *алеїронових зерен* при втраті вологи в процесі дозрівання насіння. При утворенні зерен зазвичай частина білка викристалізовується і розміщується на аморфній масі, перетворюючись у *кристалоїди*, які, на відміну від справжніх кристалів, здатні набухати у воді. Крім кристалоїдів, також виділяються тільця округлої форми – *глобоїди*, що складаються, в основному, з фітину – кальцієво-магнієвої солі інозитфосфornoї кислоти (рис. 3.3). Фітин у рослинах є запасною формою Фосфору.



**Рис. 3.3. Алеїронові зерна в клітинах ендосперму насіння рицини звичайної (*Ricinus communis*):**

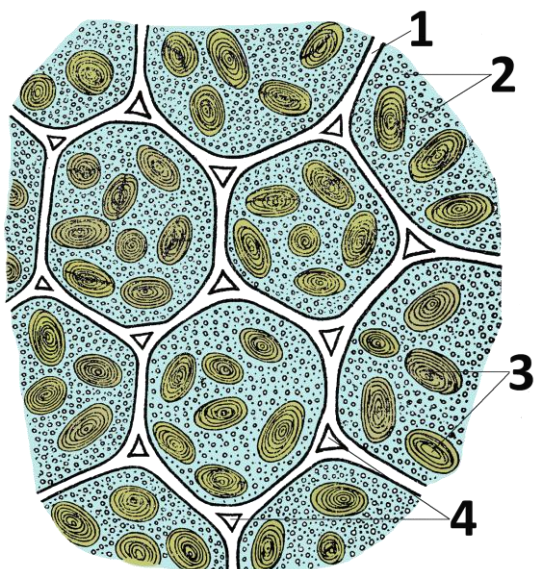
- 1 – кристалоїди
- 2 – глобоїди
- 3 – аморфна білкова маса
- 4 – алеїронові зерна
- 5 – краплі олії
- 6 – пори в оболонці клітини

Алеїронові зерна можуть бути трьох видів:

1. зерна з глобоїдами (насіння бобових і злакових) (рис. 3.4, 3.5);
2. зерна з глобоїдами і кристалоїдами (насіння льону і рицини) (рис. 3.3);
3. зерна з кристалами кальцію щавлевокислого (насіння зонтичних і винограду).

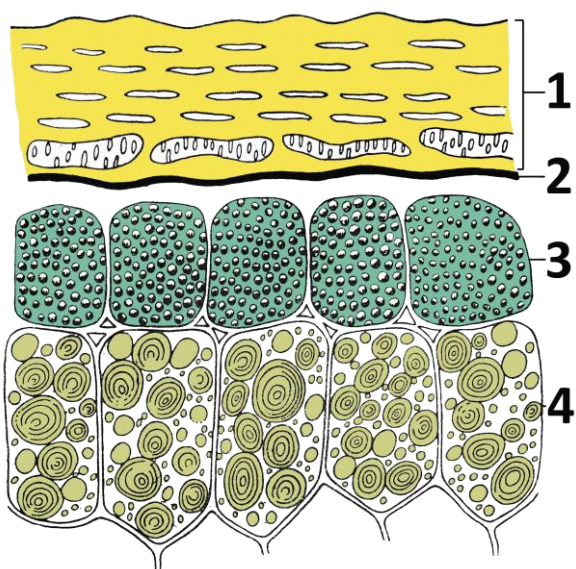
При проростанні насіння алеїронові зерна оводнюються і знову перетворюються у вакуолі.

Запасні **жири** відкладаються в рослин у вигляді ліпідних крапель (сферосом або олеосом) у цитоплазмі, пластидах. Жири – найбільш економна форма запасних поживних речовин, вони дуже багаті енергією. Великі їхні запаси накопичуються у насінні олійних рослин (соняшник, льон, коноплі, гірчиця, рицина) та плодів (маслина). При проростанні насіння вони гідролізуються з утворенням розчинних вуглеводів.



**Рис. 3.4. Крохмальні та алейронові зерна на зрізі сім'ядолі гороху посівного (*Pisum sativum* L.):**

1 – оболонка клітин, 2 – цитоплазма та алейронові зерна, 3 – крохмальні зерна, 4 – міжклітинні простори, наповнені повітрям



**Рис. 3.5. Алейронові та крохмальні зерна на периферичній ділянці зрізу зернівки пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.):**

1 – оплодень, 2 – насіннева шкірка, 3 – алейроновий шар клітин, 4 – клітини ендосперму з багаточисельними крохмальними зернами

Жири в рідкому стані називають *оліями* (маслами). Рослинні олії залежно від здатності їх до висихання поділяють на висихаючі (мак, льон, коноплі, тунг) і невисихаючі (арахіс, рицина). Жири властиві всім рослинам, хоч їхня кількість і склад не однакові. У рослин помірних широт (льону, конопель, маку, соняшнику) нагромаджуються рідкі олії, а у рослин тропіків, наприклад у насінні кокосової пальми, – тверді.

**3. Екскреторні речовини** виводяться з метаболізму назавжди (кальцій шавлевокислий, кремнезем, кальцію карбонат); рослини накопичують екскреторні речовини у формі *кристалів*, що мають назву включень (рис. 3.6). Кристалічні включення утворюються, в основному, у тих органах і тканинах, які періодично скидають рослини (опале листя, кірка, що відшаровується, волоски епідерми). Відкладаються вони у вакуолях.

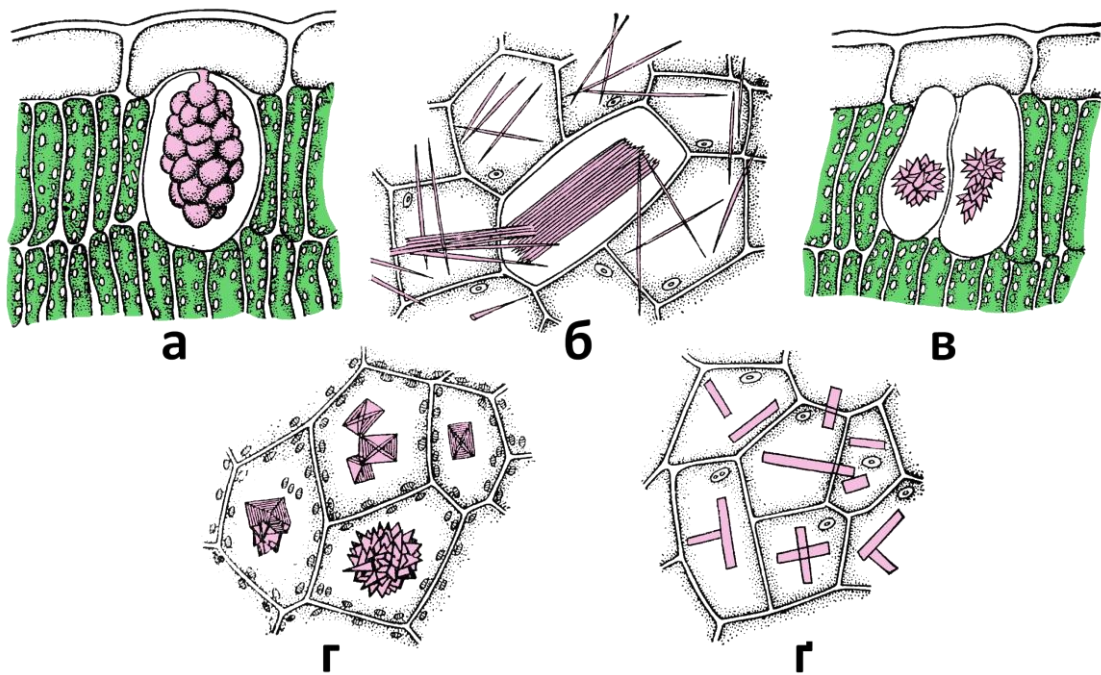
Кальцій шавлевокислий є продуктом нейтралізації йонами кальцію надлишкової кількості шавлевої кислоти, яка утворюється в процесі дихання та є токсичною для клітини. Утворення водонерозчинної кальцієвої солі цієї кислоти – кальцію шавлевокислого, нейтралізує її токсичну дію і виключає з подальшого метаболізму. Кальцій шавлевокислий може відкладатись у вигляді:

- *поодиноких кристалів* (зовнішні луски цибулі, часника, листки бегонії);
- *зростків кристалів – друз* (листки бегонії, дурмана, кора дуба, липи);
- *пучків голчастих кристалів – рафід* (листки алое, бульби орхідей, кореневище конвалії, стебла і листки винограду);
- *гігантських голпоподібних поодиноких кристалів – стилоїдів* (листки агави, півників);
- *кристалічного піску* (листки помідорів, белладонни, тютюну, стебло бузини).

Утворення кристалів у клітині потрібне для нормалізації осмотичного тиску, кислотно-лужної рівноваги; епідерма, яка містить кристали – блискуча, внаслідок чого відбиває сонячне світло та захищає рослини від перегрівання.

У клітинах епідерми листків конопель, кропиви, фікуса зустрічаються *цистоліти* – аморфні гроноподібні вирости клітинної оболонки, просочені кальцій карбонатом або кремнеземом, що вп'ячуються у порожнину клітини.





**Рис. 3.6. Кристали і скупчення мінеральних солей у клітинному соку:**

а – цистоліт у палисадній клітині листка смоковниці, б – рафіди в клітинах листка традесканції віргінської, в – друзи в палисадних клітинах листка смоковниці, г – друзи та прості кристали в клітинах черешка бегонії, ґ – прості кристали в клітинах луски цибулі

## ХІД РОБОТИ

### 1. Виготовити препарат бульби картоплі (*Solanum tuberosum*) та вивчити особливості будови крохмальних зерен (рис. 3.2).

Бульбу картоплі розрізають скальпелем і з поверхні зрізу зішкрябують трохи каламутної маси, яку переносять на предметне скло у краплю води, розмішують і накривають покривним скельцем. При малому збільшенні вибирають місце, де крохмальні зерна скупчені негусто. При великому збільшенні видно овальну, еліпсоїдну та інші форми крохмальних зерен, їхню ексцентричну шаруватість, утворювальний центр. Поруч із простими крохмальними зернами помітні також складні та напівскладні.

З одного краю покривного скельця відтягнуть воду фільтрувальним папером, з протилежного – нанесить краплю розчину Люголя. Під дією цього реактиву крохмальні зерна зафарбовуються у синій колір внаслідок утворення нестійкої сполуки – йодистого крохмалю.

**Зарисувати** крохмальні зерна (прості, складні, напівскладні), зазначити утворювальні центри, шари крохмалю.

### 2. Виготовити препарат насіння рицини звичайної (*Ricinus communis*) та вивчити особливості будови алейронових зерен (рис. 3.3).

Перед виготовленням препарату насіння рицини кілька діб тримають у 95%-ному етиловому спирті або в суміші спирту з діетиловим ефіром, щоб видалити з нього олію, яка заважатиме досліджувати складні алейронові зерна.

Кілька тонких поперечних зрізів середньої частини насінини переносять на предметне скло в спирт, який замінюють кілька разів, щоб розчинити рештки олії в зрізах, а потім, видаливши спирт фільтрувальним папером, додають одну-дві краплі розчину Люголя і накривають покривним скельцем.

Розглядаючи препарат при малому, а потім при великому збільшенні, можна побачити, що тканини зрізу складаються з тонкостінних паренхімних клітин з'єднаних нещільно, між якими є невеличкі міжклітинники трикутної форми. У цитоплазму занурені досить великі округлі або овальні алейронові зерна, в кожному з яких можна розрізнити

тонку оболонку, круглясте тільце – глобоїд та кристалик – кристалоїд. Від йоду цитоплазма зафарбовується в жовтий колір, жовтіють і алейронові зерна, що свідчить про їх білкову природу; все алейронове зерно, за винятком глобоїдів (складається з фітину), складається з білкових речовин; кристалоїд також складається з білка.

Білкові кристали у алейронових зернах чітко виявляються при дії 5-10%-ного розчину натрій хлориду. При обережному додаванні до препарату розчину натрій хлориду маса аморфного білка розчиняється і добре стає видно кристали.

**Зарисувати** складні алейронові зерна, зазначити аморфний білок, кристалоїди, глобоїди.

### **3. Виготовити препарат насіння рицини звичайної (*Ricinus communis*) та дослідити наявність жирів (олій) (рис. 3.3).**

Тонкі зрізи насіння рицини (соняшника, льону), попередньо очищеної від шкірки, переносять на предметне скло і обробляють розчином Судану III, додають краплю води і накривають покривним скельцем. Під дією реактиву краплі олії у цитоплазмі клітин забарвлюються у оранжево-червоний колір.

**Зарисувати** кілька клітин із краплями олії, зазначити останні.

### **4. Виготовити препарат із луски цибулі городньої (*Allium cepa*) та дослідити наявність поодиноких кристалів (рис. 3.6).**

Перед виготовленням препарату суху луску цибулі подрібнюють ножицями і кілька діб витримують у 10-15%-ному водному розчині гліцеролу, щоб витіснити повітря, якого багато в мертвих клітинах.

Витіснити повітря можна також шляхом нагрівання (упродовж 15 хв.) невеликого шматка луски цибулі в краплі чистого гліцеролу на предметному склі, накритого покривним скельцем. При малому збільшенні чітко видно подовжені паренхімні клітини, позбавлені живого вмісту, і безбарвні призматичні кристали всередині багатьох із них. При великому збільшенні помітні поодинокі паличкоподібні кристали кальцію щавлевокислого або їх хрестоподібні зростки.

**Зарисувати** мертві клітини луски цибулі, зазначити поодинокі та зрослі кристали.

### **5. Виготовити препарат із листка бегонії (*Begonia* sp.) та дослідити наявність поодиноких кристалів і друз (рис. 3.6).**

На невеликому відрізку черешка листка бегонії зрізають поздовжній поверхневий шар, а з глибших шарів тканини виготовляють кілька поздовжніх тонких зрізів. Виготовлені зрізи переносять у краплю води на предметне скло та накривають покривним скельцем. Тканини черешка складаються з великих тонкостінних паренхімних клітин із пристінним шаром цитоплазми, в якому добре видно хлоропласти. У клітинному соці вакуолі зустрічаються поодинокі кристали кальцію щавлевокислого, найчастіше у вигляді ромбоєдрів, або їх зростки – друзи.

Кристали розчиняються у мінеральних кислотах (хлоридній, нітратній, сульфатній), тому якщо до препарату додати одну з них, то кристали поступово зникнуть.

**Зарисувати** клітини черешка бегонії, зазначити поодинокі кристали та друзи.

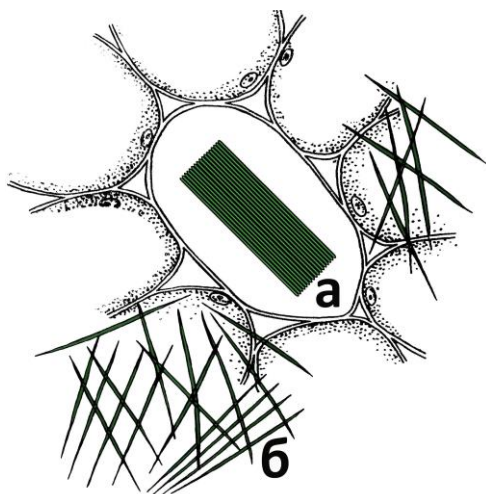
### **6. Виготовити препарат із кореневища купини пахучої (*Polygonatum odoratum*) та дослідити наявність рафід (рис. 3.7).**

Для виготовлення препаратів із кореневища купини користуються як свіжим, так і заспиртованим матеріалом. Із кореневища виготовляють кілька тонких поздовжніх зрізів, які переносять на предметне скло в краплю води та накривають покривним скельцем. На зрізах можна побачити, в основному, дрібні тонкостінні паренхімні клітини з пристінним шаром цитоплазми, ядром (у заспиртованому матеріалі цитоплазма відстає від оболонки внаслідок плазмолізу) та вакуолями. У клітинах із великими рафідами ні цитоплазми, ні



ядра не видно. У клітинах, де помітно цитоплазму і ядро, рафіди коротші і знаходяться у вакуолях.

**Зарисувати** клітини кореневища купини, зазначити рафіди.



**Рис. 3.7. Рафіди в кореневищі купини пахучої (*Polygonatum odoratum*):**

а – клітина з рафідами  
б – розсіпані рафіди

#### **Заняття № 4. Лабораторна робота: ТВІРНІ ТА ОСНОВНІ ТКАНИНИ**

**МЕТА:** ознайомитись із видами твірних та основних тканин, їхніми цитологічними характеристиками, пов'язаними з функціями, які вони виконують.

##### **ЗАВДАННЯ:**

1. ознайомитись із будовою клітин, що входять до складу твірних та основних тканин;
2. навчитись розпізнавати твірні та основні тканини на препаратах.

**ОБЛАДНАННЯ:** світлові мікроскопи, чашки Петрі, предметні й покривні скельця, препарувальні голки, пінцети, леза бритви, піпетки.

##### **МАТЕРІАЛИ І РЕАГЕНТИ:**

- пагін елодеї канадської (*Elodea canadensis* Michx.) та листки алое справжнього (*Aloe vera* (L.) Burm.f.);
- постійний препарат верхівкової бруньки пагону елодеї канадської;
- фільтрувальний папір, дистильована вода, серцевина стебла бузини.

#### **ТЕОРЕТИЧНІ ВІДОМОСТІ**

Сукупність клітин, які мають подібну будову, однакове походження і виконують одну і ту саму функцію, називають *тканиною*. Тканини виникли у вищих рослин у зв'язку з виходом їх на сушу і максимальної спеціалізації досягли у покритонасінних. Так, якщо тіло (талом) нижчих рослин представлено одним або кількома типами клітин, то вже у бурих водоростей кількість різних груп (типів) клітин досягає 10, у мохів – біля 20, у папоротеподібних – близько 40, а у покритонасінних – до 80 типів клітин.

Класифікувати тканини можна за різними ознаками.

#### **Класифікація рослинних тканин**

| №  | Ознака                                                     | Групи тканин                                                                                                                                                                           |
|----|------------------------------------------------------------|----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 1. | здатність клітин до поділу та ступінь їхньої диференціації | - <i>твірні</i> (меристеми, ембріональні) – здатні до поділу, недиференційовані<br>- <i>постійні</i> – до поділу не здатні, формуються з меристем у результаті клітинної диференціації |
| 2. | походження                                                 | - <i>первинні</i><br>- <i>вторинні</i>                                                                                                                                                 |

|    |                                             |                                                                                                                                                                                                                                               |
|----|---------------------------------------------|-----------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|
| 3. | фізіологічний стан протопласта              | - <i>живі</i><br>- <i>мертві</i>                                                                                                                                                                                                              |
| 4. | форма клітин                                | - <i>паренхімні</i> – утворені округлими клітинами<br>- <i>прозенхімні</i> – утворені видовженими клітинами                                                                                                                                   |
| 5. | наявність міжклітинників                    | - <i>щільні</i> – клітини щільно прилягають одна до одної<br>- <i>пухкі</i> – складаються з клітин із великими міжклітинниками (аеренхіма)                                                                                                    |
| 6. | ступінь потовщення клітинної оболонки       | - <i>тонкостінні</i><br>- <i>товстостінні</i>                                                                                                                                                                                                 |
| 7. | рівномірність потовщення клітинних оболонок | - <i>з рівномірно потовщеними оболонками</i><br>- <i>з нерівномірно потовщеними оболонками</i> (коленхіма)                                                                                                                                    |
| 8. | наявність різних видів клітин               | - <i>прості</i> – складаються з одного типу клітин (коленхіма)<br>- <i>складні</i> (комплексні) – складаються з різних типів клітин (епідерма, флоема, ксилема)                                                                               |
| 9. | функція, яку виконує                        | - <i>твірні</i> (меристеми, ембріональні)<br>- <i>покривні</i><br>- <i>механічні</i><br>- <i>основні</i> (паренхіма) – основні (типові), асиміляційні, запасуючі, повітроносні, всисні<br>- <i>провідні</i><br>- <i>видільні</i> (секреторні) |

### Твірні тканини (меристеми).

Тканини, у яких диференціація клітин остаточно не закінчена і які здатні безперервно ділитися, утворюючи постійні більш спеціалізовані тканини, називаються *твірними*, або *меристемами*. У меристемі присутні особливі клітини – *ініціальні*, які, постійно поділяючись, утворюють нові клітини – *похідні ініціалей*, або *власне основну меристему*. Надалі клітини основної меристеми поступово диференціюються і перетворюються в клітини постійних тканин. Завдяки тому, що твірні тканини безперервно утворюють інші тканини, рослини ростуть упродовж усього свого життя з невеликими перервами в несприятливий зимовий та посушливий періоди.

Клітини твірних тканин переважно щільно зімкнуті, невеликі за розмірами, тонкостінні, з густою цитоплазмою, великим ядром (займає до  $\frac{3}{4}$  об'єму клітини), дрібними, не цілком сформованими вакуолями (за винятком клітин камбію). Запасні поживні речовини у клітинах меристем, які активно діляться, майже не відкладаються. Великі органели (пластиди, мітохондрії, ендоплазматичний ретикулум) знаходяться на стадії формування. Меристематичні клітини відрізняються за формою і розмірами: апікальні меристеми побудовані паренхімними клітинами, а прокамбій і камбій – прозенхімними.

Клітинний поділ у меристемах зумовлений ростовими речовинами – ауксинами, які утворюються в цих клітинах у процесі обміну або надходять із інших тканин. Ауксини – ендогенні сполуки, які здійснюють підготовку клітин до поділу шляхом утворення специфічних ДНК і РНК. Останні сприяють інтенсифікації метаболічних процесів, біосинтезу білків, розтяганню клітинних оболонок, що виникли під час поділу клітин.

За походженням меристеми поділяють на:

- **первинні** – апікальні (верхівкові) та інтеркалярні (вставні), які завжди первинні, а також окремі латеральні меристеми;

- **вторинні** – окремі латеральні меристеми, а також раневі (завжди вторинні).

**Первинні меристеми** (промеристеми) походять із твірної (ембріональної) тканини зародка насінини, клітини якого мають здатність до поділу. У дорослих рослин вони зберігаються лише на верхівці стебла і поблизу кінчика кореня, де розташовані так звані апикальні меристеми, які формують *конуси наростання (апекси)*. Також до первинних меристем належить прокамбій, перицикл та інтеркалярні меристеми. Нижче апекса на ранніх етапах розвитку рослинного організму в стеблі та корені утворюється *прокамбій*, який є первинною латеральною меристемою та диференціює в радіальному напрямку

провідні тканини (до периферії – первинну флоему, до центру – первинну ксилему). У процесі росту рослини промеристема частково зберігається в коренях (іноді у стеблах) – у вигляді *періциклу* (зовнішній шар центрального циліндра), що також належить до первинної латеральної меристеми. Із періциклу формуються бічні корені, можуть утворюватись фелоген і механічні тканини.

Деякі групи рослин (злакові, хвощі, деякі губоцвіті) характеризуються специфічним розташуванням меристем – у основі меживузль (*інтеркалярна* меристема), які є залишками апікальних меристем, розділених між собою постійними тканинами та забезпечують вставний ріст. Інтеркалярна меристема зустрічається також у бруньках, основах черешків листків, тичинкових ниток, зав'язі (рис. 4.1).

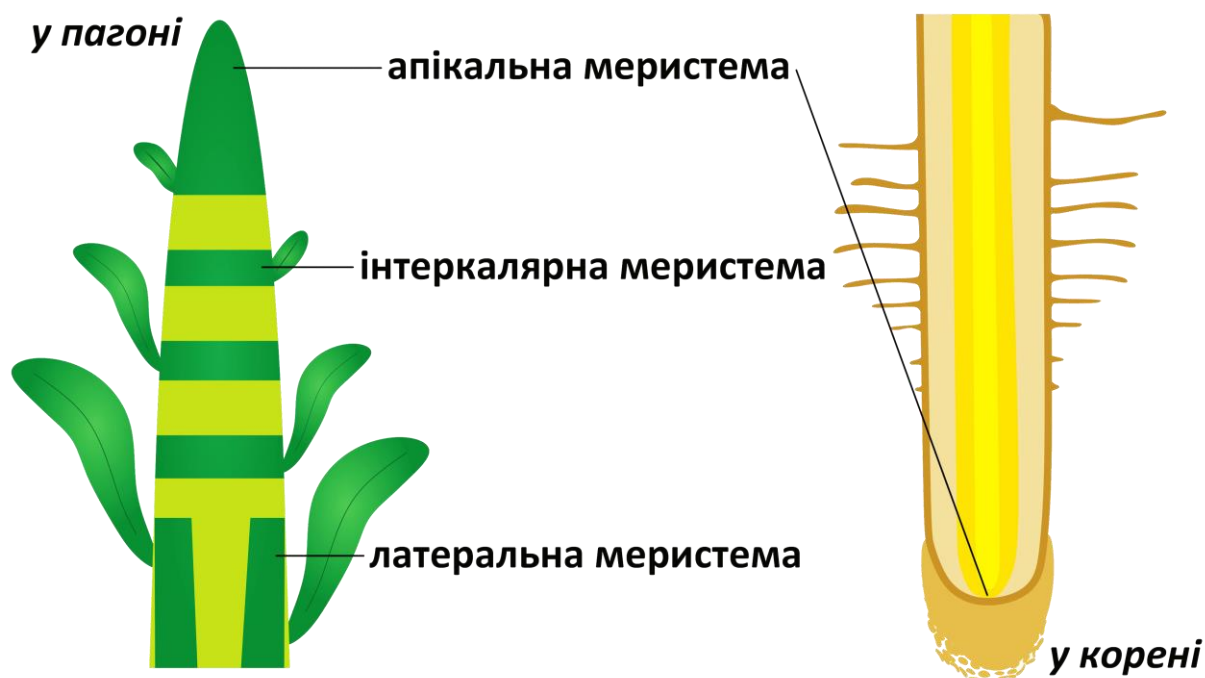


Рис. 4.1. Схема розташування різних меристем.

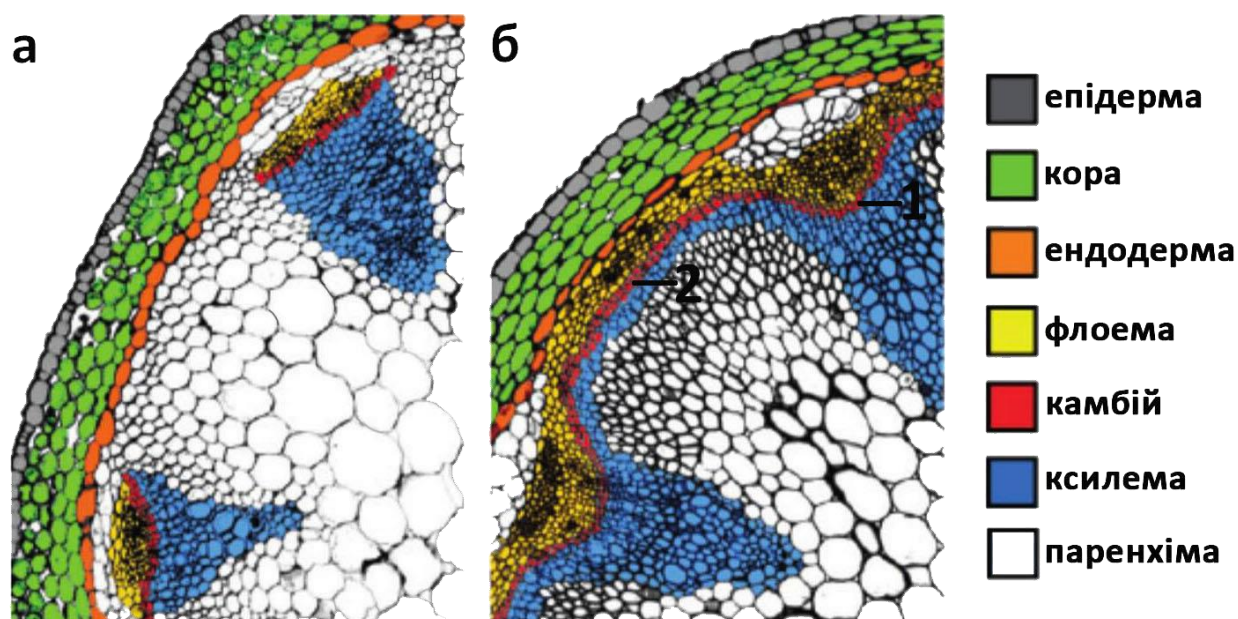
**Вторинні меристеми** утворюються або з первинних меристем, або з постійних тканин, клітини яких знову набувають здатності до активних поділів. У дводольних та голонасінних рослин виникають вторинні *латеральні* меристеми – камбій та фелоген.

*Камбій* утворює вторинні провідні тканини – флоему і ксилему, тому відповідно розташований між ними. Розрізняють камбій пучковий (утворюється з прокамбію та періциклу) і міжпучковий (виникає з основної паренхімної тканини первинних серцевинних променів, які не втратили меристематичної активності) (рис. 4.2). Міжпучковий камбій спочатку утворює тільки паренхіму серцевинних променів, а згодом із нього може формуватися вторинна флоема і ксилема. Злиття пучкового та міжпучкового камбію призводить до утворення суцільного камбіального кільця. За рахунок діяльності камбію у рослин утворюються елементи вторинних провідних тканин, розростання яких веде до потовщення стебла. Вторинні меристеми, тобто пучковий та міжпучковий камбій, властиві стеблам та кореням дводольних і голонасінних рослин. В однодольних камбій відсутній.

*Фелоген* (корковий камбій) утворюється з живих паренхімних тканин, а у деяких рослин формується з живих епідермальних клітин. Із фелогену формується перидерма – вторинна покривна тканина, яка знаходиться на стеблах, коренях, інколи на плодах.

*Ранева* меристема формується при заживанні пошкоджених тканин і утворюється з живих паренхімних тканин, які у місцях пошкоджень набувають меристематичного характеру. В результаті поділу паренхіми в усіх напрямках з'являється нарост – калюс, або мозолисте тіло. Часто з клітин калюсу формується фелоген, що зумовлює утворення

корку, який відокремлює ушкоджене місце від глибше розташованих тканин, захищаючи їх від проникнення через рану патогенів.



**Рис. 4.2. Первинна (а) та вторинна (б) будови стебла в гусимки звичайної (*Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh.) на поперечних зрізах:**

1 – пучковий камбій, 2 – міжпучковий камбій

(із: Sanchez et al., Trends in Plant Science 17 (2): 113-121, 2012 зі змінами)

### Класифікація меристем

| Вид меристеми<br>(за місцем<br>знаходження в<br>рослині) | Характеристика                                                                                                                                                                                                                                                                                                                       | Походження                                                               |
|----------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------------|--------------------------------------------------------------------------|
| верхівкові<br>(апикальні)                                | розташовані на верхівках пагонів і коренів, забезпечують ріст органів у довжину;<br>апекси пагонів (туніка і корпус; мантия і корпус) і кореня (дерматоген, периблема, плерома) за будовою різко відрізняються                                                                                                                       | первинні                                                                 |
| бічні (латеральні)                                       | розташовані на периферії осевих органів, паралельно поверхні, утворюючи циліндри на поперечних зрізах у вигляді кілець;<br>формують переважно провідну систему, зумовлюють ріст органів у ширину                                                                                                                                     | первинні<br>(прокамбій,<br>перицикл)<br>вторинні<br>(камбій,<br>фелоген) |
| вставні<br>(інтеркалярні)                                | зберігаються у вигляді окремих ділянок у зонах активного росту (в основах меживузль, у черешках листків та ін.);<br>відрізняються від верхівкових наступними особливостями: не мають ініціалей, меристематична діяльність їх менш тривала, у них є деякі диференційовані елементи (провідні);<br>забезпечують ріст органів у довжину | первинні                                                                 |
| раневі<br>(травматичні)                                  | утворюються в місцях пошкодження тканин і органів                                                                                                                                                                                                                                                                                    | вторинні                                                                 |

### Основні тканини (паренхіма).

Основні тканини формують більшу частину рослини. За походженням вони майже завжди первинні, утворюються з апікальних меристем. Основні тканини складаються з живих паренхімних клітин, ізодіаметричних, тонкостінних, із простими порами. Клітини паренхіми здатні відновлювати меристематичну активність, що спостерігається при загоєнні ран, регенерації, утворенні додаткових коренів і пагонів. Основні тканини



пов'язані з синтезом, накопиченням і використанням органічних речовин. Залежно від розміщення та функцій розрізняють кілька видів основних тканин:

1) **основна (типова) паренхіма** не має специфічних, строго визначених функцій. Локалізована всередині рослини досить великими масивами. У корені вона виповнює первинну кору і центральний циліндр. У стеблі дводольних і голонасінних рослин основна паренхіма складає частину первинної кори, а в центральному циліндрі – серцевину і серцевинні промені (здійснюють радіальний транспорт речовин). В однодольних рослин паренхімою виповнене все стебло. Із основної паренхіми можуть утворюватись вторинні меристеми.

2) **асиміляційна паренхіма (хлоренхіма)** складається з живих клітин паренхімного типу, в цитоплазмі яких є хлоропласти, тому функція її – фотосинтез. Хлоропласти, які становлять 70-80% усього об'єму протопласта, розташовані в пристінному шарі цитоплазми і можуть переміщуватись як внаслідок циклозу (внутрішньоклітинного руху цитоплазми), так і залежно від освітлення. Асиміляційна тканина найчастіше розташована безпосередньо під прозорою епідермою, що забезпечує освітлення і полегшує циркуляцію газів через продихи. Найкраще вона розвинена в листках, менше в коровій частині стебла і зовсім мало хлоропластів у тканинах повітряних коренів та плодах. Форма і розміри її клітин у різних органах неоднакові. Особливо відрізняються за формою клітини хлоренхіми в листках: довгаста – *стовпчаста (палісадна)*, округла – *губчаста (пухка)* та округла зі складками на оболонках – *складчаста*.

3) **запасаюча паренхіма** – тканина, у клітинах якої відкладаються і зберігаються *пластичні речовини*, утворені в процесі фотосинтезу, а також *вода*.

Запасні речовини відкладаються тоді, коли внаслідок фотосинтезу їх утворюється більше, ніж витрачається на процеси життєдіяльності. Запасаючі тканини характерні для осьових органів багаторічних рослин, серцевини і серцевинних променів, ксилемної (деревної) паренхіми, паренхіми кори. Клітини запасуючих тканин паренхімного типу живі, з великими порами в оболонці. За рахунок запасних речовин, відкладених у тканинах запасуючих органів, розпочинається розвиток рослин у весняний період після зимового спокою, відбувається ріст та розмноження, запасні речовини потрібні як енергетичний матеріал при диханні. Розрізняють два типи запасуючих тканин:

- *перший тип* – тканини, у яких пластичні речовини відкладаються всередині клітини (цитоплазмі, вакуолі) та перебувають у розчинному стані (цукри, інουλін, білки), напіврідкому (олії) та твердому (алейронові зерна, крохмаль). Ці тканини присутні в ендоспермі насінин, у коренях, кореневищах, бульбах, стеблах та плодах. У насінні дводольних рослин відкладаються переважно білки та олії; в насінні злаків – білки та крохмаль; у кореневищах та бульбах – крохмаль; у соковитих плодах – цукри, органічні кислоти;

- *другий тип* – тканини, у яких пластичні речовини відкладаються не тільки в порожнині клітини (олії, алейронові зерна), а й у клітинній оболонці (у вигляді геміцелюлози, амілоїдів). Ці тканини є у насінні фінікової пальми, кави, люпину.

Запасні речовини, які перебувають у важкодоступному для рослин стані, гідролізуються з допомогою ензимів, зокрема крохмаль, запасна клітковина – оцукрюються, жири, гідролізуючись, перетворюються в жирні кислоти і гліцерол, білки – розпадаються до амінокислот. Після такого перетворення ці речовини рухаються по рослині і використовуються іншими тканинами та органами для дихання, росту і розмноження.

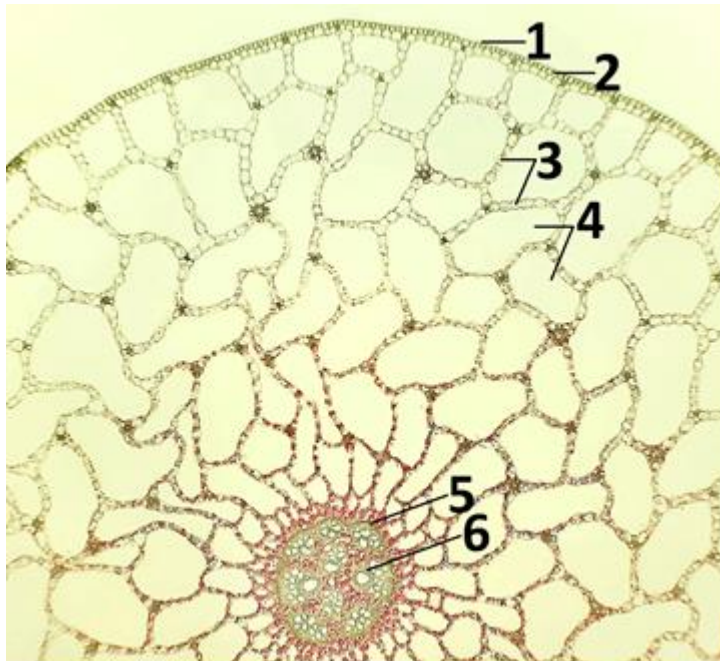
Клітини запасуючої паренхіми здатні до тривалого поділу, внаслідок чого органи рослин збільшуються в об'ємі (буряк, картопля, кольрабі та ін.).

Тканини, які запасують воду (*водозапасаюча чи водонесна паренхіма*) найчастіше розташовуються в листках під епідермою. Клітини їхні живі, тонкостінні, заповнені

водянистим клітинним соком. Водозапасаючі паренхіми характерні для сукулентів (листяних – агаві, молодила, стеблових – кактуса, молочаю) та галофітів (солерос). Під час посухи вода з цих тканин надходить у асиміляційну тканину і використовується для фотосинтезу. У вакуолях водоносних клітин є слизисті речовини з високою водоутримуючою здатністю, що забезпечує нормальне проходження життєвих процесів при дефіциті води.

**4) повітряносна (повітряносна) паренхіма** виконує функцію газообміну, потрібного для фотосинтезу, дихання та випаровування води. Представлена зовнішніми та внутрішніми утвореннями. До *зовнішніх* належать *пневматоиди*, які виконують вентиляційну роль. Пневматоиди локалізовані в покривній тканині у вигляді щілин, отворів, каналів, через які здійснюється зв'язок міжклітинників рослини з навколишнім середовищем. *Просту* будову мають пневматоиди на повітряних коренях. Зазвичай це групи тонкостінних паренхімних клітин із великими міжклітинниками, які розташовуються вздовж органу. По міжклітинникам пневматоид у повітряні корені потрапляє атмосферна вода та повітря. Пневматоиди більш *складної* будови – продихи (утворюються на листках і стеблах за первинної будови) та сочевички (утворюються на стеблах, коренях за вторинної будови).

До *внутрішніх* утворень належить *аеренхіма*, яка утворюється в первинній корі стебла та кореня схизогенним або рексигенним шляхом. У листках вона має вигляд губчастої тканини. Клітини аеренхіми округлої форми, тому між ними утворюються великі міжклітинники, які заповнюються повітрям. За допомогою продихів та сочевичок аеренхіма зв'язана з навколишнім середовищем, звідки надходить повітря в усі тканини і органи. Через аеренхіму також виділяється у навколишнє середовище вуглекислий газ при диханні та кисень при фотосинтезі. Аеренхіма гірше розвинена у наземних рослин (стебла льону, жовтецю, повітряні корені кукурудзи), краще – у водяних (очерет, рдесник, латаття, елодея), оскільки водне середовище збагнене на кисень, та забезпечує їх плавучість (рис. 4.3).



**Рис. 4.3. Повітряносна паренхіма в стеблі рдесника блискучого (*Potamogeton lucens* L.):**

- 1 – кутикула
- 2 – епідерма
- 3 – клітини повітряносної паренхіми
- 4 – повітряносні порожнини (міжклітинники)
- 5 – ендодерма
- 6 – центральний циліндр

*Оригінальне мікрофото.*

**5) всисна (поглинаюча) паренхіма** вбирає розчинені мінеральні, органічні речовини та воду. До поглинаючих тканин, які всмоктують воду з розчиненими в ній мінеральними речовинами, належать:

- ризодерма (епіблема) – волосконосний шар, який є покривною тканиною кореня в зоні поглинання вище точки росту. Клітини цього шару утворюють вирости – кореневі

волоски. Клітинна оболонка корневих волосків целюлозна, ослизнена, завдяки чому вона вступає в тісний контакт із частками ґрунту, що покращує поглинальні властивості волосків. Останні також здатні виділяти органічні кислоти і цим активно сприяти розчиненню важкодоступних речовин ґрунту;

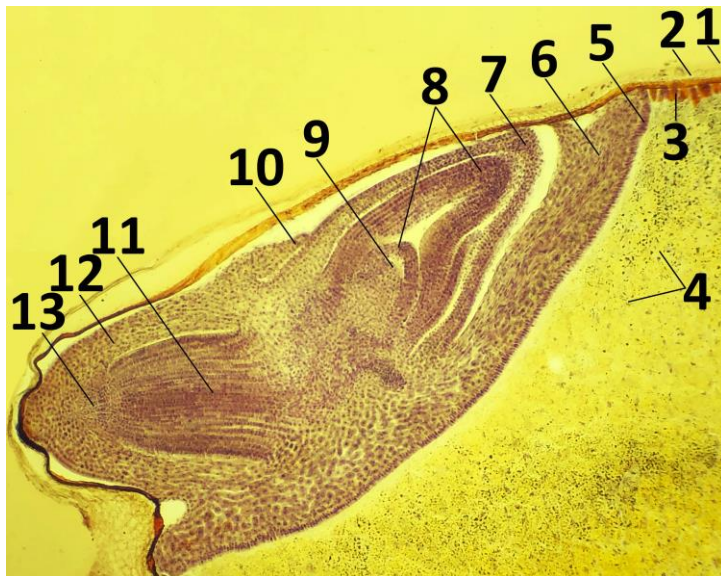
- всисні волоски (на листках рослин-епіфітів) вбирають краплини роси та дощову воду, у якій розчинені мінеральні речовини з пилу, що осідає на листки.

До поглинаючих тканин, які вбирають воду з розчиненими в ній органічними речовинами, належать:

- *гаусторії* (в рослин-паразитів) – спеціальні вирости, які гадузяться на окремі клітини – сосальця, що поглинають органічні речовини і передають їх у тканини та органи всього організму рослини-паразита;

- *волоски* ловильного апарату комахоїдних рослин – всмоктують органічні речовини перетравленого тіла комахи;

- *всисні клітини* (зовнішнього шару щитка – видозміненої сім'ядолі зернівки злаків), які розташовані між ендоспермом і зародком. Під час проростання насінини всисні клітини інтенсивно ростуть, витягуються в напрямку ендосперму та виділяють ензими для розщеплення його поживних речовин, що далі спрямовуються до зародка (рис. 4.4).



**Рис. 4.4. Зернівка пшениці м'якої (*Triticum aestivum* L.) на частині поздовжнього зрізу:**

- 1 – оплодень
- 2 – насіннєва шкірка
- 3 – алейроновий шар (частина ендосперма)
- 4 – ендосперм (клітини з запасним крохмалем)
- 5 – всмоктувальна частина щитка
- 6 – щиток (сім'ядоля)
- 7 – колеоптиле (півхвовий лист)
- 8 – зародкові листки
- 9 – конус наростання пагона
- 10 – епібласт (зародкова лусочка)
- 11 – зародковий корінь
- 12 – колеориза (коренева піхва)
- 13 – кореневий чохлак

Оригінальне мікрофото.

## ХІД РОБОТИ

**1. Вивчити апікальну меристему у верхівковій бруньці пагону елодеї канадської (*Elodea canadensis*) (рис. 4.5).**

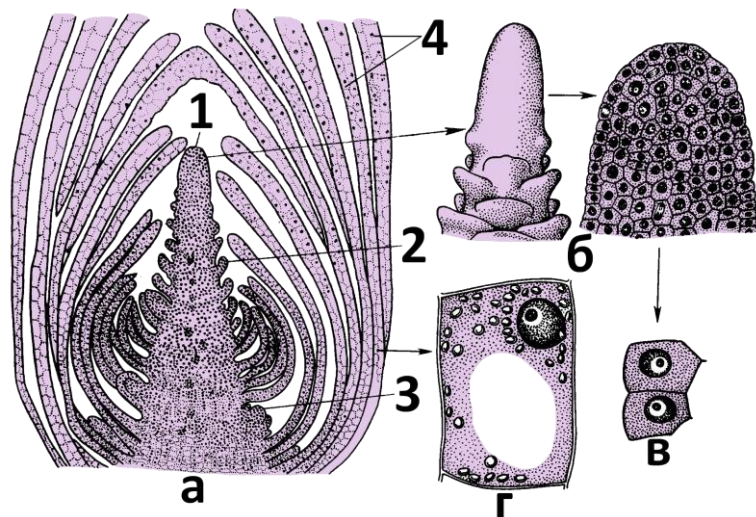
Вивчення анатомічної будови верхівкової бруньки пагону водної рослини елодеї канадської проводять на постійних мікропрепаратах. У центральній частині розрізу бруньки при малому збільшенні розгляньте подовжений конус наростання з верхівкою округлої форми. Над конусом наростання видимий ніби купол, утворений зародковими листками (примордіями), що йдуть від основи бруньки. Пересуваючи поступово препарат, простежте виникнення і ріст цих листків. На деякій відстані від конуса наростання на поверхні стебла з'являються горбки – наймолодші зачатки листків. Нижче по стеблу горбки більші й більше витягнуті – тут вони все більше набувають форми листків. Над основою (у пазусі) деяких листків є ще по одному горбку (вторинні горбки), з яких надалі утворюються пазушні бруньки, вони дають початок бічним гілкам.

При великому збільшенні розгляньте паренхімні клітини конусу. Межі клітин проглядаються важко, оскільки оболонки тонкі й прозорі, а цитоплазма інтенсивно зафарбована з великим ядром посередині. Клітини, розташовані нижче конуса наростання,



збільшуються в розмірах, уміст їх стає світлішим, у цитоплазмі з'являються вакуолі. Оболонки клітин чітко видно. Розміри ядер майже не змінюються, тому вони займають відносно менші частини клітини. Таке перетворення меристеми на спеціалізовану тканину особливо добре виражено в більших листках, що прикривають конус наростання.

**Зарисувати** поздовжній зріз верхівкової бруньки пагону елодеї, зазначити конус наростання, первинні й вторинні горбки, примордії, клітини первинної меристеми та сформованого листка.

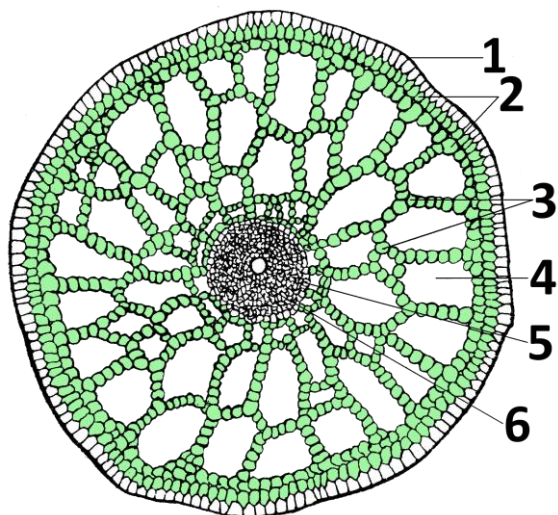


**Рис. 4.5. Апікальна меристема у верхівковій бруньці пагону елодеї канадської (*Elodea canadensis*):**

- а – поздовжній зріз
- б – конус наростання (зовнішній вигляд і зріз)
- в – клітини первинної меристеми
- г – клітина листка, що сформувався
- 1 – конус наростання
- 2 – зачаток листка
- 3 – горбочок пазушної бруньки
- 4 – примордії (зародкові листки)

## 2. Вивчити особливості будови повітряноної паренхіми – аеренхіми у стебла елодеї канадської (*Elodea canadensis*) (рис. 4.6).

Вставте стебло елодеї у серцевину стебла бузини та зробіть тонкі поперечні зрізи. Останні перенесіть у краплю води на предметне скло і накрийте покривним скельцем. При малому збільшенні можна помітити різнотипність анатомічної будови первинної кори та значний розвиток аеренхіми, а також компактний центральний циліндр. Розгляньте анатомічну будову детальніше при великому збільшенні. Зовні стебло елодеї вкрито одношаровою епідермою без кутикули, первинна кора має спрощену будову і складається з видозміненої паренхіми. Стовпчаста паренхіма розташована під епідермою та утворена двома-трьома шарами видовжених, щільно зімкнутих клітин із великою кількістю хлоропластів. Глибше локалізований товстий шар аеренхіми (губчаста паренхіма) утворений паренхімними клітинами, які з'єднуються у ланцюжки, утворюють великі повітряні порожнини. Центральну частину стебла займає компактний центральний циліндр із елементами ксилеми та флоеми.



**Рис. 4.6. Стебло елодеї канадської (*Elodea canadensis*) на поперечному зрізі:**

- 1 – епідерма
- 2 – стовпчаста паренхіма
- 3 – губчаста паренхіма (аеренхіма)
- 4 – повітряні порожнини
- 5 – ендодерма
- 6 – центральний циліндр із елементами ксилеми та флоеми



**Зарисувати** поперечний зріз стебла елодеї, зазначити епідерму, стовпчасту паренхіму, губчасту паренхіму (аеренхіму), повітряні порожнини, ендодерму, центральний циліндр.

### 3. Вивчити особливості будови водоносної паренхіми листка алое справжнього (*Aloe vera*) (рис. 4.7).

Зробіть тонкі поперечні зрізи з листка алое справжнього, перенесіть їх у краплю води на предметне скло і накрийте покривним скельцем. При малому збільшенні видно, що під одношаровою епідермою розташовані кілька шарів стовпчастої паренхіми, до якої прилягають провідні пучки. Глибше розташована водоносна паренхіма, яка займає значний об'єм у середній частині листка. Водоносна паренхіма складається з великих тонкостінних клітин округлої форми, які містять слиз, що допомагає утримувати воду.

**Зарисувати** поперечний зріз листка алое, зазначити епідерму, стовпчасту паренхіму, провідні пучки, водоносну паренхіму.

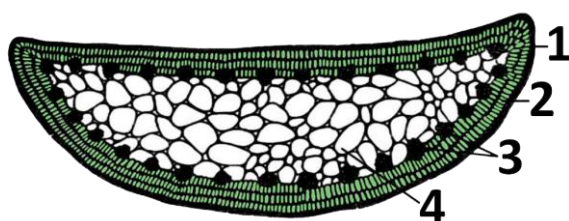


Рис. 4.7. Листок алое справжнього (*Aloe vera*) на поперечному зрізі:

1 – епідерма, 2 – стовпчаста паренхіма, 3 – провідні пучки, 4 – водоносна паренхіма

## Заняття № 5. Лабораторна робота: ПОКРИВНІ ТКАНИНИ

**МЕТА:** вивчити покривні тканини рослини, з'ясувати їхні цитологічні характеристики у зв'язку з функціями, які вони виконують.

### ЗАВДАННЯ:

1. ознайомитись із будовою покривних тканин;
2. навчитись виділяти гістологічні елементи покривних тканин (епідерми і перидерми);
3. навчитись розпізнавати покривні тканини на препаратах.

**ОБЛАДНАННЯ:** світлові мікроскопи, чашки Петрі, предметні й покривні скельця, препарувальні голки, пінцети, леза бритви, піпетки.

### МАТЕРІАЛИ І РЕАГЕНТИ:

- листки півників німецьких (*Iris germanica* L.), пеларгонії поперечносмугастої (*Pelargonium zonale* (L.) Air.), кропиви жалкої (*Urtica urens* L.) та гілки бузини чорної (*Sambucus nigra* L.);

- фільтрувальний папір, дистильована вода, серцевина стебла бузини, 5%-ний розчин калій гідроксиду (KOH), 80%-ний етиловий спирт.

## ТЕОРЕТИЧНІ ВІДОМОСТІ

Покривні тканини знаходяться на поверхні всіх вегетативних та генеративних органів рослин. У рослин вони з'явилися у зв'язку з виходом на сушу. Покривні тканини різноманітні за будовою і функціями. Переважно вони складаються зі щільно зімкнутих живих, рідше мертвих клітин. Ці тканини виконують наступні функції:

- захищають рослини від надмірного випаровування води та висихання, механічних ушкоджень, проникнення шкідників і патогенних мікроорганізмів, температурних коливань;

- регулюють газообмін та транспірацію;

- здійснюють поглинання (ризодерма) та виділення, активно регулюючи швидкість і вибірковість проникнення речовин через них.

Покривні тканини, залежно від меристем, які їх продукують, поділяють на:

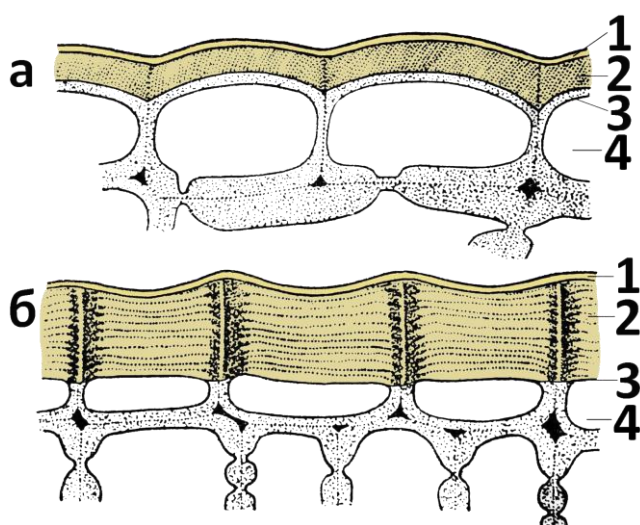
- *первинні*, які формуються у результаті диференціювання клітин первинних меристем (епідерма, ризодерма або епіблема);
- *вторинні*, які утворюються з вторинної меристеми – фелогену (перидерма, кірка).

**Епідерма** (епідерміс, шкірка) – первинна покривна тканина, утворена з одного шару клітин (зрідка багатшарова у сукулентів – деяких видів шовковиці, смоковниці або інжиру) на молодих пагонах, квітках, плодах. Це складна тканина, до складу якої входять морфологічно різні клітини:

- основні клітини епідерми;
- продихи і зв'язані з ними побічні клітини;
- різні вирости (волоски або трихоми).

*Основні клітини епідерми* живі, щільно зімкнуті (бічні стінки часто звивисті для міцного з'єднання клітин між собою), прямокутної або багатокутної форми, без міжклітинників. Вони мають целюлозну оболонку, ядро, вакуолю з клітинним соком, лейкопласти та кристали. Лейкопласти і кристали солей, відбиваючи сонячні промені, надають клітинам епідерми особливий блиск, цим самим оберігаючи листки і стебла від перегріву, зменшуючи випаровування. В основних клітинах епідерми наземних рослин хлоропласти, як правило, відсутні, проте наявні в тіневитривалих та водяних рослин. Відсутність хлоропластів надає клітинам епідерми прозорості, збільшує їх світлопропускну здатність, завдяки чому клітини фотосинтезуючої тканини отримують достатню кількість променів світла. Зовнішня оболонка клітин епідерми здебільшого сильно потовщена та вкрита суцільним шаром кутикули, бічні і внутрішні оболонки – тонкі (рис. 5.1). Часто кутикула вкрита зверху воском. Плівка кутикули разом із восковим шаром зменшує випаровування води листками. У рослин, які розвиваються в районах із великою кількістю опадів, така плівка запобігає змочуванню водою поверхні вкритих епідермою органів та прискорює стікання крапель дощової води. Через це продихи не закупорюються водою, а до клітин мезофілу закривається доступ різним патогенам. Епідермальні клітини тривалий час зберігають здатність до поділу, тому епідерма не перешкоджає росту органа.

У деяких рослин (ялина) під епідермою розміщена *гіподерма*, яка часто відіграє роль водозапасаючої, іноді механічної тканини, а в особливих випадках оберігає рослину від надмірного випаровування.



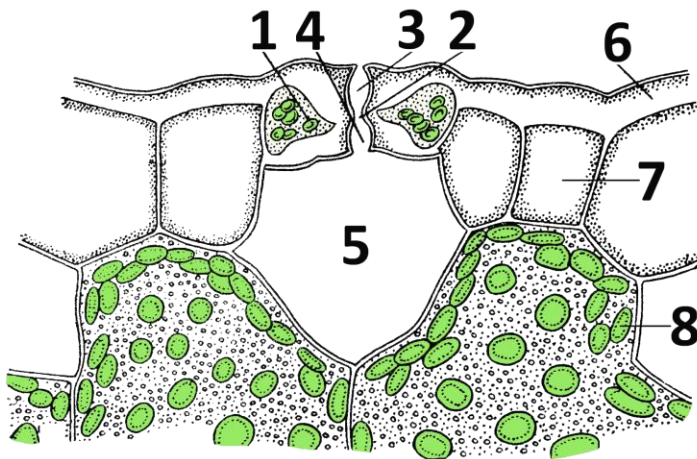
**Рис. 5.1. Епідерма на поперечному зрізі:**

а – стебла цереуса тригранного (*Cereus triangularis* (L.) Haw.) з родини кактусових  
б – стебла клейнії олеандролистій (*Kleinia neriifolia* Haw.) з родини айстрових

- 1 – кутикула
- 2 – кутикулярні шари
- 3 – зовнішня целюлозна оболонка
- 4 – клітинна порожнина

*Продихи* – спеціалізовані утворення епідерми, що регулюють газообмін (надходження та виділення газів), необхідний для процесів фотосинтезу і дихання, а також транспірації. Продих складається з двох *замикаючих клітин* та *продихової щілини* (своєрідного міжклітинника) між ними. Замикаючі клітини мають хлоропласти з добре

розвинутими тилакоїдами і високоактивні мітохондрії. Стінки замикаючих клітин потовщені нерівномірно: ті, що прилягають до щілини, потовщені, інші – тонкі. На поперечному зрізі щілина між замикаючими клітинами розширюється воронкоподібно назовні (*передній дворик*) та всередину (*задній дворик*) органу. Під замикаючими клітинами розміщена *повітряна порожнина*, яка з'єднується з міжклітинниками листка і сприяє кращому газообміну між внутрішніми частинами органу і зовнішнім середовищем (рис. 5.2). Часто до замикаючих клітин прилягають *побічні клітини*, які відрізняються за формою від основних клітин епідерми і сприяють транспорту води в замикаючі клітини. Замикаючі і побічні клітини утворюють *продиховий апарат*.



**Рис. 5.2. Будова продиха півників німецьких (*Iris germanica*) на поперечному зрізі:**

- 1 – замикаюча клітина продихової щілини
- 2 – продихова щілина
- 3 – передній дворик
- 4 – задній дворик
- 5 – повітряна порожнина
- 6 – кутикула
- 7 – епідерма
- 8 – хлоропласт

Утворення продихів відбувається паралельно з ростом органу. Окремі клітини епідерми діляться, утворюючи групу клітин. Одна з них – вихідна – ділиться на дві замикаючі клітини, між якими шляхом мацерації серединної пластинки і роз'єднання клітинних оболонок утворюється міжклітинник – продихова щілина. Вихідна клітина може поділитись кілька разів, тоді, крім замикаючих, формуються і побічні клітини.

Випаровування рослиною води регулюється шляхом *відкривання і закривання продихової щілини*. Продихові рухи здійснюються осмотичним шляхом завдяки оборотним змінам тургору замикаючих клітин. Суттєву роль при цьому відіграють присутні у них *хлоропласти*. У результаті фотосинтезу в них утворюється крохмаль, який при переході в цукор підвищує концентрацію клітинного соку і осмотичний тиск. За рахунок всмоктування води об'єм вакуолей значно збільшується, тургор підвищується, тонкі ділянки стінок замикаючих клітин розтягуються і вигинаються у напрямі від продихової щілини, продих відкривається. Із припиненням фотосинтезу при затемненні (вночі) утворення крохмалю припиняється, відповідно зменшується концентрація похідного від нього цукру, що призводить до втрати води, зменшення об'єму вакуолей та послаблення тургору замикаючих клітин. Останні при цьому випрямляються, закриваючи продихову щілину. Також у регуляції тургору замикаючих клітин важливу роль відіграють *йони калію* – при надходженні їх із прилеглих клітин осмотичний тиск у вакуолях замикаючих клітин зростає і продихи відкриваються, при відтоці йонів калію з вакуолей – осмотичний тиск спадає і продихи закриваються.

У зміні форми і розмірів клітин продихів, очевидно, беруть участь і *скоротливі білки* типу актоміозину, виявлені в цитоплазмі цих клітин.

Під час тривалих дощів клітини епідерми, насичуючись водою, переходять у стан максимального тургору, тиснуть на замикаючі клітини і продих закривається (пасивно). Таким чином внутрішні клітини захищаються від вимокання.

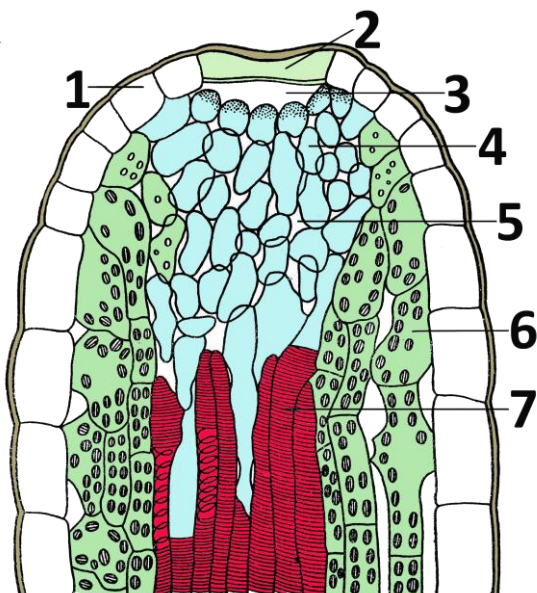
Рух продихів регулюється рядом факторів: світлом, забезпеченістю рослин водою, концентрацією вуглекислого газу в міжклітинниках.

Звичайно вдень при достатній вологості продихи відкриті, вночі – закриті. У суху погоду продихи найчастіше закриті, проте бувають і відкриті, оскільки потрібно

здійснювати процес фотосинтезу, при цьому вуглекислий газ через продихи поступає з навколишнього середовища в рослину.

У більшості наземних рослин продихи розташовані з нижнього боку листка. У рослин, що розвиваються в умовах недостатньої вологості і великих вітрів, продихи прикриті і лежать у заглибинах, розмір їхній незначний, але кількість на одиницю площі велика. У деяких рослин-ксерофітів під час посухи листки згортаються в трубки, всередину якої потрапляє епідерма з продихами і таким способом регулюється та зменшується випаровування води (вузьколисті види костриць). У водяних рослин продихи розташовані з верхнього боку листка і їхня кількість незначна, а в деяких водяних і тіньових рослин вони зовсім відсутні.

У водяних рослин і рослин із сильно зволжених місцезростань розвиваються особливі водяні продихи – *гідатоди* (рис. 5.3). Гідатоди відрізняються від звичайних продихів тим, що їхні замикаючі клітини без живого вмісту, нерухомі і постійно відкриті. Під продихами лежить безбарвна водонесна тканина з живих паренхімних клітин – епітема, яка прилягає до закінчення провідного пучка. Крізь щілину гідатоди паренхімні клітини виділяють краплі води, а процес виділення краплин води називають *гутацією*.



**Рис. 5.3. Гідатоди листкового зубця первоцвіту китайського (*Primula sinensis* Sabine ex Lindl.) на поздовжньому зрізі:**

- 1 – епідерма
- 2 – одна з двох замикаючих клітин водяного продиха
- 3 – повітряна порожнина під водяним продихом
- 4 – епітема
- 5 – міжклітинники
- 6 – хлоренхіма
- 7 – кільчасті трахеїди

Гутація спостерігається у багатьох рослин, особливо трав'янистих, вранці після прохолодних і вологих літніх ночей у вигляді крупних краплин на зубчиках листків. Подібне явище за певних умов (падіння тиску, що передуює опадам) можна спостерігати і в деяких кімнатних рослин (бальзамін, філодендрон, сциндапсус, фуксія та ін.), тому їх ще називають рослинами-барометрами. Вони сповіщають про наближення дощової погоди рясними краплинками на кінчиках листків. Із ростом листків гідатоди зникають, засихаючи разом із листовими зубчиками, на яких вони утворилися.

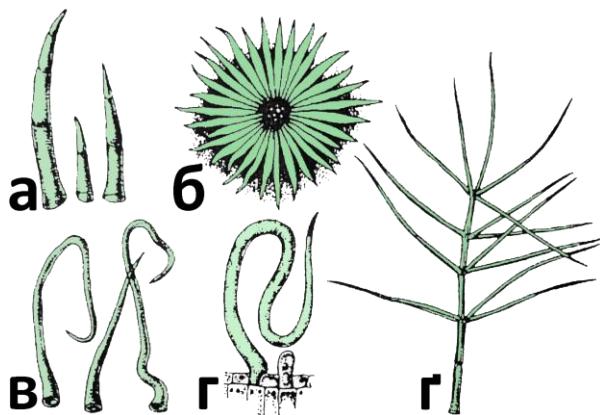
*Трихоми (волоски)* – різні за формою, будовою і функціями вирости клітин епідерми (рис. 5.4-5.9). Вони мають форму волосків (покривних, залозистих, жалких), лусочок та ін.

*Прості волоски* наземних рослин можуть бути одно- і багатоклітинними. *Одноклітинні* часто відокремлюються від клітин епідерми перетинкою, вміст клітини волоска відмирає, а порожнина заповнюється повітрям. Волоски утворюють повстистий шар на листках і стеблах, який захищає рослину від надмірного випаровування води, перегрівання і надає епідермі білого або сіруватого забарвлення. Волоски можуть утворюватись із клітин епідерми насінини (бавовник, тополя), з допомогою яких насіння розноситься вітром. Оболонка волосків бавовнику цілком целюозна, тому використовується в текстильній промисловості для виготовлення тканини, в медицині як



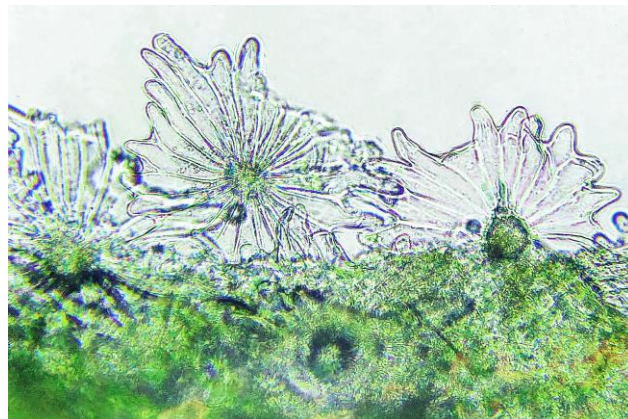
перев'язувальний матеріал та ін. У деяких рослин оболонка волосків просякнута кремнеземом або вапном, що робить їх шорсткими і захищає рослину від поїдання тваринами.

*Багатоклітинні розгалужені волоски* утворюють на листках і стеблах повстистий шар, який захищає рослину від випаровування води та перегрівання (яблуня, дивина, канатник, багато губоцвітих).



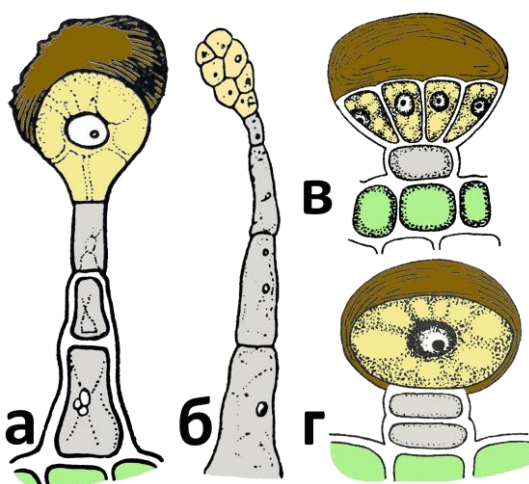
**Рис. 5.4. Епідермальні трихоми:**

а – прості багатоклітинні на листку картоплі, б – зірчасті на листку маслини, в – прості одноклітинні на листку яблуні, г – прості одноклітинні на насінині бавовника, ґ – розгалужені багатоклітинні на листку дивини



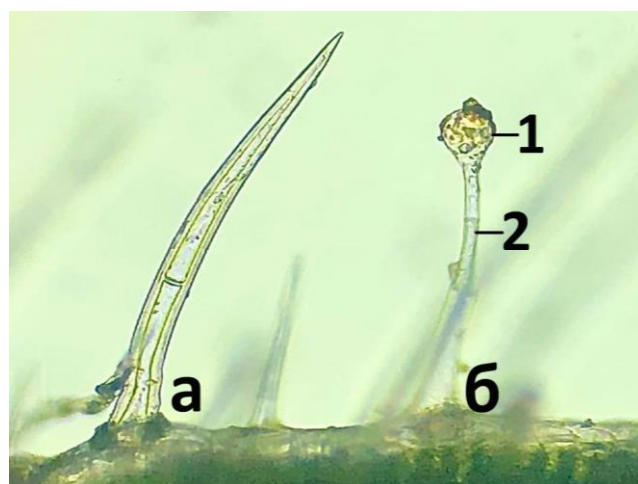
**Рис. 5.5. Епідерма листка маслини європейської (*Olea europaea* L.) із зірчастими трихомами (з поверхні).**  
Оригінальне мікрофото.

*Залозисті волоски* – багатоклітинні волоски, які складаються з ніжки і округлої голівки (первоцвіті, геранієві, коноплеві, пасльонові, губоцвіті, зонтичні, айстрові) (рис. 5.6, 5.7). Клітини їхні живі, у них утворюються ефірні олії та смоли, які крізь оболонку проникають під кутикулу. При цьому кутикула руйнується і секрет виділяється у вигляді краплини на поверхні волоска. Виконують захисну функцію, оскільки через специфічний запах ефірних олій, що виділяються цими волосками, травоядні тварини такі рослини не чіпають. Сприяють приваблюванню комах, які здійснюють перехресне запилення.



**Рис. 5.6. Залозисті волоски:**

а – пеларгонії з секретом, який виступив на поверхню після розриву кутикули, б – тютюну, в – розмарину, г – плектрантуса

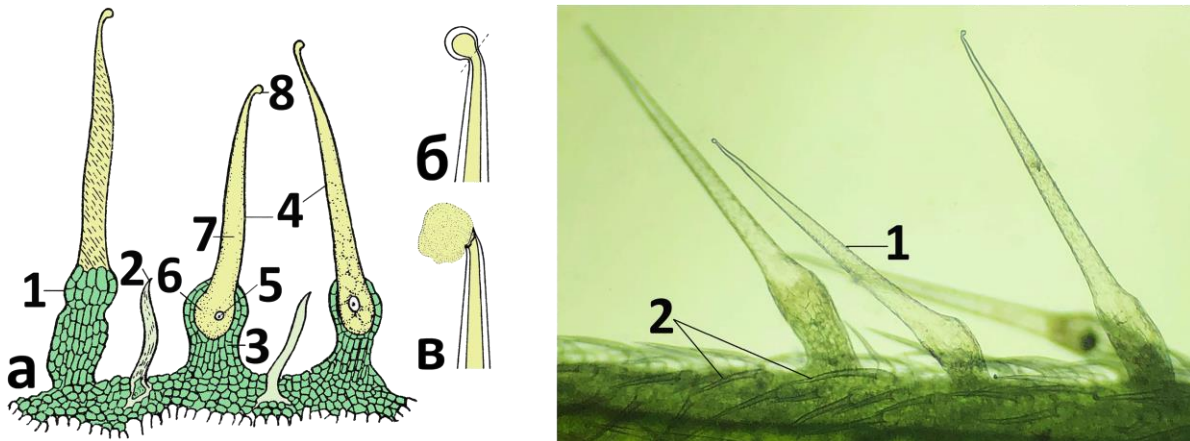


**Рис. 5.7. Епідерма листка пеларгонії попереочносмугастої (*Pelargonium zonale*) (із поверхні):**

а – простий волосок, б – залозистий волосок  
1 – голівка, 2 – ніжка  
Оригінальне мікрофото.

*Жалкі волоски* кропиви одноклітинні, сильно видовжені, зверху закінчуються нахиленим головчастим потовщенням – голівкою, яка має косозагострену шпичку (рис. 5.8). Оболонка волоска просякнута кальцій карбонатом, а у верхній частині – кремнеземом, внаслідок чого вона крихка. Основа волоска грушоподібно розширена і занурена в багатоклітинну підставку. Волосок є живою клітиною, клітинний сік якого їдкий та отруйний внаслідок наявності у ньому мурашиної кислоти та особливого ферменту.

Під час дотику до волоска його голівка косо обламується над розширеною частиною волоска. Шпичка волоска здійснює поріз тіла тварини і їдкий клітинний сік потрапляє в рану. Функція жалких волосків захисна.



**Рис. 5.8.** Епідерма листка кропиви жалкої (*Urtica urens*) (а – рисунок, справа – з поверхні), кінчик волоска з визначеним місцем злому (б), виділення їдкого клітинного соку після відламування кінчика (в):

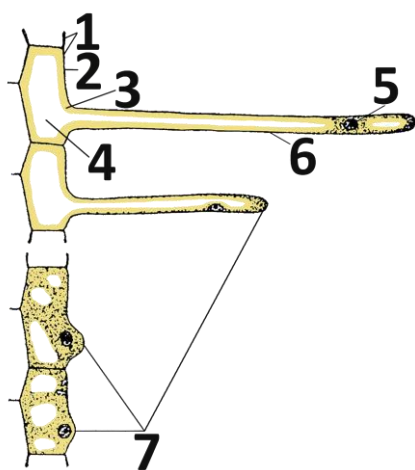
1 – жалкі волоски, 2 – прості ретортподібні волоски, 3 – багатоклітинна підставка, 4 – клітини жалких волосків, 5 – ядро, 6 – цитоплазма, 7 – вакуоля, яка містить мурашину кислоту та фермент, 8 – булавовидна голівка

*Оригінальне мікрофото.*

*Шипи (емергенци)* – вирости епідерми та більш глибокого шару (субепідерми). Це здерев'янілі утворення, загострені або гачкуваті, що найчастіше виконують захисну функцію, а інколи і функцію розповсюдження плодів та насіння. Характерні для стебел малини, ожини, шипшини, плодів каштану, дурману, рицини, де розкидані безладно і цим відрізняються від колючок, утворених у результаті метаморфозу вегетативних органів (у глоду, дикої груші, дикої яблуні).

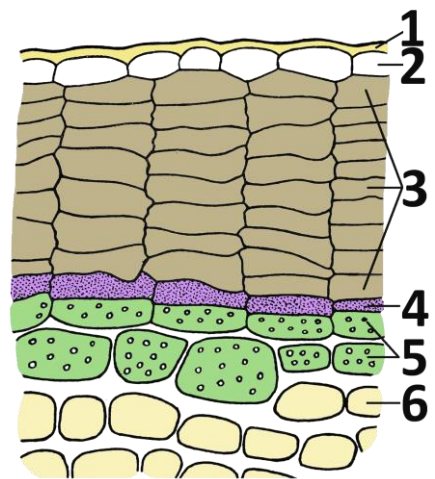
**Ризодерма (епіблема)** – первинна одношарова покривна тканина кореня. Виникає із зовнішніх клітин апікальної меристеми кореня вище зони розтягування. Основна функція – всмоктування води і розчинів мінеральних солей із ґрунту. Продихи, кутикула і восковий наліт на ризодермі відсутні, оскільки на підземному органі в них немає потреби. Продихи зустрічаються лише на ризодермі повітряних коренів деяких епіфітів. Клітини її тонкостінні, з в'язкою цитоплазмою, великою кількістю мітохондрій (активне поглинання речовин відбувається з витратою енергії), багато з них витягнуті у волоски, які й здійснюють всмоктування. Це *кореневі волоски*, які займають обмежену ділянку кореня і функціонують 10-20 днів (рис. 5.9).

**Перидерма** – вторинна покривна тканина, яка виникає в багаторічних рослин на зміну первинній покривній тканині (рис. 5.10). Це складна багатшарова та багатофункціональна тканина, утворена комплексом клітин, різних за будовою та функціями. До складу перидерми входять: а) *фелема*, або *корок* (покривна тканина); б) *фелоген*, або *корковий камбій* (твірна тканина); в) *фелодерма*, або *коркова паренхіма* (основна паренхіма, асиміляційна паренхіма).



**Рис. 5.9. Кореневі волоски:**

1 – клітини ризодерми; 2 – клітинна оболонка; 3 – цитоплазма; 4 – вакуоля; 5 – ядро; 6 – сформований кореневий волосок; 7 – кореневі волоски в процесі росту



**Рис. 5.10. Перидерма:**

1 – кутикула; 2 – епідерма; 3 – фелема; 4 – фелоген; 5 – фелодерма; 6 – первинна кора

Формування перидерми починається з моменту виникнення особливої вторинної меристеми – *коркового камбію (фелогену)*, який у різних рослин закладається по-різному. В одних випадках він виникає з паренхімних клітин, що лежать під епідермою (вишня, слива, кизил) чи більш глибоко (смородина, малина), а іноді в самій епідермі (верба). У більшості дерев і чагарників фелоген закладається в однорічних пагонах уже всередині літа. Клітини фелогену діляться паралельно поверхні органу (тангентально), відкладаючи назовні клітини *фелеми*, а всередину – *фелодерму*. В багатьох рослин клітин фелеми відкладається значно більше, ніж фелодерми.

*Фелема* – мертва багатошарова тканина, утворена оокорковілими (просоченими суберином) клітинами, розміщеними правильними радіальними рядами, без міжклітинних просторів. Ці клітини утворюють потужний покрив, який вирізняється низькою теплопровідністю, тому рослини вимерзають менше, особливо при різких змінах температури. Суберин клітин фелеми також не пропускає гази, рідини, патогенні мікроорганізми та різних шкідників.

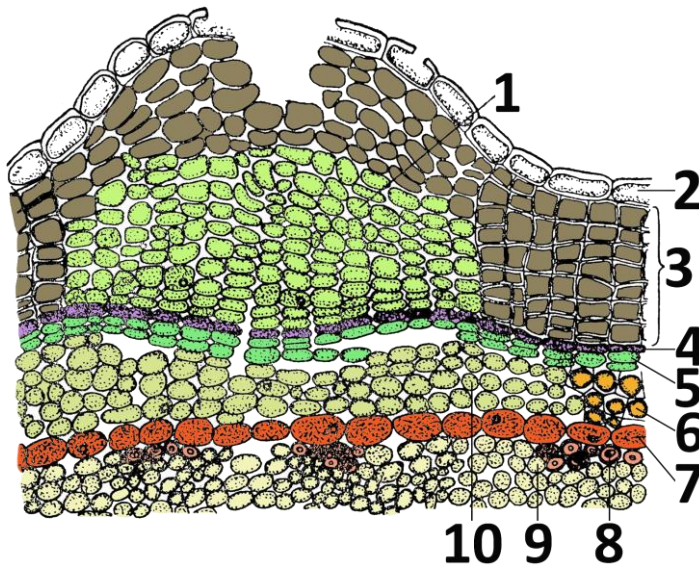
*Фелодерма* утворена живими, нещільними, округлої форми клітинами, розташованими радіально. У клітинах фелодерми є дрібні хлоропласти, флавоноїдні пігменти у вакуолях, тому вона функціонує як асиміляційна, захисна або як запасна тканина. У багатьох випадках фелодерма може замінити шар фелогену при пошкодженні останнього.

Живі тканини, які лежать під корком, мають потребу в газообміні із зовнішнім середовищем та видаленні надлишку вологи. Тому в перидермі формуються *сочевички* (рис. 5.11). Паренхімні клітини кори, розташовані під продихами, перетворюються в клітини фелогену сочевичок, які поділяючись тангентально, утворюють клітини *виповнювальної паренхіми* (виповнювальну тканину). Остання представлена округлими паренхімними, слабо оокорковілими клітинами з багаточисельними міжклітинниками. Ці клітини забезпечують газообмін між внутрішніми живими тканинами стебла і навколишнім середовищем, а також виведенням зайвої вологи. Внаслідок твірної діяльності фелогену, кількість виповнювальних клітин сочевички значно збільшується, розриває епідерму й оокорковілі клітини з великими міжклітинниками розташовуються на поверхні стебла у вигляді бурих горбочків. Згодом фелоген сочевички з'єднується з фелогеном перидерми, утворюючи спільне кільце фелогену, проте фелоген сочевички функціонує активніше і формує значно більшу кількість клітин, що є причиною випуклої форми сочевички. Внаслідок поділу клітин фелогену виповнювальна тканина весь час



наростає знизу, замінюючи більш старі клітини, розміщені ззовні, які швидко відмирають і злущуються.

На зимовий період сочевички закупорюються *замикаючим шаром*, який утворений щільно з'єднаними, добре окорковілими клітинами, завдяки чому значно зменшується газопроникність, вихід пароподібної води, через що пагони краще перезимовують. Проте клітини замикаючого шару містять невеликі вузькі міжклітинники, через які все ж відбувається мінімальний газообмін. Навесні замикаючий шар розривається під тиском новоутворених виповнювальних клітин сочевички і вона знову починає нормально функціонувати.



**Рис. 5.11. Сформована сочевичка стебла бузини чорної (*Sambucus nigra*):**

- 1 – клітини виповнювальної тканини сочевички
- 2 – залишки епідерми
- 3 – фелема (корок)
- 4 – фелоген (корковий камбій)
- 5 – фелодерма
- 6 – коленхіма
- 7 – ендодерма
- 8 – склеренхімні волокна
- 9 – паренхіма вторинної флоєми (лубу)
- 10 – паренхіма первинної кори

Форма і розміри сочевичок різноманітні. Вони бувають довгастими, круглястими, ромбоподібними, розташовуються безладно або паралельними рядами вздовж або впоперек стебла. З часом форма і розміри їх змінюються. Особливо великі сочевички утворюються в берези (до 15 см), черешні (більше 1 см) та ін.

У деревних рослин перидерма утворюється на гілках, стовбурах, коренях, брунькових лусках, деяких плодах, у місцях ураження органу; в дводольних трав'янистих рослин – на коренях, гіпокотилі, іноді на кореневищах, бульбах.

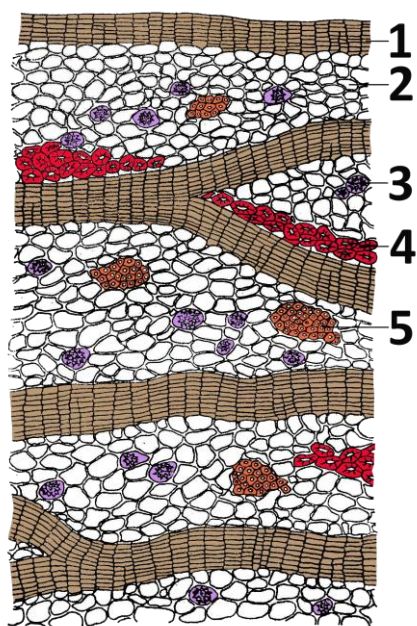
Корок коркового дуба досягає товщини 15-20 см, його зрізають із поверхні стовбура кожні 10-15 років і використовують як цінний газонепроникний та ізоляційний матеріал.

**Кірка** – третинна покривна тканина, яка у більшості дерев замінює перидерму (рис. 5.12). В утворенні кірки бере участь фелоген, який закладається багаторазово в глибших шарах кори. Внаслідок твірної діяльності фелогену утворюються нові перидерми, причому кожна наступна закладається глибше від попередньої. Живі тканини кори між шарами перидерми відмирають, оскільки корок кожної з них ізолює доступ води і поживних речовин до них. Комплекс зовнішніх перидерм та відмерлих ділянок паренхіми первинної кори між ними утворює потужний покривний комплекс – кірку (ритидом).

На зовнішній вигляд кірка – дірчаста, тріщинувата тканина. Мертві тканини кірки не можуть розтягуватись, тому при потовщенні стовбуру розтріскуються досить глибоко до живих тканин. На дні тріщин у внутрішній перидермі є сочевички, які забезпечують газообмін. Залежно від того, як закладаються перидерми, кірка буває:

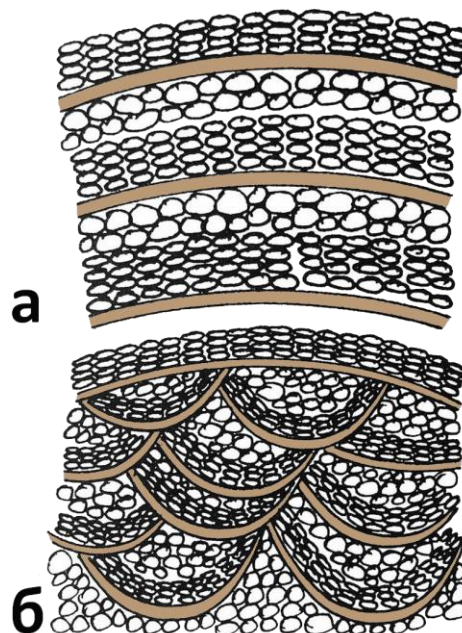
- *кільчаста* – коли перидерми закладаються суцільними кільцями, зовнішні шари кірки під натиском зсередини тріскаються і злущуються у вигляді поздовжніх смуг (виноград, кипарис, евкаліпт);
- *луската* – коли перидерми закладаються увігнутими дугами, зовнішні шари кірки злущуються у вигляді лусок (дуб, в'яз, липа, клен, береза, платан, сосна) (рис. 5.13).





**Рис. 5.12. Будова кірки дуба звичайного (*Quercus robur* L.):**

1 – фелема, 2 – мертва кора паренхіма, 3 – клітини з друзами, 4 – кам'яністі клітини, 5 – склеренхімні волокна



**5.13. Типи кірки:**

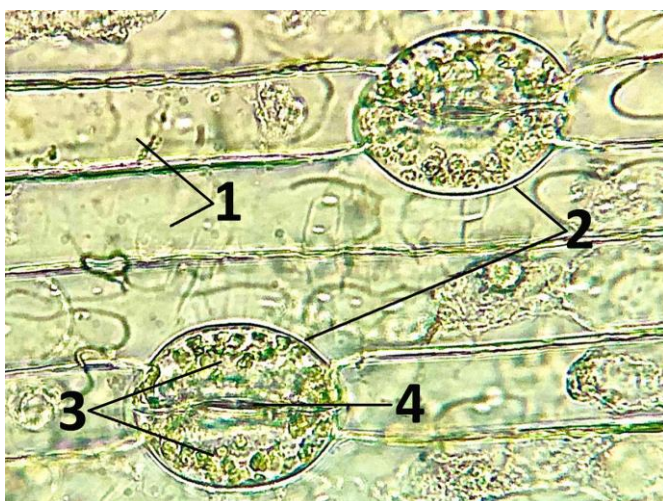
а – кільчаста  
б – луската

Кірка значно міцніша покривна тканина, ніж перидерма, тому краще виконує захисну функцію. Вона захищає стовбури і багаторічні гілки від випаровування води, вимерзання, весняних опіків, проникнення паразитів, обгорання при лісових пожежах, від пошкоджень гризунами та ін.

## ХІД РОБОТИ

**1. Вивчити будову епідерми листка півників німецьких (*Iris germanica*) (рис. 5.14).**

За допомогою гострого пінцета зніміть із поверхні листка півників епідерму та покладіть на предметне скло в краплю 5%-го розчину КОН, накрийте покривним скельцем. Клітини епідерми подовжені, вкриті кутикулою, живі, мають ядра, лейкопласти, вакуолі, але хлоропласти відсутні. Між клітинами епідерми добре помітні впорядковано розміщені пари півмісяцевих клітин – замикаючі клітини продихів із хлоропластами та продиховою щілиною між ними. Останні трохи занурені в пластинку листка порівняно з сусідніми клітинами епідерми.



**Рис. 5.14. Епідерма листка півників німецьких (*Iris germanica*):**

1 – клітини епідерми  
2 – продихи  
3 – замикаючі клітини продиху  
4 – продихова щілина

Оригінальне мікрофото.

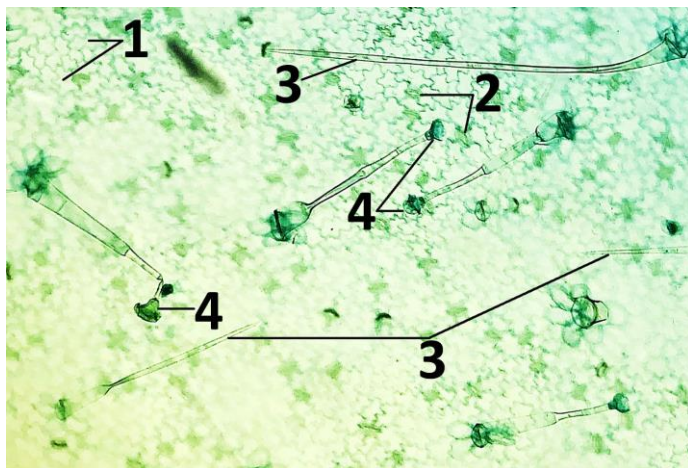
На постійному препараті листка півників розгляньте будову продиху на поперечному зрізі (рис. 5.2).

*Зарисувати* ділянку епідерми з продихами та поперечний зріз листка півників, зазначити клітини епідерми, замикаючі клітини продихів із хлоропластами, продихову щілину, передній дворик, задній дворик, повітряну порожнину, асиміляційну тканину.

## 2. Вивчити будову епідерми листка пеларгонії поперечносмугастої (*Pelargonium zonale*) (рис. 5.15).

За допомогою гострого скальпеля або леза бритви зніміть із поверхні листка пеларгонії епідерму та покладіть на предметне скло в краплю води, накрийте покривним скельцем. Препарат розгляньте в мікроскоп. Форма клітин епідерми неправильна, звивиста, оболонки тонкі, безбарвні, в клітинах помітна дрібнозерниста цитоплазма, ядро і лейкопласти. Серед клітин епідерми присутня велика кількість продихів, які розкидані безладно, продихові щілини направлені в різні боки. Можна виявити прості і залозисті волоски. Прості волоски складаються з однієї сильно витягнутої живої клітини з тонкою оболонкою. Залозисті волоски також складаються з однієї витягнутої, тонкостінної живої клітини, але верхня частина волоска розширена і нагадує округлу, широку головку; у них утворюються ефірні олії.

*Зарисувати* ділянку епідерми листка пеларгонії з продихами і волосками, зазначити епідермальні клітини, замикаючі клітини продихів із хлоропластами, продихову щілину, прості волоски, залозисті волоски.



**Рис. 5.15. Епідерма листка пеларгонії поперечносмугастої (*Pelargonium zonale*):**

- 1 – епідермальні клітини
- 2 – продихи
- 3 – прості волоски
- 4 – залозисті волоски

*Оригінальне мікрофото.*

## 3. Вивчити будову волосків листків кропиви жалкої (*Urtica urens*) (рис. 5.8).

Зніміть скальпелем волоски з листка кропиви та покладіть їх на предметне скло в краплю води, накрийте покривним скельцем. Під мікроскопом помітно, що кожен жалкий волосок складається з довгої, знизу розширеної клітини, яка розміщена на групі живих дрібних клітин (підставка). Клітина волоска кропиви жива, виповнена протоплазмою. Кінчик її округлий з косозагостреною шпичкою. Остання при відламуванні кінчика (голівки) здійснює поріз тіла тварини.

*Зарисувати* жалкий волосок кропиви, зазначити підставку, волосок, голівку.

## 4. Вивчити будову вторинної покривної тканини – перидерми і сочевички стебла бузини чорної (*Sambucus nigra*) (рис. 5.11).

Для вивчення утворення перидерми на три-, чотирирічних стеблах бузини використовують живий матеріал або фіксований у 80%-ному етиловому спирті. Для фіксації матеріал збирають у червні-липні.

Зробіть декілька поперечних зрізів гілки бузини на ділянці, де епідерма вже відмерла і злущується, оголюючи жовто-буру перидерму з достатньо розвинутими

сочевичками. Найтонший зріз покладіть на предметне скло в краплю води і накрийте покривним скельцем. Розгляньте препарат у мікроскоп. На периферії розташована епідерма, яка місцями починає злущуватись. Під епідермою знаходиться кілька шарів клітин корку, які розміщені одним над одним радіальними рядами. Стінки клітин тонкі, окорковілі, живого вмісту в них немає. Кількість шарів коркових клітин може бути різна. Під корком розташований фелоген (корковий камбій) у вигляді смужки вузьких клітин із живим вмістом, виповнених густою зернистою цитоплазмою (тому здаються темними і чітко виділяються на зрізі), у деяких із них видно ядро, з тонкими целюлозними оболонками. Під фелогеном розміщена фелодерма, яка складається з живих паренхімних клітин округлої форми. Оболонки її клітин тонкі, целюлозні. Часто в фелодермі можна побачити хлоропласти.

Для вивчення будови сочевичок візьміть зафіксовані дворічні гілки бузини, знайдіть на них сочевички і зробіть тонкі поперечні зрізи через середину сочевички. Виготовлені зрізи перенесіть на предметне скло в краплю води та накрийте покривним скельцем. З обох боків сочевички розташована перидерма, яка ззовні межує з відмираючим шаром епідерми, а всередині – з товстостінною коленхімою. Зовнішня частина сочевички складається з коричневих, слабо окорковілих клітин, які розривають епідерму – старі виповнювальні клітини, зовнішні шари яких мертві. Всередину від них розміщені багаточисельні молоді виповнювальні клітини, безбарвні, округлої форми, розміщені пухко, залишаючи між собою міжклітинний простір. Виповнювальні клітини складають основну масу сочевички, тиснуть на епідерму та розривають її. Утворені вони фелогеном, що підстилає їх. Під ним розташований шар фелодерми.

*Зарисувати ділянку перидерми та сочевичку, зазначити епідермальні клітини, фелему, фелоген, фелодерму, виповнювальну тканину сочевички.*

## **Заняття № 6. Лабораторна робота: ВИДІЛЬНІ ТКАНИНИ**

**МЕТА:** навчитись розпізнавати видільні тканини.

**ЗАВДАННЯ:** ознайомитись із будовою видільних структур рослин та навчитись їх розпізнавати.

**ОБЛАДНАННЯ:** світлові мікроскопи, чашки Петрі, предметні й покривні скельця, препарувальні голки, пінцети, скляні палички, ножиці, леза бритви, піпетки, спиртівка.

**МАТЕРІАЛИ І РЕАГЕНТИ:**

- трубочасті квітки хамоміли лікарської (*Chamomilla recutita* (L.) Rauschert), стебло молочая (*Euphorbia* sp.), корінь кульбаби лікарської (*Taraxacum officinale* Webb. ex Wigg.);

- фільтрувальний папір, дистильована вода, серцевина стебла бузини, розчин хлоралгідрату\*, 95%-ний етиловий спирт, розчин хлор-цинк-йоду, розчину Судану III, розчин Люголю.

*\*Просвітлююча рідина для зрізів. Реактив: розчин хлоралгідрату. Приготування реактиву: 5 г хлоралгідрату розчиняють при слабкому нагріванні в 2 мл води. При розчиненні додають від 5 до 50% гліцеролу, щоб хлоралгідрат не викристалізувався.*

## **ТЕОРЕТИЧНІ ВІДОМОСТІ**

Виведення продуктів обміну з організму рослини виконують окремі структури, які не утворюють цілісної видільної системи, а розсіяні дифузно в усіх органах. Продукти обміну рослин, які виділяються назовні або накопичуються всередині, називаються *секретами*. Це, як правило, терпеноїди (ефірні олії, смоли, бальзами, каучук), алкалоїди, флавоноїди, дубильні речовини, кальцій щавлевокислий та ін. Виділяються також цукри, солі, вода. Речовини можуть виділятися в навколишнє середовище за допомогою

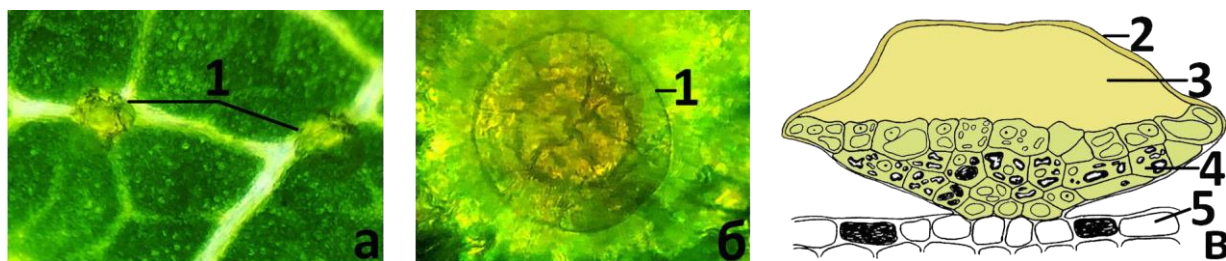


зовнішніх видільних структур або ізолюватись у внутрішніх секреторних порожнинах та каналах.

До зовнішніх видільних структур належать: залозисті волоски і залозки, травні залозки, осмофори, нектарники, гідатоди (водяні продиhi).

**Залозисті волоски і залозки** є одно- або багатоклітинними виростами (трихомами) епідерми (рис. 6.1, 6.2). Вони складаються з живих клітин, мають видовжену ніжку з однієї чи кількох клітин і одно- чи багатоклітинну голівку. Клітини голівки виділяють секрет через целюлозну оболонку під кутикулу, яка вкриває голівку. При цьому кутикула розтягується і розривається, а секрет виливається назовні. Надалі може утворюватись нова кутикула і процес виділення може повторюватись. Залозисті волоски квіток та інших органів рослин (герані, пеларгонії, тютюну крилатого та ін.) виділяють *ефірні олії* (концентрована гідрофобна рідина, що містить леткі хімічні сполуки рослин із сильним запахом). Сидячі головчасті волоски, які утворюють борошністий наліт на листках лободи, виділяють *воду і солі*. До залозистих волосків також відносять *жалкі* волоски кропиви. На бруньках деревних рослин (берези, вільхи, гіркокаштана звичайного, тополі, яблуні, горіха та ін.) залозисті волоски виділяють *смолянисті клейкі* речовини, які склеюють брунькові луски і цим захищають точку росту від несприятливих зовнішніх впливів.

Залозки відрізняються від волосків тим, що утворені не тільки з клітин епідерми, а й субепідермальних тканин, не виступають із поверхні епідерми, до них підходять закінчення провідних пучків. Залозки складаються з короткої ніжки (іноді відсутня) і великої багатоклітинної головки. Такі залозки, які виділяють *ефірні олії*, характерні для м'яти, лаванди, полину, хамоміли, смородини чорної, тополі запашної, берези та ін. (рис. 6.1) Залозки, які виділяють *солі*, утворюються на листках і стеблах рослин-галофітів (тамарикс).



**Рис. 6.1. Ефіроолійні залозки листової пластинки смородини чорної (*Ribes nigrum* L.):**

а – на абаксiальному (морфологічно нижньому) боці листка, б – вигляд зверху, в – схематичне зображення зрізу

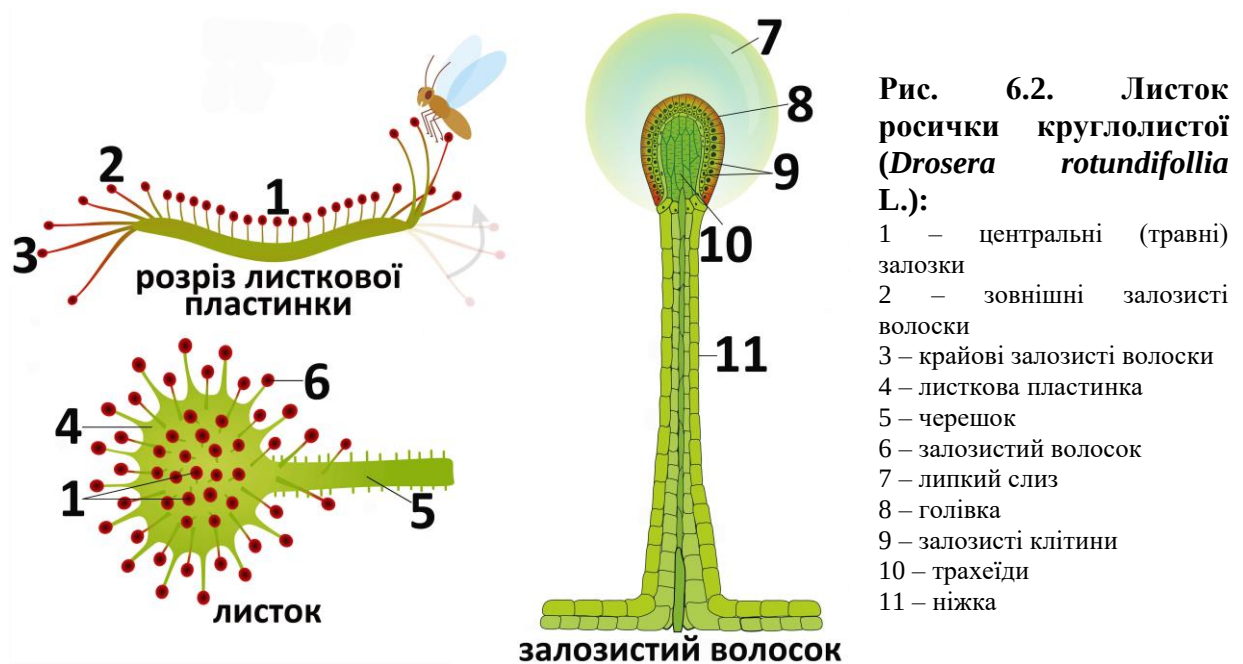
1 – ефіроолійні залозки, 2 – кутикула, 3 – субкутикулярна порожнина в якій накопичується ефірна олія, 4 – багатоклітинна голівка, 5 – епідерма

Оригінальні мікрофото.

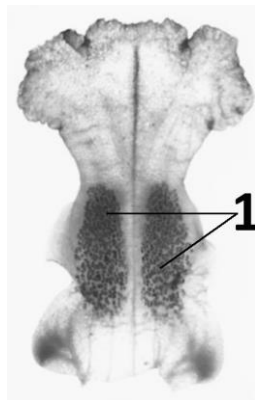
У комахоїдної рослини росички розрізняють *залозисті волоски* та *травні залозки*, які розташовані на змінених листках (ловильних апаратах). Залозисті волоски – довші, розташовані на периферії по краю листка та виділяють гідрофільний секрет (липкий слиз, що містить полісахариди) для вловлювання комах. Травні залозки – коротші, розташовані у центральній частини листка та виділяють протеїновмісні секрети, які перетравлюють комах. Надалі клітини листків здатні поглинати розчинні речовини перетравленої їжі. Комахоїдними рослинами в помірній зоні є види родів росичка, пухирник, у тропіках – непентес та ін. (рис. 6.2)

Під час проростання насіння роль травних залозок частково виконує алейроновий шар ендосперму. У клітинах останнього утворюється фермент діастаза, який перетворює крохмаль ендосперму зернівки на цукор, що використовується зародком для розвитку (рис. 4.4).

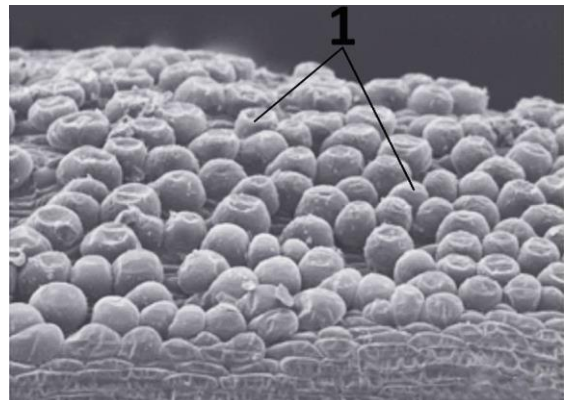




**Осмофори** – група спеціалізованих клітин епідерми або особливі залозки оцвітини, у яких утворюються леткі ефірні олії, що надають квіткам рослин аромату (рис. 6.3, 6.4). Морфологічно осмофори досить різноманітні – можуть мати вигляд війок, ворсинок, залозистих плям і т.д. Осмофори функціонують тільки під час цвітіння, приваблюючи своїм запахом запилювачів. Зустрічаються у рослин із родин орхідних, хвилівникових, ластівневих та ін.



**Рис. 6.3. Пелюстки циклопогона елатіуса (*Cyclopogon elatus* (Sw.) Schltr.):**  
1 – осмофори  
(із: Wiemer et al., Plant Biology 11 (4): 506-514, 2009 зі змінами)

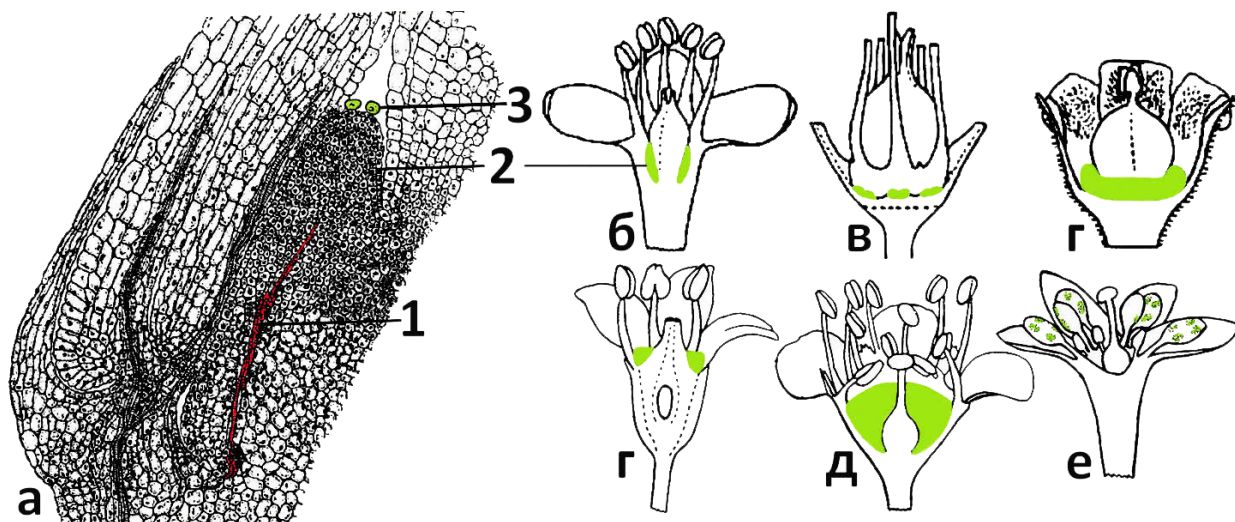


**Рис. 6.4. Залозки осмофора на поверхні пелюстки циклопогона елатіуса (*Cyclopogon elatus*):**  
1 – трихоми  
(із: Wiemer et al., Plant Biology 11 (4): 506-514, 2009 зі змінами)

**Нектарники** – група тонкостінних паренхімних клітин, які виробляють і виділяють нектар (водний розчин цукрів із невеликою домішкою білків, спиртів і ароматичних речовин). Секреторна тканина нектарника може складатися тільки з епідерми або з кількох шарів глибше розташованих клітин. Зовні секреторна тканина вкрита кутикулою, знизу до неї підходить провідна тканина, у якій переважає флоема (рис. 6.5). Цукор, що міститься в нектарі, надходить із флоєми і нектарники перетворюють його за допомогою ферментів. Екскретується нектар через продиhi або безпосередньо через оболонку клітини. Кутикула при цьому розривається. Клітини секреторної тканини нектарника

слабо вакуолізовані, у цитоплазмі небагато пластид, але добре розвинений ендоплазматичний ретикулум, що є ознакою високої фізіологічної активності.

Нектарники утворюються переважно у квітках (*флоральний тип нектарників*) більшості ентомофільних рослин. Вони локалізовані в основі тичинок або під тичинками (у гвоздичних, маренових та ін.), у основі зав'язі у вигляді кільця або диска (губоцвіті, пасльонові та ін.), на верхівці зав'язі у вигляді трубчастої структури (айстрові), іноді нектарниками є видозмінені тичинки – стамінодії (бобові, барбарисові) (рис. 6.5). *Екстрафлоральні нектарники* – тип нектарників, які утворюються поза квіткою, на вегетативних органах (квітконіжках, стеблах, листках, прилистках). Діяльність їх впливає на розвиток пилку та ріст пилкової трубки. Нектар має значення у перехресному запиленні, оскільки приваблює запилювачів (комах, птахів).



**Рис. 6.5. Розміщення нектарників у квітках різних систематичних груп:**

а – у квітці (поздовжній зріз нектарника, чорнобривці), б – під тичинками (кокколоба), в – у основі тичинок (льон), г – під зав'яззю (ятрофа), г – у верхній частині зав'язі (мастіксія), д – вистилає квіткову чашечку (слива), е – у вигляді стамінодіїв (коричник)

1 – трахеїди, 2 – нектарники, 3 – залозистий волосок

**Гідатоди (водяні продихи)** – комплекс клітин у листках, головним чином рослин вологих тропіків, які забезпечують виділення з рослини води (у вигляді краплин) і солей (гутація). Корені рослин інтенсивно вбирають воду, а випаровування утруднюється через надмірне зволоження повітря. У помірній зоні явище гутації відбувається в період, коли температура ґрунту вища, ніж температура повітря. Гутацію можна спостерігати на молодих сходах злаків, на листках кімнатних рослин (монстера, традесканція). Гідатоди розташовуються під верхівкою листка та під кінчиками зубців його пластинки.

Гідатоди бувають:

- *простішої* будови – змінені клітини епідерми або змінені волоски – трихоми. Оболонки клітин тонкі, а якщо і потовщуються, то в них зберігаються ділянки, які легко пропускають воду;

- *складнішої* будови – утворюються в листку з живих клітин спеціалізованого мезофілу, позбавленого хлорофіла (епітеми), з великими міжклітинниками, які мають високу водопропускну здатність. До епітеми з листка підходять розгалужені трахеїди провідного пучка, з яких вода надходить у міжклітинники епітеми і витискується через отвори назовні. Отвори оточені двома замикаючими клітинами, які нерухомі, оскільки рано втрачають живий вміст (рис. 5.3).

Утворення гідатод та виділення води здійснюється не тільки листками, а й стеблом, що особливо характерно для рослин засолених ґрунтів. У останніх разом із водою виділяються різноманітні солі, які кристалізуються на поверхні рослини та здуваються або змиваються вітром або дощем.

До *внутрішніх видільних структур* належать: ідіобласти, вмістища виділень, молочники.

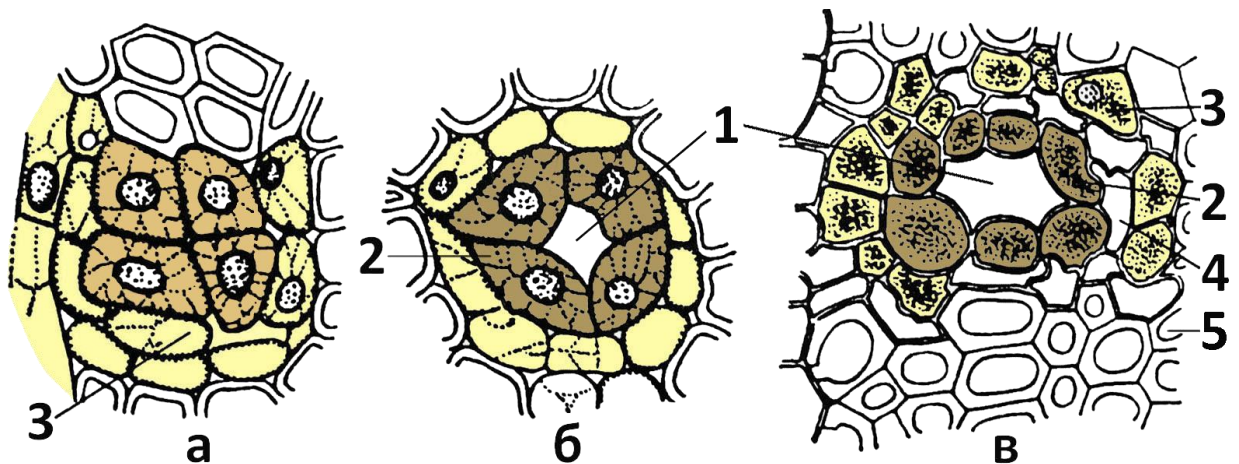
**Ідіобласти** – окремі секреторні клітини, які відрізняються формою і розмірами від навколишніх клітин та розсіяні серед інших тканин. Залежно від речовин, які в них накопичуються, розрізняють:

- масляні – накопичують ефірні олії (лаврові, хвилівникові, перцеві, магнолієві та ін.);
- слизові – накопичують слиз переважно вуглеводневої природи (мальвові, липові, кактусові та ін.);
- танінові – накопичують у великій кількості дубильні речовини (таніни) (бобові, розові, миртові, виноградні);
- кристалонесні – містять кристали кальцій щавлевокислого та їх зростки (друзи) (сукуленти, ксерофіти). Часто зустрічаються також тонкі голчасті кристали, зібрані в пучки і оточені слизистим чохлам – рафіди (орхідні, бальзамінові, виноградні, комелінові (традесканція)).

Часто до них відносять й епідермальні клітини з цистолітами (рис. 3.6).

**Вмістища виділень** – порожнини різної форми, що розміщуються в товщі інших тканин. За способом утворення розрізняють:

- *схізогенні вмістища* (схізо – відсуваю) – виникають у вигляді міжклітинників, оточених живими видільними клітинами (епітеліальними), які продукують секрет у порожнину міжклітинників (рис. 6.6). Зі збільшенням виділень клітини розсуваються і виникають здебільшого подовжені ходи. Часто схізогенні вмістища містять слиз (плющ, монстера, саговники, деякі папороті), рідше ефірні олії (звіробійні, зонтичні), смоли і бальзами (голонасінні, айстрові, звіробійні, бобові). До схізогенних вмістищ належать *смоляні ходи* і *ефіроолійні канали*, які відрізняються більш-менш витягнутою формою, можуть галузитись. Смоляні ходи проходять у вертикальному (у ділянках деревини) і горизонтальному (паралельно серцевинним променям) напрямках, з'єднуючись у загальну систему, утворюються в стеблах, коренях, плодах, рідше у листках.

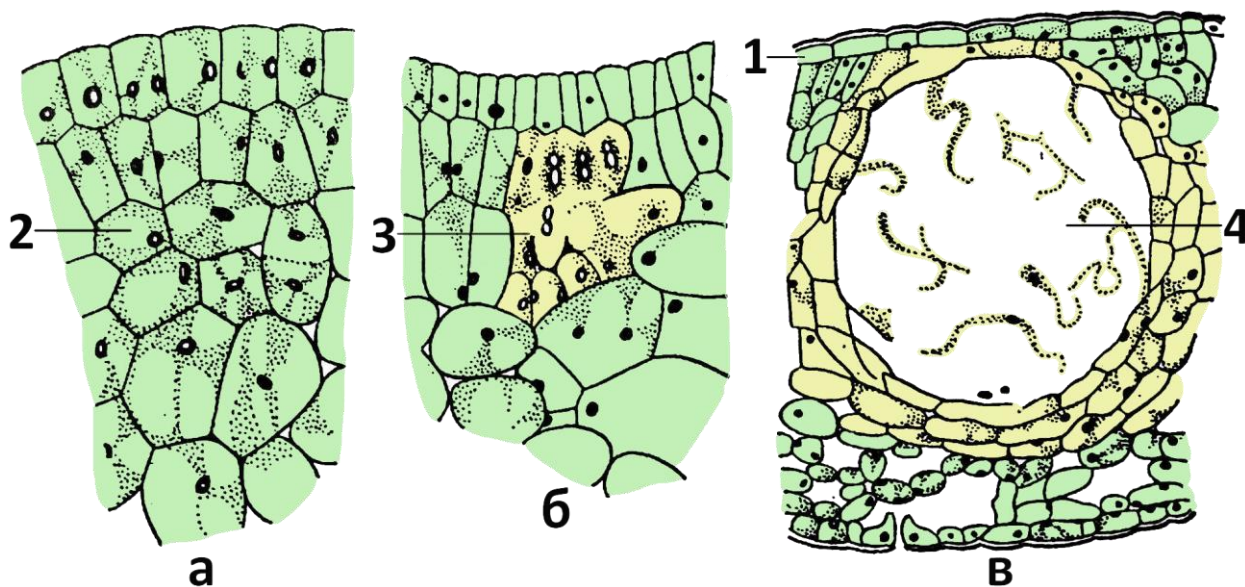


**Рис. 6.6. Розвиток схізогенного вмістища в деревині сосни (*Pinus* sp.):**

а, б, в – послідовні стадії розвитку: 1 – міжклітинник, 2 – епітеліальні клітини, 3 – живі паренхімні клітини, 4 – тонкостінні мертві роздавлені клітини, 5 – трахеїди

- *лізигенні вмістища* (лізис – розчинення) – виникають у результаті розчинення клітинних оболонок групи клітин із продуктами секреції та накопиченням їх у міжклітинниках. Ці вмістища вистилають клітини основної паренхіми та часто мають правильну округлу форму (рис. 6.7). Такі вмістища є в екзокарпії шкірки плодів цитрусових (апельсина, лимона, мандарина), листках рути, евкаліпта.





**Рис. 6.7. Розвиток лізигенного вмістища в екзокарпії шкірки цитрона (*Citrus medica* L.):**

а, б, в – послідовні стадії розвитку: 1 – епідерма, 2 – група клітин, які синтезують секрет, 3 – початок лізису секреторних клітин, 4 – лізигенне вмістище, заповнене секретом і залишками лізованих клітин

Внутрішні видільні структури – як одноклітинні (ідіобласти), так і багатоклітинні (вмістища) – виконують насамперед захисну функцію, оскільки речовини, які містяться в них, по-перше, мають консервуючу здатність (до прикладу, захищають деревину від руйнування патогенними грибами), по-друге, захисну здатність (відлякуючи тварин та комах, вони цим самим захищають рослини від поїдання та ушкодження).

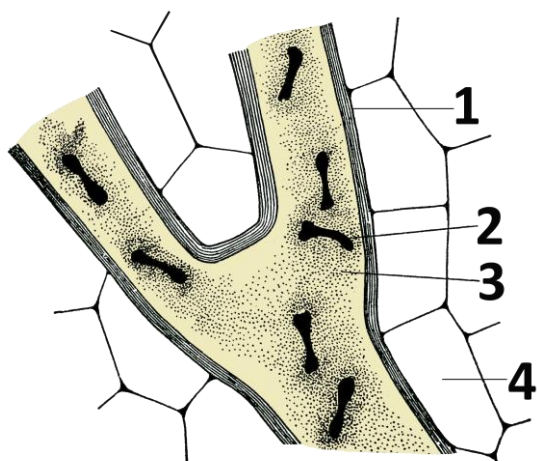
**Молочники (молочні судини)** – це система каналців або ходів, які пронизують усю рослину та заповнені рідиною молочно-білого, жовтого, оранжевого або безбарвного (залежно від пігментів) кольору – молочним соком (латексом). Клітини зрілих молочників мають целюлозні, еластичні оболонки з нечисленними порами, цитоплазму з лейкопластами та значною кількістю ядер, розташовану у пристінному шарі, у центрі – вакуолу з молочним соком. Молочний сік – емульсія, тобто суміш рідин, але його можна вважати і суспензією, оскільки в ньому у завислому стані є тверді частинки. У молочному соку міститься 50-82% води, а також запасні поживні речовини (цукри, крохмальні зерна, амінокислоти, білки, жири) та кінцеві продукти обміну (алкалоїди, глікозиди, дубильні речовини, ефірні олії, каучук, гутаперча та ін.).

Розрізняють два види молочників:

- *нечленисті* є гігантською багатоядерною клітиною, яка закладається у зародку насінини та, розвиваючись разом із органами рослини, збільшується в розмірі, витягується, розгалужується в основній тканині і пронизує всю рослину від кореня до верхівки стебла. Такі клітини не мають перетинок, не з'єднуються між собою та можуть досягати кількох метрів у довжину (рис. 6.8). Іноді в одній рослині є кілька таких клітин-гігантів. Властиві рослинам із родини молочайних, кропивових, барвінкових та ін.;

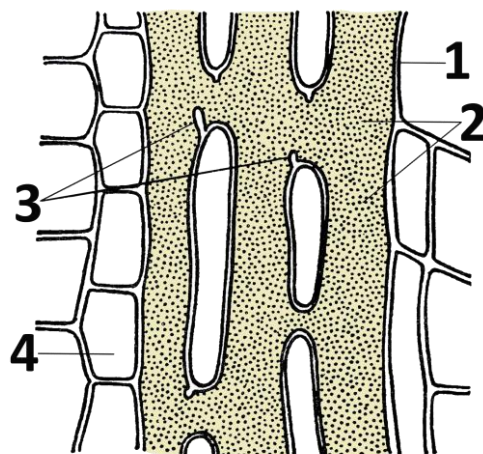
- *членисті* утворюються з окремих одноядерних клітин циліндричної форми, витягнутих у довжину та розміщених рядами. При цьому поперечні перетинки клітин розчиняються й утворюються трубчасті судини, їхні протопласти і вакуолі об'єднуються. Членисті молочники з'єднуються між собою бічними відгалуженнями, утворюючи складну сітку. Про їхнє багатоклітинне походження свідчать закраїни, які збереглися на місці зруйнованих перетинок (рис. 6.9). Членисті молочники властиві айстровим, маковим, дзвониковим, каучуконосам – гевеї, гутаперчоносам – бруслині та деяким молочайним.





**Рис. 6.8. Частина нечленистого молочника молочаю (*Euphorbia* sp.):**

1 – оболонка молочника, 2 – крохмальні зерна в лейкопластах, 3 – цитоплазма, 4 – паренхіма



**Рис. 6.9. Членистий молочник латуку отруйного (*Lactuca virosa* Hahl.):**

1 – клітинна оболонка; 2 – цитоплазма; 3 – закраїни на стінках, які свідчать про багатоклітинне походження членистих молочників; 4 – паренхіма

Рослини, молочний сік яких багатий цукрами, крохмалем і білком, є хорошими кормовими травами (козельці та ін.). Вміст у молочному соку алкалоїдів і глікозидів дозволяє використовувати ці рослини як джерело папаверину, морфіну, пантопону та ін. Багато тропічних рослин із молочним соком використовуються як наркотичні. Рослини, молочний сік яких містить велику кількість каучуку і гутаперчі, використовуються як каучуконоси. Так, молочний сік каучуконоса гевеї, що росте в тропічних лісах Бразилії, є головним джерелом каучука на світовому ринку, з якого виробляють високоякісну гуму. Гутаперча – чудовий ізолятор електричних проводів, особливо підводних, бо вони не псуються у морській воді (у нас добувають із кореня бруслини бородавчастої).

Функції молочників:

- *провідна* пов'язана з тим, що молочники тягнуться по всій рослині й можуть транспортувати органічні речовини подібно до флоєми;
- *запасаюча* – у молочному соку нагромаджується ряд типових запасних речовин;
- *захисна* – у молочному соку містяться деякі отруйні речовини, які захищають рослини від поїдання тваринами (алкалоїди, глікозиди). Каучук і гутаперча при пошкодженні рослин разом із латексом витікають назовні, густіють на повітрі та закупорюють рани.

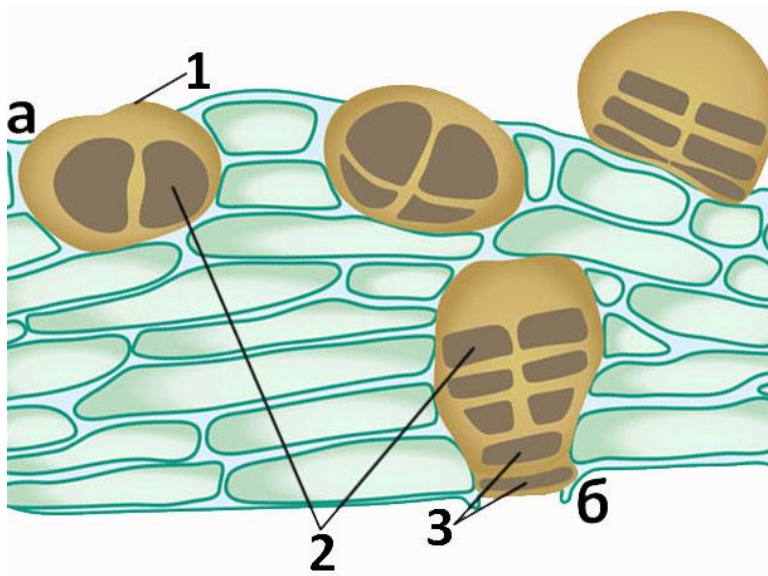
## ХІД РОБОТИ

### 1. Вивчити будову ефіроолійних залозок у хамоміли лікарської (*Chamomilla recutita*) (рис. 6.10).

Квітки хамоміли зібрані в суцвіття – кошик, крайові квітки якого язичкові, маточкові, білі, а серединні – трубчасті, двостатеві, золотисто-жовті, з п'ятилопатеvim віночком.

Трубчасту квітку хамоміли покладіть на предметне скло у краплю хлоралгідрату, накрийте покривним скельцем та підігрійте на спиртівці. На поверхні квітки знайдіть овальні ефіроолійні залозки, які складаються з шести-восьми клітин, розташованих у два ряди попарно, з яких дві верхні клітини виділяють секрет, інші – не залозисті, кутикулу.

**Зарисувати** залозки хамоміли, зазначити секретуючі клітини і клітини ніжки, кутикулу.



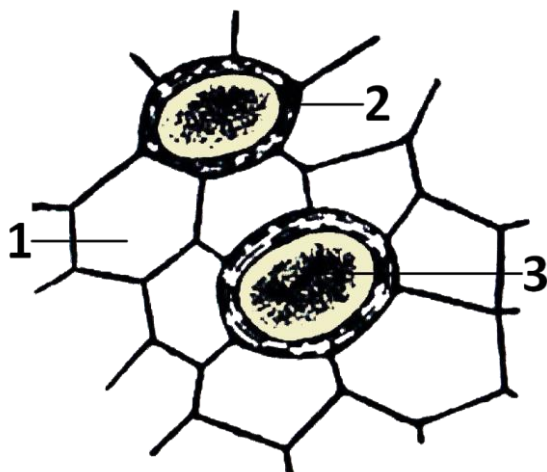
**Рис. 6.10. Ефіроолійні залозки хамоміли лікарської (*Chamomilla recutita*):**

- а – вигляд зверху
- б – вигляд збоку
- 1 – кутикула
- 2 – секретуючі клітини
- 3 – клітини ніжки

**2. Вивчити будову нечленистих молочників у стеблі молочаю (*Euphorbia* sp.) (рис. 6.8, 6.11).**

Заготуйте заздалегідь і витримайте в спирті молочай, тому що в заспиртованому матеріалі молочний сік зсідается і при розрізуванні стебла не виливається з молочників. Зробіть кілька поперечних і поздовжніх зрізів із стебла молочаю.

На *поперечному зрізі* молочники мають вигляд потовщених блискучих кілець, які розкидані між паренхімними клітинами первинної кори і флоемою. При великому збільшенні видно, що всередині кільця міститься молочний сік та паличкоподібні крохмальні зерна. Щоб краще розглянути молочники, зріз із заспиртованого матеріалу покладіть у краплю хлор-цинк-йоду і, накривши покривним скельцем, розгляньте під мікроскопом. Молочники забарвлюються в фіолетовий колір, отже оболонки судин целюлозні. Якщо препарат виготовлено зі свіжого матеріалу, треба ознайомитись із молочним соком, який витікає з молочників під час виготовлення зрізів і є емульсією, що складається з води, змішаної з великою кількістю смоляних кульок. У молочному соку є також крохмаль, який має вигляд звичайних паличок або ж паличок, кінці яких кулеподібно здуті. Щоб виявити хімічну природу цих домішок у молочному соку, до препарату додайте кілька крапель йоду. Маленькі кульки смоли забарвляються в золотаво-жовтий колір, а крохмальні зерна – у синій. Молоді крохмальні зерна мають вигляд паличок, у яких пізніше крохмаль починає відкладатись на протилежних кінцях, внаслідок чого крохмальні зерна і мають на кінцях кулясту форму. Біля крохмальних зерен часто можна побачити пластиди, які забарвлюються від йоду в жовтуватий колір.



**Рис. 6.11. Поперечний зріз молочників молочаю (*Euphorbia* sp.):**

- 1 – паренхіма
- 2 – молочник із потовщеною оболонкою
- 3 – крохмальні зерна

*Зарисувати* поперечний зріз молочників у стеблі молочаю, зазначити клітини паренхіми, молочники з потовщеними оболонками, крохмальні зерна.

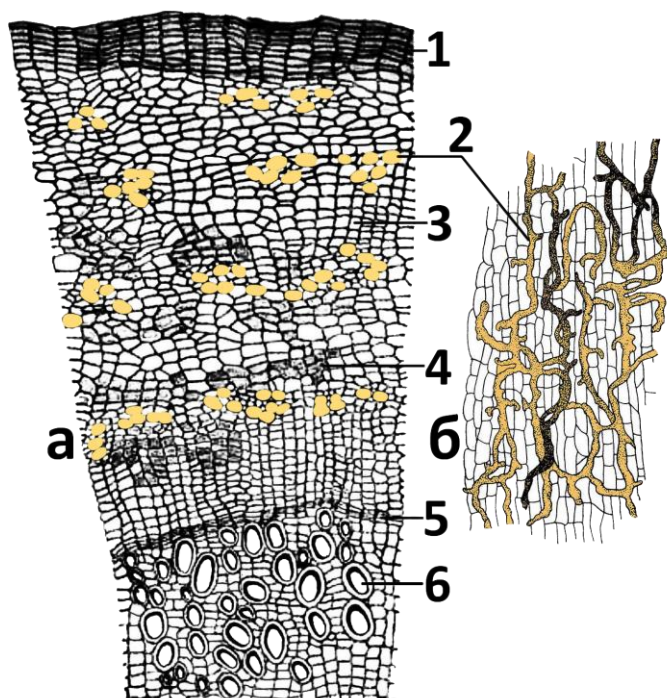
Поздовжній зріз зробіть зі шматка розколотого вздовж навіпіл товстого стебла так, щоб захопити кору, і перенесіть на предметне скло в краплю розчину Люголю. Молочники розкидані серед клітин паренхіми кори. Їх легко впізнати завдяки потовщеним оболонкам, які рельєфно виділяються серед тонкостінних паренхімних клітин кори. При великому збільшенні можна помітити в молочниках цитоплазму, яка в спиртовому матеріалі перебуває в коагульованому стані і від розчину Люголю забарвлюється в жовтуватий колір. У цитоплазмі лежать крохмальні зерна. Частина молочників на препараті розгалужена, але перетинок між окремими розгалуженнями немає. Отже, це гігантська багатоядерна клітина з цитоплазмою і клітинним соком, який і є молочним соком.

*Зарисувати* фрагмент нечленистого молочника в корі стебла молочаю на поздовжньому зрізі, зазначити клітини паренхіми, молочник, крохмальні зерна, цитоплазму.

### 3. Вивчити будову членистих молочників кореня кульбаби лікарської (*Taraxacum officinale*) (рис. 6.12).

Через зовнішню частину кори кореня кульбаби зробіть ряд поздовжніх зрізів, покладіть у краплину розчину Судану III на предметне скло та накрийте покривним скельцем. При малому збільшенні на фоні паренхіми (заповненої безбарвними грудочками та глибками інуліну, які легко розчиняються при нагріванні препарату), добре помітні секреторні структури у вигляді злегка звивистих тяжів членистих молочників із зернистим вмістом оранжевого кольору. Місцями молочники об'єднані між собою бічними відгалуженнями. Розгляньте фрагмент членистого молочника під великим збільшенням мікроскопа. Зверніть увагу на дещо витягнуту форму клітин основної паренхіми, що оточують молочний хід.

*Зарисувати* фрагмент членистого молочника в основній паренхімі кореня кульбаби на поздовжньому зрізі, зазначити великі овальні клітини паренхіми, молочники, латекс.



**Рис. 6.12. Анатомічна будова кореня кульбаби лікарської (*Taraxacum officinale*):**

- а – фрагмент поперечного зрізу
- б – поздовжній зріз паренхіми кори з молочниками
- 1 – корок
- 2 – молочники
- 3 – кора
- 4 – клітини паренхіми кори з інуліном
- 5 – камбій
- 6 – трахеї

## Заняття № 7. Лабораторна робота: МЕХАНІЧНІ ТКАНИНИ

**МЕТА:** вивчити механічні тканини рослини, їхню цитологічну характеристику у зв'язку з функціями, які вони виконують.

### ЗАВДАННЯ:

1. ознайомитись із будовою механічних тканин;
2. вивчити цитологічні характеристики основних видів механічних тканин;
3. навчитись розпізнавати види механічних тканин на препаратах.

**ОБЛАДНАННЯ:** світлові мікроскопи, чашки Петрі, предметні й покривні скельця, препарувальні голки, пінцети, скляні палички, ножиці, леза бритви, піпетки, штатив для пробірок, пробірки, тримач для пробірок, спиртівка, годинникове скло.

### МАТЕРІАЛИ І РЕАГЕНТИ:

- листки бегонії (*Begonia* sp.), стебла гарбуза звичайного (*Cucurbita pepo* L.) та льону звичайного (*Linum usitatissimum* L.);

- фільтрувальний папір, дистильована вода, серцевина стебла бузини, розчин хлорцинка-йоду, анілін сірчаноокислий\* або флороглюцин із хлоридною кислотою\*, 10%-ний розчин хромової кислоти.

\*Гістохімічні реакції на виявлення здерев'янілої оболонки (лігнінів). Реактив: анілін сірчаноокислий. Приготування реактиву: зробіть суміш із 2 г аніліна сульфата, 4 мл оцтової кислоти і 194 мл 50%-ного етилового спирта або ж 1 г аніліна сульфата, 70 мл дистильованої води, 30 мл 96%-ного етилового спирта, 3 мл сульфатної кислоти концентрованої. Під дією реактиву здерев'янілі оболонки зафарбовуються від жовтуватого до лимонно-жовтого кольору.

Реактив: флороглюцин із хлоридною кислотою. Приготування реактиву: додайте 0,5%-1%-ний розчин флороглюцину до суміші спирту і дистильованої води (1:1). Отриманим розчином обробіть препарат. Через одну-дві хвилини додайте до препарату 20%-ну хлоридну кислоту. Під дією реактиву оболонки, що містять лігнін, зафарбовуються у малиново-червоний колір. Забарвлення не стійке і через кілька хвилин зникає, особливо у присутності води і при нагріванні.

## ТЕОРЕТИЧНІ ВІДОМОСТІ

**Механічні тканини** – опорні тканини, які надають міцності рослинним організмам. Міцність досягається шляхом потовщення клітинних оболонок. У органів, які ростуть у довжину (стебла, корені), клітини механічних тканин мають витягнуту прозенхімну форму, а в органів, які розростаються рівномірно, вони бувають частіше паренхімними.

У проростків, у молодих ділянках органів, які ростуть, механічні тканини відсутні, оскільки живі клітини, перебуваючи в стані тургору, обумовлюють їх пружність. У міру розвитку органів у них з'являються спеціалізовані механічні тканини. Поєднуючись із іншими тканинами, механічні тканини утворюють ніби арматуру органу, тому іноді їх називають *арматурними*. Найчастіше механічні тканини поширені в зовнішніх шарах трав'янистого стебла, де вони розміщуються або суцільним кільцем у круглих стебел, або у кутках граней у гранчастих (ребристих) стебел. При такому розміщенні стебла стають більш міцними. У деревних стовбурах механічні тканини розподілені по всьому стовбуру, бо останньому доводиться не тільки долати дію вітру (динамічне навантаження), але й нести на собі величезну вагу крони (статичне навантаження). У коренях механічні тканини зосереджені в середній частині, цим самим досягається найбільша стійкість до розриву.

Розрізняють такі типи механічних тканин: коленхіму і склеренхіму.

### Порівняльна характеристика механічних тканин рослин

| Ознака       | Коленхіма                     | Склеренхіма         |            |
|--------------|-------------------------------|---------------------|------------|
|              |                               | волокна             | склерейди  |
| Походження   | Первинне                      | Первинне і вторинне | Первинне   |
| Форма клітин | Паренхімна, рідше прозенхімна | Прозенхімна         | Паренхімна |



|                               |                                                          |                                               |                                                                         |
|-------------------------------|----------------------------------------------------------|-----------------------------------------------|-------------------------------------------------------------------------|
| Вторинна клітинна оболонка    | Нездерев'яніла (целюлозна)                               | Здерев'яніла (лігніфікована), рідше целюлозна | Здерев'яніла, іноді мінералізована ( $\text{SiO}_2$ , $\text{CaCO}_3$ ) |
| Потовщення клітинної оболонки | Нерівномірне (по кутах клітин, на тангентальних стінках) | Рівномірне                                    | Рівномірне                                                              |
| У яких органах зустрічається  | Молоді стебла, черешки і пластинки листків               | Стебла, корені, листки                        | Плоди, насіння, листки, стебла                                          |

**Коленхіма** – механічна тканина, яка складається з видовжених *живих* клітин (форма їх варіює від паренхімного до прозенхімного типу) з потовщеними оболонками. Механічна функція цих клітин проявляється лише тоді, коли вони знаходяться в стані тургору.

Коленхіма первинна за походженням і формується з конуса наростання разом із іншими живими тканинами первинної кори. Клітини коленхіми здатні поздовжньо розтягуватись відповідно видовженню оточуючих тканин.

Коленхіма майже завжди розташована на периферії органу й утворюється раніше інших механічних тканин. Розташовується у первинній корі під епідермою суцільним кільцем або окремими масивами (групами клітин), зв'язаними з пучками провідної системи. Найчастіше зустрічається у дводольних рослин у стеблах, черешках та пластинках листків, а інколи навіть у тичинкових нитках. У представників гарбузових, зонтичних, губоцвітих, які мають ребристі стебла, ребра заповнені коленхімою. В однодольних буває рідко, але може траплятися у вузлах стебел злаків, що сприяє випрямленню стебел при поляганні. У коренях коленхіми зазвичай немає.

Близьке до поверхні розташування коленхіми в органах, наявність в її клітинах хлоропластів створюють можливість здійснення в ній процесів фотосинтезу. Крім того, клітини коленхіми можуть видозмінюватись, переходити в стан меристематичної активності при закладанні в ній коркового камбію чи у відповідь на поранення тканини.

Коленхімі властиве нерівномірне потовщення клітинних оболонок. Потовщення майже не лігніфікуються, їх формують шари целюлози, які чергуються з сильно обводненими шарами, багатими пектином і геміцелюлозою. Непотовщені ділянки оболонок клітин нагадують пори, через які проникають поживні речовини, тому протопласт їх залишається живим.

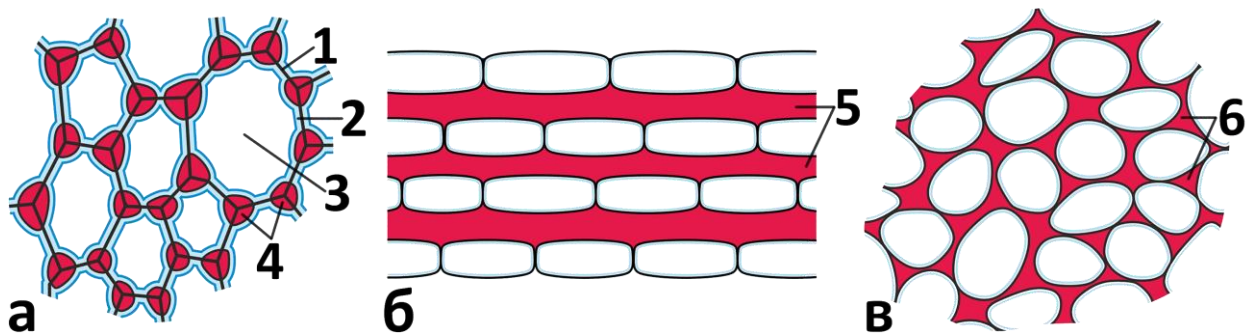
За характером потовщення клітинних оболонок розрізняють три типи коленхіми:

- *кутову* – потовщення формуються по кутах клітин, такі потовщення трьох-чотирьох сусідніх клітин ніби зливаються, утворюючи своєрідні «острівці» потовщень, завдяки цьому тканина може пружинити та пом'якшувати зовнішні поштовхи (найпоширеніший тип коленхіми, характерний для дводольних рослин);
- *пластинчасту* – потовщуються тангентальні стінки (зовнішні та внутрішні), при цьому утворюються ніби потовщені пластинки між сусідніми рядами клітин, радіальні ж стінки не потовщуються (стебла бузини, соняшника, баклажана та ін.);
- *пухку* – потовщення відбувається теж по кутах, але клітини на ранній стадії формування роз'єднуються між собою в кутах, утворюючи міжклітинники; потовщення оболонок відбувається на тих ділянках клітинної оболонки, які прилягають до міжклітинників (стебла і черешки ревіню, гірчака, підбілу, лопуха справжнього) (рис. 7.1).

**Склеренхіма** – найважливіший та широко поширений тип механічної тканини рослин. Зустрічається у всіх органах: корені, стеблі, листках, плодах, квітках і т.д. Клітини її, як правило, мертві, з потовщеними здерев'янілими клітинними оболонками. Склеренхіму поділяють на дві групи: *волокна* і *склерейди*.

*Склеренхімні волокна* – клітини прозенхімної форми із загостреними кінцями (довжина клітини перевищує ширину в десятки і сотні разів, тому їх назвали волокнами), що мають потовщену шарувату оболонку і вузьку клітинну порожнину (рис. 7.2). Пори

невеликого розміру, щілиноподібні, косі, прості. Оболонки склеренхімних волокон часто дерев'яніють, проте можуть залишатись і целюлозними (у льону). Живий вміст клітин, навіть без здерев'яніння оболонок, часто відмирає.



**Рис. 7.1. Типи коленхіми:**

а – кутова, б – пластинчаста, в – пухка

1 – клітинна оболонка, 2 – протопласт, 3 – вакуоля, 4 – потовщені кути, 5 – пластинчасті потовщення, 6 – міжклітинні потовщення

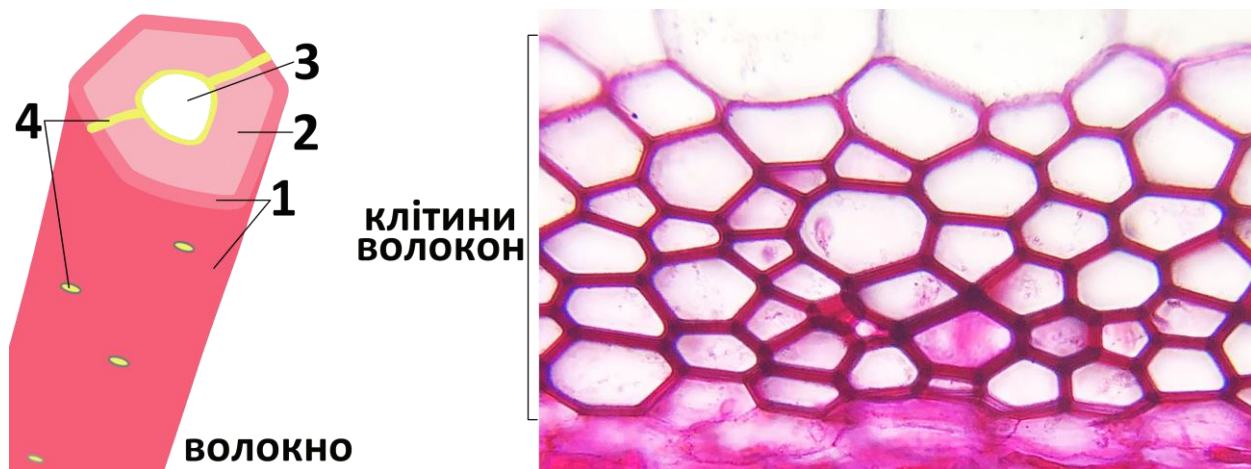
Склеренхімні волокна можуть зустрічатись у вигляді окремих клітин або, з'єднуючись один із одним по довжині кінцями, утворювати пучки, які тягнуться тяжами вздовж органів.

Волокна формуються з первинних і вторинних меристем, тому за походженням можуть бути первинними і вторинними. Первинні волокна розвинуті в усіх вегетативних органах однодольних, рідше дводольних рослин; вторинні – у більшості дводольних. Первинні волокна знаходяться або у вигляді окремих тяжів (пучків) із склеренхімних клітин у основній тканині, або у вигляді циліндрів (суцільне кільце на поперечному зрізі) із склеренхімної тканини, а також у вигляді склеренхімних обкладок провідних пучків, які призначені для зміцнення цих пучків. Вторинні волокна утворюються у вторинній флоемі (лубі) і вторинній ксилемі (деревині).

За будовою та характером розташування в органах склеренхімні волокна поділяють на:

а) луб'яні, які знаходяться в периферійній частині рослини і є складовою частиною лубу (флоеми);

б) деревні (лібриформ), які входять до складу деревини (ксилеми).



**Рис. 7.2. Схема будови волокна склеренхіми (зліва) і клітини склеренхіми стебла гарбуза звичайного (*Cucurbita pepo*) на поперечному зрізі (справа):**

1 – первинна оболонка, 2 – вторинна оболонка, 3 – порожнина клітини, 4 – пори в плані та в розрізі  
Оригінальне мікрофото.

*Луб'яні волокна бувають:*

- *первинні* – входять до складу первинної флоєми судинно-волокнистих пучків; утворюються прокамбієм; після утворення тривалий час зберігаються живими, тому ростуть *симпластично* (всією поверхнею, оскільки оболонка довго залишається тонкою) в довжину поряд із ростом тканин стебла, а в зоні, де стебло закінчило ріст у висоту, за рахунок *апикального* (верхівкового, оскільки оболонка потовщується – вторинна оболонка накладається на первинну) росту кожної клітини, тому вони значно довші, ніж клітини твірної тканини, з якої вони утворились. У льону волокна досягають у середньому до 60 мм (іноді до 120 мм) довжини, у рамі – до 80 мм (іноді до 420 мм), оскільки оболонка їх целюлозна, еластична, довго не потовщується (рис. 7.7). У канатника вони досягають 5 мм довжини, конопель – 15-20 мм, оскільки потовщення і здерев'яніння оболонок відбувається швидко, клітина стає мертвою і ріст припиняється рано. Велика довжина, міцність, еластичність оболонок клітин механічних тканин цих рослин – цінна господарська властивість. Волокна цих рослин використовуються для виготовлення пряжі та тканин різної якості, зокрема з льону виготовляють тонкі тканини (батист, гардини, полотна високої якості);

- *вторинні* – входять до складу вторинної флоєми; утворюються камбієм; коротші, ніж первинні, оскільки в зоні з вторинною будовою ріст стебла в довжину припинився, у волокон швидко відбувається здерев'яніння оболонок (тому не такі еластичні, як первинні). У конопель ці волокна досягають усього 6 мм завдовжки. У стеблі вторинних волокон утворюється досить багато, вони виконують механічну функцію. Через незначну довжину клітин та здерев'яніння оболонок вторинні волокна у текстильній промисловості не використовуються. Зі вторинних волокон конопель виготовляють грубіші тканини: парусину, брезент та високоякісний папір.

У дводольних трав'янистих рослин переважають первинні луб'яні волокна, у деревних – вторинні. Луб'яні волокна міцні та еластичні, тому добре протидіють не тільки розриванню, а й вигинанню органа, обумовлюють його пружність.

У зовнішній частині стебла однодольних та деяких дводольних рослин часто утворюється суцільний циліндр механічної тканини (*несправжня склеренхіма*). Ця механічна тканина розташована на різній відстані від епідерми та утворюється з основної тканини первинної кори, в осокових – епідермального походження. Склеренхіма, яка оточує судинно-волокнисті пучки в однодольних, виникає частково з прокамбію, частково з основної паренхіми стебла.

У флоємній частині стебла деяких рослин (винограду та ін.) утворюються проміжні анатомічні елементи між луб'яними волокнами і паренхімою – *перетинчасті волокна*. Формуються вони внаслідок поділу луб'яного волокна поперечними тонкими перетинками, які не доходять до первинної оболонки, а тільки до вторинної. Функція цих волокон запасна та механічна, вони довго зберігаються живими.

*Деревні волокна (лібриформ)* – входять до складу ксилеми; утворюються внаслідок твірної діяльності прокамбію, а потім – камбію. Клітини їхні прозенхімні, із загостреннями на кінцях. Під час розвитку клітинна оболонка швидко дерев'яніє, ріст клітини припиняється, вони досягають до 2-5 мм довжини і відмирають. Клітини лібриформу мають товсті оболонки (найтовщі елементи ксилеми), які, на відміну від луб'яних волокон, потовщуються не за рахунок целюлози, а за рахунок лігніну, який проникає в міжміцелярні простори та спричиняє здерев'яніння. Пори прості, щілиноподібні, спіральні розміщені у невеликій кількості. Клітини не утворюють довгих тяжів. За наявності великої кількості клітин лібриформу деревина має виключну твердість та міцність (граб, кизил, каштан). Лібриформ протидіє, головним чином, тисковим кронам на стебло зверху, є опорою для водопровідних тканин рослини. Деревні волокна не використовують для пряжі через малу довжину та здерев'яніння їхніх оболонок. Вони становлять основну масу деревини (особливо у деревних рослин), яка йде на виготовлення меблів та використовується в будівництві. Після відповідної хімічної обробки деревини (в

клітинах лібриформу відділяють лігнін від целюлози) одержують масу, з якої виготовляють штучні тканини та папір.

У деревній частині стебла рослини бувають проміжні елементи між клітинами лібриформу і водопровідними елементами з одного боку, і з паренхімою – з іншого. У першому випадку клітини лібриформу мають велику кількість облямованих пор і поряд із механічною функцією беруть участь у транспортуванні води – *волокнисті трахеїди* (яблуня, груша, інші деревні породи). У цих волокон живий вміст відмирає рано. У другому випадку клітини лібриформу значно вкорочені, оболонки мають велику кількість простих пор, тривалий час зберігають живий вміст і наближаються за багатьма особливостями до клітин паренхіми. Ці клітини виконують запасуючу функцію, а з моменту втрати живого вмісту – механічну. Останні належать до *перетинчастого лібриформу*, який утворюється внаслідок поділу клітин лібриформу поперечними перетинками, які не доходять до первинної оболонки, залишаються тонкими і не дерев'яніють (виноград та ін.).

*Склерейди (кам'янисті клітини)* – паренхімні, рідше прозенхімні, клітини з товстими здерев'янілими оболонками, просоченими лігніном, інколи кремнеземом та вапном. В оболонці склерейд є прості, іноді розгалужені пори (рис. 7.3, 7.4). Порові каналці сусідніх клітин співпадають між собою, завдяки чому довго підтримується обмін речовин крізь тонку серединну пластинку. Пізніше вміст клітини відмирає внаслідок здерев'яніння потовщених оболонок. Зрідка, якщо склерейдна клітина контактує з сусідніми живими клітинами, то зберігає живий вміст і з часом у онтогенезі рослини відбувається роздерев'яніння її оболонки (склерейди м'якуша плодів груші, які до весни піддаються роздерев'янінню).

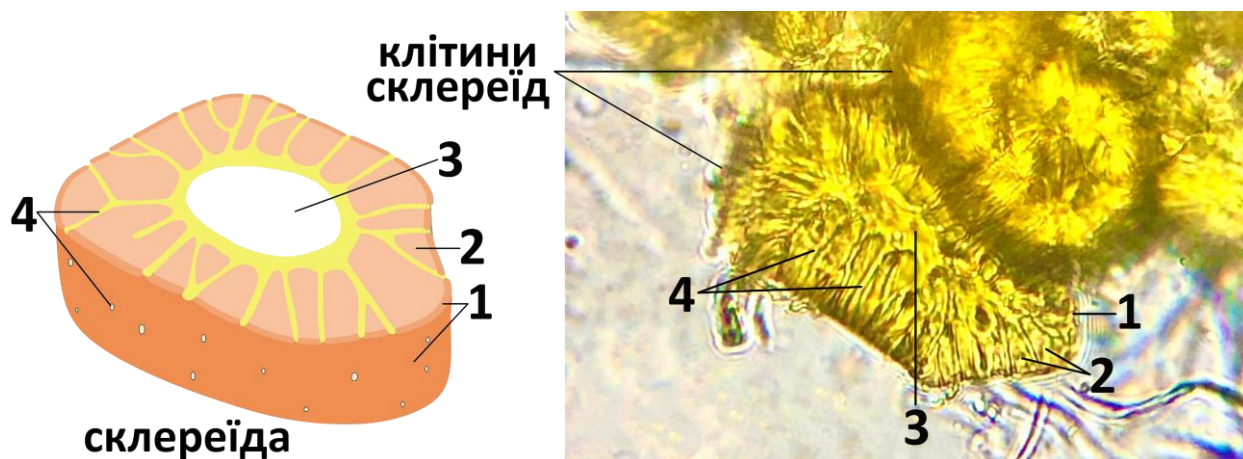


Рис. 7.3. Схема будови склерейди (зліва) та брахісклерейди м'якуша плода груші звичайної (*Pyrus communis* L.) (справа):

1 – первинна оболонка, 2 – вторинна оболонка, 3 – порожнина клітини, 4 – пори в плані та в розрізі  
Оригінальне мікрофото.

Склерейди здебільшого мають первинне походження і виникають із клітин апікальних і латеральних меристем стебла. Згодом диференціюються із зрілих паренхімних клітин первинної кори шляхом потовщення і здерев'яніння оболонок, іноді з камбію в бік флоєми, а також із фелогену. Форма склерейд різноманітна: кругла, багатокутна, циліндрична, розгалужена. Склерейди є в різних частинах рослини, але найчастіше їх можна виявити у первинній корі, флоємі і паренхімі між пучками провідних тканин, серцевині, листках, плодах, насінні, де вони зустрічаються:

- *групами*, які утворюють тканеві комплекси (ендокарпій плодів вишні, абрикоси, персика, аличі, оплодні грецького горіха, фундука, жолудя та ін.) або розташовуються серед інших тканин (у корі дрока);
- *поодинокі* (у чайного листка, малини як опорні клітини).



Залежно від форми клітин склереїди поділяють на три групи:

- *брахісклереїди* складаються з клітин паренхімного типу, розташовуються поодинокі або групами в лубі берези, дуба, граба, ялини, у плодоніжках яблунь, у оплодні горіха, ліщини, жолудя, ендокарпії плодів абрикоса, персика, аличі, у м'якуші плодів груші, айви, горобини, у корі кореня хрину, в бульбах жоржини та ін.;
- *остеосклереїди* мають довгоциліндричну або призматичну форму з розширенням, що нагадує зчленовані голівки кісток на кінцях, присутні в листках та насіннєвій шкірці багатьох дводольних (насіння гороху);
- *астросклереїди* за формою нагадують зірку, мають багаточисельні вирости, направлені в різні боки, зустрічаються поодинокі у м'якуші листка чаю, камелії, маслини, у водних рослин у тканинах із великими міжклітинниками (латаття, глечики) (рис. 7.4).



**Брахісклереїди**

**Остеосклереїди**

**Астросклереїди**

**Рис. 7.4. Різні типи склереїд.**

Функції склереїд різні:

- забезпечують міцність і підтримку (опору) м'яких тканин;
- забезпечують тверду текстуру насіннєвої шкірки та ендокарпії плодів, що захищає внутрішні частини;
- сприяють розкриванню плоду в льону – стінки плоду розкриваються в місцях, де склереїди відсутні;
- знижують смакові властивості плодів айви, груші, але значення цього не зовсім з'ясоване, можливо, вони виконують роль опорних клітин.

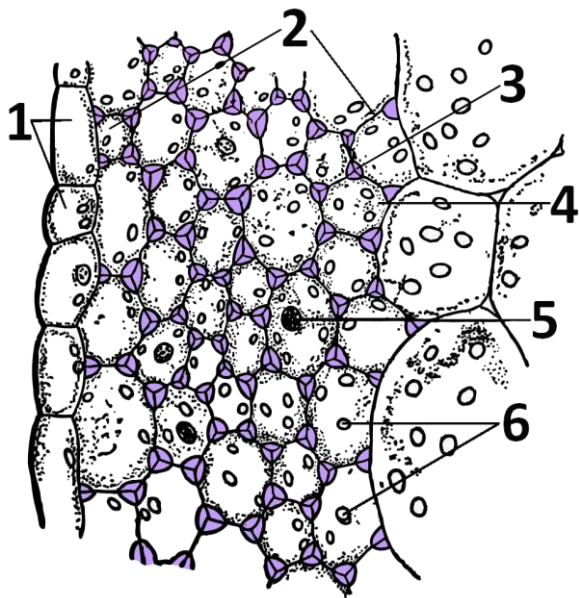
## ХІД РОБОТИ

### **1. Вивчити особливості будови кутової коленхіми черешка листка бегонії (*Begonia* sp.) (рис. 7.5)**

Зробіть кілька тонких поперечних зрізів із периферії черешка листка бегонії так, щоб захопити епідерму, оскільки коленхіма лежить одразу під нею. Покладіть зріз у краплю води на предметне скло та накрийте покривним скельцем. При малому збільшенні знайдіть периферичну ділянку зрізу. При великому збільшенні на периферичній частині зрізу видно епідерму, що складається зі сплюснутих клітин, які щільно прилягають одна до одної. Глибше розташовані п'ять-сім рядів дрібноклітинної тканини, в клітинах якої по кутах, там, де вони дотикаються одна до одної, виразно помітні трикутні потовщення. Це і є коленхіма. Вона утворює в черешку циліндр, що оточує всі інші тканини, які лежать глибше. Потовщення в клітинах коленхіми мають вигляд блискучих плям, оскільки дуже заломлюють світло. Клітини коленхіми живі, в них добре видно цитоплазму, яка щільно прилягає до клітинної оболонки, хлоропласти, а в деяких і ядро.

Розглянувши препарат, з-під покривного скельця фільтрувальним папером відтягують воду, а з протилежного боку додають краплю розчину хлор-цинк-йоду. Оболонки клітин коленхіми забарвлюються в синьо-фіолетовий колір, що свідчить про те, що як тонкі стінки клітин, так і утворені потовщення складаються з целюлози.

**Зарисувати** кілька клітин кутової коленхіми черешка бегонії, зазначити їх складові частини – клітинну оболонку з трикутними потовщеннями, ядро, цитоплазму, вакуолю, хлоропласти.



**Рис. 7.5. Кутова коленхіма черешка листка бегонії (*Begonia* sp.):**

- 1 – епідерма
- 2 – коленхіма
- 3 – потовщені кути
- 4 – цитоплазма
- 5 – ядро
- 6 – хлоропласти

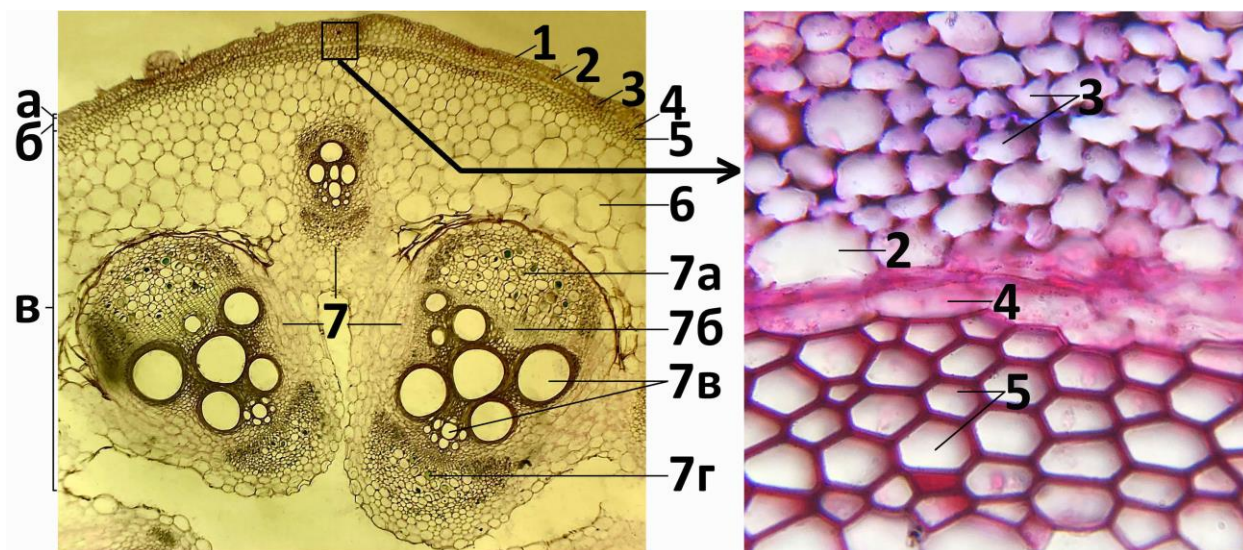
## 2. Вивчити особливості будови кутової коленхіми та склеренхіми в стеблі гарбуза звичайного (*Cucurbita pepo*) (рис. 7.6).

Зі свіжого або зафіксованого стебла гарбуза зробіть тонкий поперечний зріз так, щоб захопити ребристу периферичну частину стебла. Перенесіть зріз на предметне скло у краплю води та накрийте покривним скельцем. На периферичній частині видно епідерму з волосками, за якою глибше лежать групи клітин коленхіми, потовщені в кутах, які сильно заломлюють світло, а тому мають вигляд блискучих цяток. Зазвичай клітини коленхіми розташовані невеликими ділянками під ребром стебла. Клітини їх щільно прилягають одна до одної, під оболонкою видно зернисту цитоплазму, а подекуди і хлоропласти. Під коленхімою розташовані кілька шарів клітин хлорофілоносної паренхіми, ендодерма, а за ними – кілька шарів товстостінних клітин солом'яно-жовтого кольору. Це – склеренхіма. Клітини її трохи витягнуті впоперек, товстостінні, щільно прилягають одна до одної; на оболонках добре помітна шаруватість та порові канали.

Розглянувши препарат, з-під покривного скельця фільтрувальним папером відтягніть воду, а з протилежного боку додайте краплю розчину хлор-цинк-йоду. Оболонки клітин коленхіми зафарбовуються в синьо-фіолетовий колір, що свідчить про те, що тонкі стінки клітин, як і утворені потовщення, складаються з целюлози.

Щоб пересвідчитись, що оболонки клітин склеренхіми здерев'янілі, треба на зріз нанести краплю сірчаноокислого аніліну або флороглюцину з хлоридною кислотою, після чого вони забарвлюються сірчаноокислим аніліном у жовтий, а флороглюцином з хлоридною кислотою – в червоний колір. Також добре буде видно непотовщені ділянки в клітинній оболонці – пори.

**Зарисувати** ребристу периферичну частину стебла гарбуза, зазначити епідерму, кутову коленхіму (потовщення клітинної оболонки, цитоплазму, хлоропласти, ядро), хлорофілоносну паренхіму, склеренхіму (товстостінні клітинні оболонки, порові канали, порожнину клітини), провідні пучки.



**Рис. 7.6. Фрагмент стебла гарбуза звичайного (*Cucurbita pepo*) на поперечному зрізі:**

а – покривна тканина, б – первинна кора, в – центральний циліндр

1 – епідерма, 2 – хлорофілоносна паренхіма, 3 – кутова коленхіма, 4 – ендодерма, 5 – склеренхіма, 6 – основна паренхіма, 7 – біколлатеральні провідні пучки (7а – зовнішня флоєма, 7б – камбій, 7в – ксилема, 7г – внутрішня флоєма)

Оригінальне мікрофото.

### **3. Вивчити особливості будови склеренхімних луб'яних волокон стебла льону звичайного (*Linum usitatissimum*) (рис. 7.7).**

Зробіть кілька тонких поперечних зрізів із зафіксованого стебла льону. Найбільш вдалий зріз перенесіть у краплю води на предметне скло і накрийте покривним скельцем. При малому збільшенні в центрі зрізу стебла помітно серцевину, що складається з основної тканини, за нею до периферії слідує суцільний шар ксилеми, що відділяється від кори тонким прошарком камбію. У корі виділяються білі клітини з сильно потовщеними оболонками, розміщеними групами – механічна тканина, яка складається з луб'яних волокон (використовують для одержання прядивного волокна). Луб'яний пучок, оточений тонкостінними клітинами паренхімної кори, складається з численних клітин (волокон), які щільно зімкнені та з'єднані між собою міжклітинною речовиною (серединною пластинкою), утвореною пектиновими речовинами, що добре піддаються мацерації. Кожна клітина має потовщену оболонку за рахунок відкладень целюлози і невелику порожнину в центрі, живий вміст якої відмер.

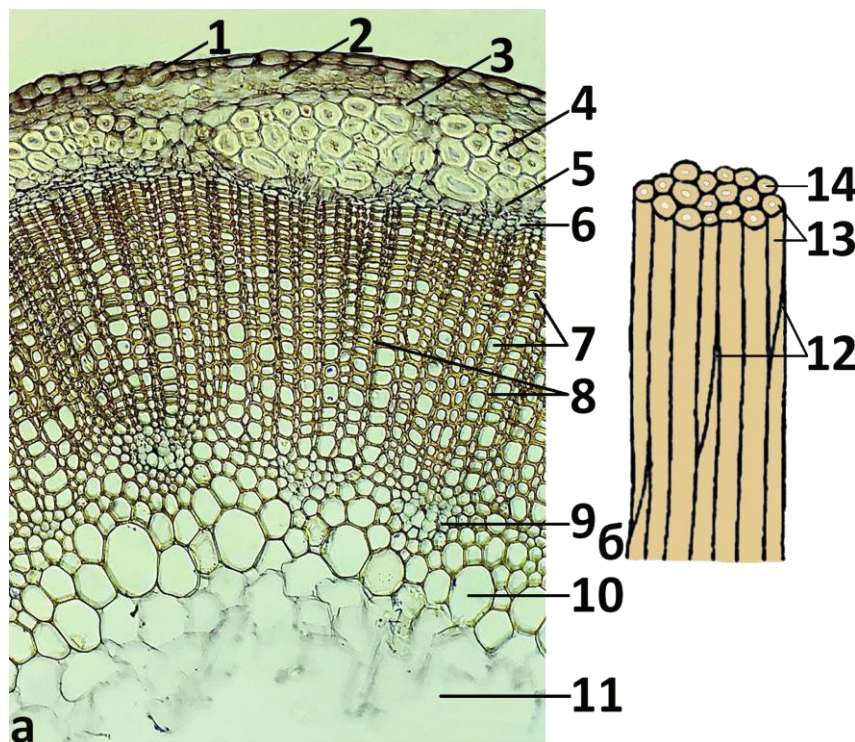
Розглянувши препарат, з-під покривного скельця фільтрувальним папером відтягують воду, а з протилежного боку додають краплю розчину хлор-цинк-йоду. При цьому всі целюлозні оболонки зафарбовуються в синьо-фіолетовий колір, а деревина – в жовтий.

На поздовжньому зрізі склеренхімне луб'яне волокно льону – видовжена клітина з загостреними кінцями та рівномірно потовщеними оболонками. Оскільки луб'яні волокна у пучках з'єднані міжклітинною речовиною, то її необхідно розчинити (провести мацерацію тканини), щоб розглянути будову окремого волокна. Для цього потрібно зняти пінцетом кору зі стебла, яка містить нитки – пучки луб'яних волокон, покласти її у пробірку з 10%-ним розчином хромової кислоти та кип'ятити 3-5 хвилин. Після цього вийняти пучки волокон, промити у воді і покласти у краплю води на предметне скло. Препарувальними голками потрібно розділити пучок волокон на тонкі окремі волокна та накрити покривним скельцем. Луб'яні волокна мають вигляд довгих прозенхімних клітин із тонкими загостреними кінцями. Порожнина клітини зберігається лише в центральній частині волокна, а на кінцях зовсім зникає. У порожнині волокна можна побачити залишки протопласта. Оболонки клітин сильно потовщені, целюлозні, пронизані щілиноподібними порами.



*Примітка.* У такий самий спосіб можна виготовити препарат для вивчення луб'яного волокна у коноплі. Від волокна льону воно відрізняється меншою довжиною, товстішими оболонками і тупішими кінцями. Для вивчення будови луб'яного волокна можна використати також барвінок (його волокна виділяють без попередньої мацерації) або кропиву.

**Зарисувати** поперечний зріз стебла льону, луб'яні волокна на поздовжньому зрізі, зазначити епідерму, паренхіму первинної кори, ендодерму, луб'яні волокна (оболонку клітини, порожнину, загострені кінці), м'який луб (живі паренхімні клітини та флоему), камбій, вторинну ксилему, серцевинний промінь, первинну ксилему, серцевину, центральну порожнину.



**Рис. 7.7. Стебло льону звичайного (*Linum usitatissimum*) на поперечному зрізі:**

- а – поперечний зріз  
б – луб'яні волокна на поздовжньому зрізі  
1 – епідерма  
2 – паренхіма первинної кори  
3 – ендодерма  
4 – луб'яні волокна  
5 – флоема  
6 – камбій  
7 – вторинна ксилема  
8 – серцевинні промені  
9 – первинна ксилема  
10 – паренхіма серцевини  
11 – центральна порожнина  
12 – загострені кінці клітин  
13 – оболонка клітини  
14 – порожнина клітини

*Оригінальне мікрофото.*

#### **4. Вивчити особливості будови кам'янистих клітин м'якуша плода груші звичайної (*Pyrus communis*) (рис. 7.3)**

У м'якуші плоду груші неозброєним оком видно жовтуваті крупинки – скупчення кам'янистих клітин (брахісклереїд), які є опорою для тонкостінних, виповнених клітинним соком, живих клітин м'якуша. Невелику кількість м'якуша перенесіть у краплю води на предметне скло і кінчиком скальпеля роздавіть одну з груп механічних тканин (крупинку). Роз'єднані склереїди перенесіть на годинникове скло в розчин флороглюцину і хлоридної кислоти; через 2-3 хвилини клітини м'якуша залишаться без змін, а брахісклереїди зафарбуються в яскраво-червоний колір, що свідчить про здерев'яніння оболонки.

Невелику кількість кам'янистих клітин покладіть у краплю води на предметне скло і накрийте покривним скельцем. Вибравши на препараті місце з окремими клітинами, можна побачити, що форма їх округла або видовжена, оболонки надмірно потовщені по всьому периметру, виявляється шаруватість. Клітинна оболонка не суцільна, в окремих місцях переривається численними поровими каналцями, які на кінцях розгалужуються та з'єднуються з каналцями сусідніх клітин. Порожнина клітин брахісклереїд невеликого розміру, не містить протопласта, клітини мертві.

**Зарисувати** декілька брахісклереїд плоду груші, зазначити шарувате потовщення оболонки, порові каналці, порожнину клітини, клітини м'якуша.



## Заняття № 8. Лабораторна робота: ПРОВІДНІ ТКАНИНИ

**МЕТА:** вивчити типи провідних тканин рослин.

**ЗАВДАННЯ:** навчитись розпізнавати і описувати провідні елементи ксилеми та флоеми.

**ОБЛАДНАННЯ:** світлові мікроскопи, чашки Петрі, предметні й покривні скельця, препарувальні голки, пінцети, скляні палички, ножиці, леза бритви, піпетки.

**МАТЕРІАЛИ І РЕАГЕНТИ:**

- стебла кукурудзи звичайної (*Zea mays* L.) та гарбуза звичайного (*Cucurbita pepo* L.), кореневища орляка звичайного (*Pteridium aquilinum* (L.) Kuhn) та конвалії звичайної (*Convallaria majalis* L.);

- фільтрувальний папір, дистильована вода, серцевина стебла бузини, 95%-ний етиловий спирт, формалін, гліцерол, розчин флороглюцину і хлоридної кислоти.

### ТЕОРЕТИЧНІ ВІДОМОСТІ

У рослині рух речовин різного призначення відбувається провідними тканинами. Ці тканини сформувались внаслідок пристосувань рослин до життя на суші, коли фотосинтетичний апарат розмістився у повітряному середовищі, а поглинання води і мінеральних речовин відбувалося у ґрунті. У зв'язку з цим утворились дві провідні тканини, які забезпечили ефективний транспорт речовин у двох протилежних напрямках:

- ксилема, яка забезпечує *висхідну (транспіраційну)* течію водних розчинів мінеральних солей від коренів до стебла та листків, а також асиміляційного матеріалу, накопиченого в нижній частині рослини (корені, пагону та його видозмін);
- флоема, яка забезпечує *низхідну (асиміляційну)* течію органічних речовин від листків до стебла та коренів (рис. 8.1).

Ксилему та флоему за їх функціями різко розмежувати не можна, бо за певних умов та в різні періоди онтогенезу по ксилемі, окрім води та неорганічних речовин, можуть рухатись вгору і органічні речовини (цукри, амінокислоти, фітогормони, що утворюються в коренях навесні). У зворотному напрямку по флоемі можуть рухатись не тільки пластичні речовини, але і мінеральні сполуки, наприклад, восени, коли з опадаючого листя відводиться значна кількість мінеральних елементів, які резервуються в запасуючих тканинах стебла, коренів, бульб.

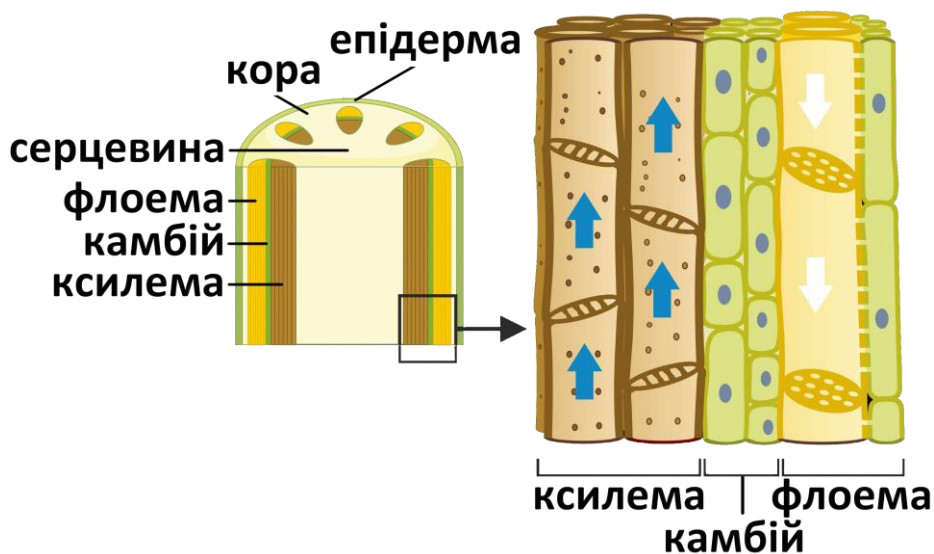


Рис. 8.1. Пересування речовин у ксилемі та флоемі.

У вищих рослин різних систематичних груп провідна система розвинена неоднаково. Провідні тканини примітивної будови з'являються у мохів. Удосконалення їх відбувається у хвощів, папоротей, голонасінних та інших, але найбільшої спеціалізації провідні тканини досягають у покритонасінних рослин.

Флоема і ксилема мають низку спільних особливостей. Це складні комплексні тканини, які одночасно є і багатофункціональними. Крім провідних функцій, вони виконують опорну (механічну) і запасаючу, а в деяких випадках у них синтезуються органічні речовини. Тому до складу флоєми та ксилеми можуть входити елементи різних типів тканин: провідних, механічних, запасаючих. У судинних рослин флоема і ксилема утворюють безперервну, замкнуту, розгалужену систему, за допомогою якої з'єднуються всі органи і частини рослини. Флоема і ксилема розташовані переважно в центральній частині органів (кореня, стебла), утворюючи центральний, або осьовий, циліндр (стелу). У листках вони сконцентровані в жилках, у квітках знаходяться у вигляді провідних пучків у центрі тичинкових ниток, квітконіжок, маточок і діють до повного дозрівання квіток, тобто до утворення плодів.

**Ксилема (деревина)** – комплексна тканина, до складу якої входять:

- *провідні* елементи – трахеїди та трахеї (судини), які називають «трахеальними елементами»;
- *живі паренхімні* клітини (ксилемна або деревна паренхіма і паренхіма т.зв. серцевинних променів), забезпечують ближній радіальний транспорт, у ксилемній паренхімі також можуть накопичуватися запасні речовини, які весною перетворюються в розчини цукрів і надходять у трахеї;
- *механічні* елементи – деревні волокна (лібриформ) виконують опорні, іноді запасні функції.

За походженням ксилема буває первинною (розвивається з прокамбію верхівкової меристеми) та вторинною (розвивається з камбію). У первинній ксилемі розрізняють протоксилему (диференціюється в органах, які активно ростуть) і метаксилему (диференціюється в органах, які припинили ріст), що з'являється пізніше.

**Трахеїди** – мертві прозенхімні клітини з потовщеними здерев'янілими оболонками та витягнутими, скошеними, загостреними кінцями. Завдяки цьому трахеїди з'єднуються між собою у поздовжні ряди з великою площею контакту (рис. 8.2). Довжина їх у середньому становить 1 мм, але часто вони бувають значно більші. Фільтрація розчинів відбувається через облямовані пори. Більша частина пор розташована на косих загострених кінцях клітин, які контактуючи одна з одною через пори, забезпечують висхідну течію. У радіальному напрямку транспорт із однієї трахеїди до іншої, а також між трахеїдами і паренхімними клітинами відбувається через пори на бічних стінках.

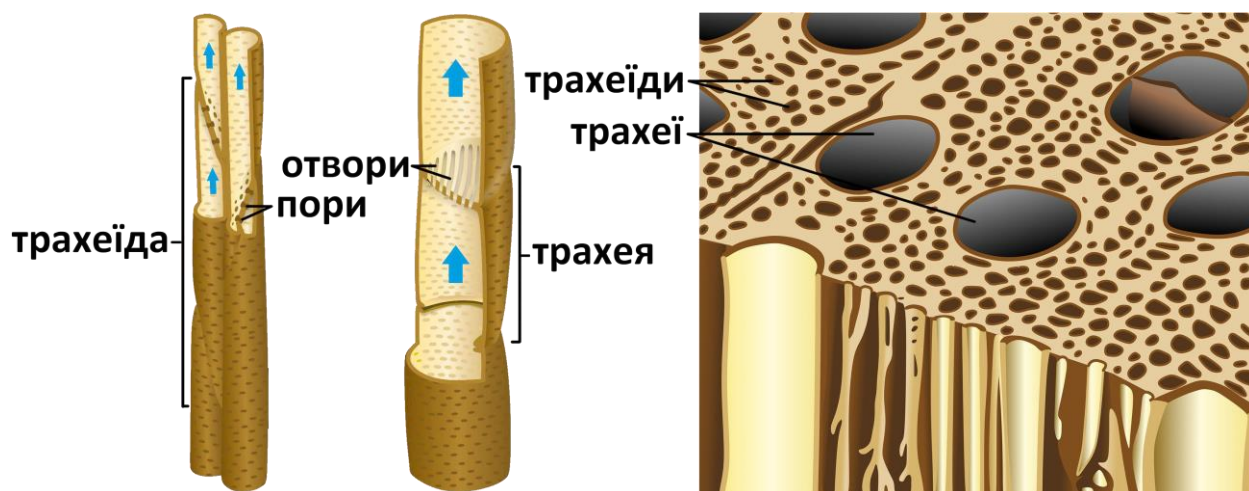


Рис. 8.2. Схема будови провідних елементів ксилеми – трахеїд та трахей.

Трахеїди утворюються з прокамбіальних пучків верхівкової меристеми, а також із камбію. Для них характерний інтрузивний (ковзний) ріст, коли одна трахеїда вростає своїм загостреним кінцем між іншими трахеїдами. Утворюється суцільна маса щільно прилеглих одна до одної трахеїд, які заповнюють більшу частину об'єму стовбурів голонасінних.

За характером потовщення клітинної оболонки трахеїди поділяють на кілька типів:

- *кільчасті* трахеїди – вторинна оболонка накладається на первинну не суцільним шаром, а у вигляді окремих кілець. Кільчасті потовщення при нестачі води перешкоджають сплюсненню поздовжніх оболонок трахеїд, хоча і не заважають їх деякому вгинанню до середини;

- *спіральні* трахеїди – вторинна оболонка накладається на первинну у вигляді спіралі, що є надійнішою опорою для клітинної оболонки, ніж окремі кільця (рис. 8.3).

*Кільчасті та спіральні* трахеїди притаманні протоксилемі. Значна частина площі клітинної оболонки складається тільки з первинної оболонки, яка здатна розтягуватись. Це важливо, оскільки протоксилема диференціюється в органах, які активно ростуть (рис. 8.3, 8.5). Згодом трахеїди протоксилеми руйнуються та сплюснюються під натиском навколишніх клітин. Крім трахеальних елементів, протоксилема може містити паренхімні клітини. Пізніше розвивається метаксилема, яка порівняно з протоксилемою має складнішу будову. На відміну від протоксилеми, метаксилема, окрім супутніх паренхімних клітин, містить механічні волокна.

- *пористі* трахеїди – є компонентами метаксилеми, своє формування вони закінчують в органах, які припинили ріст. Тому пористі трахеїди вже нездатні до розтягування і зберігаються упродовж усього життя рослини, хоча згодом і втрачають свою провідну функцію. Розрізняють драбинчасту, супротивну, чергову та безладну поровості.

У трахеїд із *драбинчастою* поровістю велика частина площі клітинних оболонок має вторинну оболонку, а непотовщені ділянки представлені великими щілиноподібними облямованими порами, витягнутими впоперек поздовжніх оболонок. Трахеїди з драбинчастою поровістю виникли з кільчастих та спіральних шляхом розростання і наступного злиття окремих кілець вторинної оболонки.

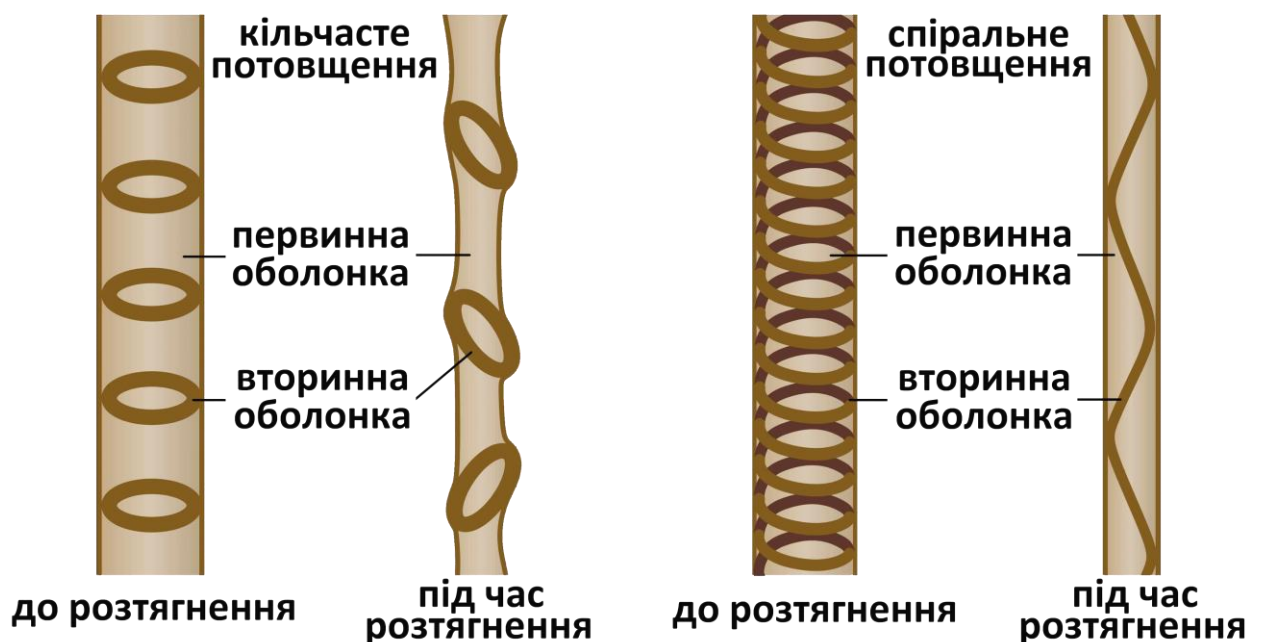
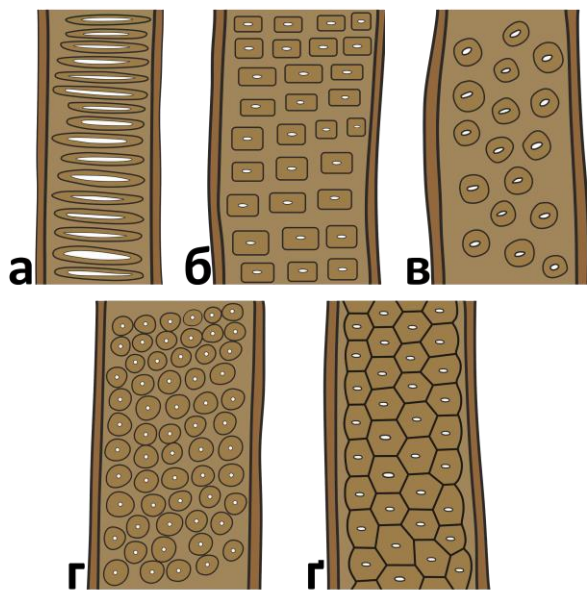


Рис. 8.3. Різні типи потовщень клітинної оболонки у трахеальних елементів.

*Супротивна, чергова і рідше безладна* поровості характерні для трахей, у яких клітинні оболонки мають суцільне потовщення, непотовщені тільки облямовані пори. У

супротивних пористих трахей пори на стінках розташовуються поздовжніми рядами одна навпроти одної, у чергових – у шаховому порядку, у безладних – без видимого порядку (рис. 8.4, 8.5).



**Рис. 8.4. Різні типи поровості у трахеальних елементів:**

а – драбинчаста, б – супротивна, в – чергова, пори вільні, г – чергова, пори зближені, г – чергова, пори зімкнуті



**Рис. 8.5. Типи потовщень клітинної оболонки у трахеальних елементів молодого стебла хвилівника звичайного (*Aristolochia clematitis* L.) на поперечному і поздовжньому зрізах:**

а – кільчасте, б – спіральне, в – драбинчасте, г – чергове

Крім провідної функції, трахеїди несуть і механічне навантаження. У стовбурі дерева тільки один або два зовнішніх (ближчих до камбію) шари трахеїд (а також трахей) виконують функцію транспортування води, всі ж внутрішні шари, тобто майже вся маса трахеїд (або трахей), функціонують як механічна, а не як провідна тканина.

Трахеїди – перший тип провідних елементів, які виникли в процесі еволюції. Для більшості плауноподібних, хвощеподібних, папоротеподібних і голонасінних – це єдині провідні елементи ксилеми. У покритонасінних трахеїди зустрічаються, але, в основному, в протоксилемі, присутність їх у метаксилемі є ознакою примітивності і архаїчності таксонів.

**Трахеї (судини)** складаються з окремих клітин-члеників, які розміщені вертикальними рядами один над одним із наскрізними отворами (перфораціями) на поперечних перетинках, через які вільно проходять водні розчини (рис. 8.1, 8.2). Трахеї значно довші за трахеїди. Зазвичай довжина їх коливається від кількох сантиметрів до метра-півтора, проте у ліан вони можуть досягати кількох метрів. Трахеї є більш досконалішими провідними елементами, оскільки водні розчини можуть безперешкодно перетікати з клітини в клітину через великі отвори.

Еволюційно трахеї, очевидно, утворились із трахеїд шляхом розчинення замикаючих плівок пор на кінцях клітин та наступного злиття пор в одну або декілька отворів-перфорацій, які утворюють т.зв. перфоровані пластинки. Видовжені скошені кінці трахеїд вкорочувалися і займали горизонтальне положення, а самі трахеїди ставали більш короткими і широкими, трансформуючись у членики трахей. Таким чином трахея, яка утворилась із ряду клітин-члеників, внаслідок розчинення поперечних перетинки значно довша і ширша, ніж сформована з однієї клітини трахеїда, та відповідно краще пристосована до проведення води. Так само у процесі еволюції драбинчасті (більш примітивні, складаються з кількох перфорацій) перфоровані пластинки довших трахей,



підмінювалися у коротких трахей перфорованими пластинками з однією перфорацією (еволюційно більш просунуті) (рис. 8.6).

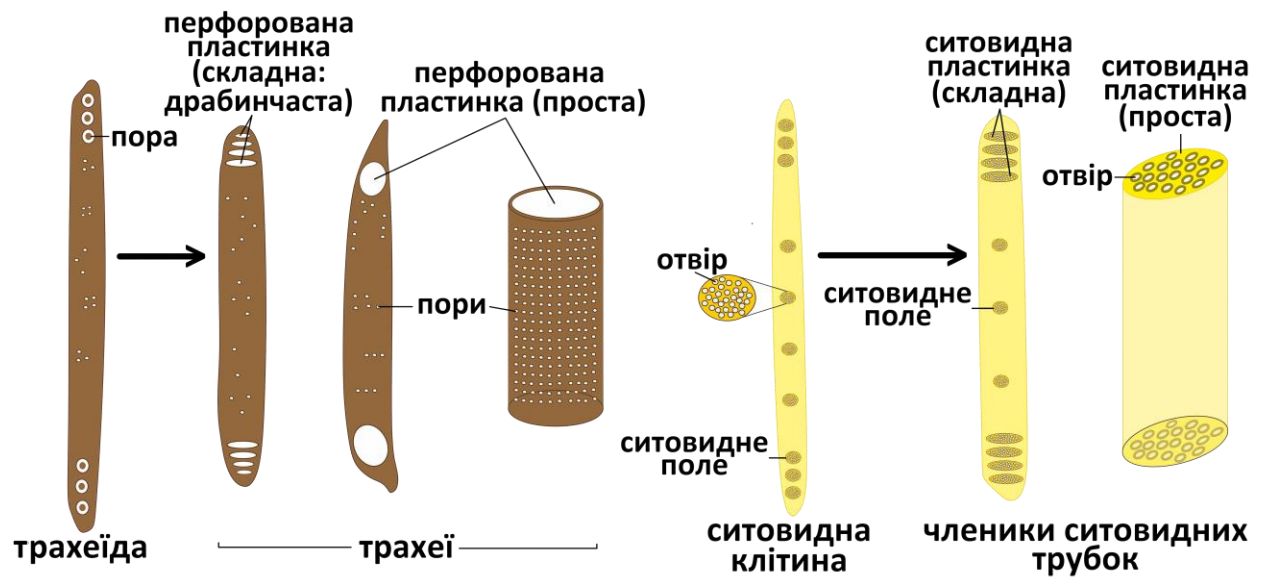


Рис. 8.6. Перетворення трахеїд у трахеї (а) та ситоподібних клітин у членики ситовидних трубок (б) у процесі еволюції.

Оболонки трахей потовщуються зсередини аналогічно потовщенню трахеїд. При цьому лігнін відкладається у вигляді кільчастих, спіральних, пористих потовщень на первинній целюлозній оболонці трахей. Непотовщені ділянки є порами в оболонці, за допомогою яких здійснюється зв'язок між трахеями та іншими елементами деревини в радіальному і тангентальному напрямках.

Трахеї не можуть функціонувати безперервно. Із часом їхні порожнини закупорюються *тилами* і вони перестають транспортувати воду з мінеральними речовинами. Тили – пухирчасті вирости сусідніх паренхімних клітин, що проникають у порожнину трахей через пори. Поступово ці вирости розростаються, заповнюють та внаслідок цього ніби закупорюють порожнину трахеї (рис. 8.7).

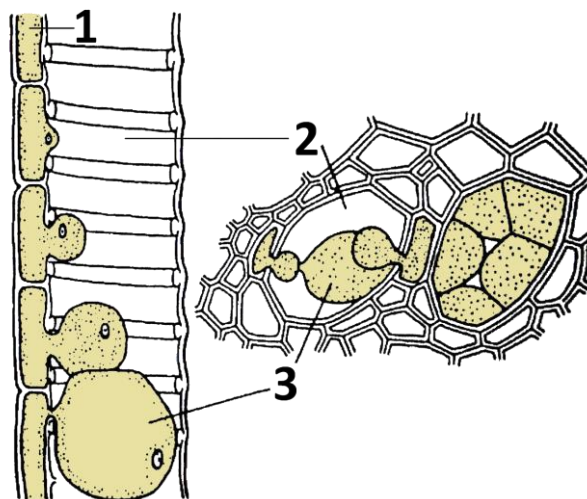


Рис. 8.7. Закупорка трахей виростами клітин ксилемної (деревної) паренхіми – тилами у робінії звичайної (*Robinia pseudoacacia*) (поздовжній та поперечний зрізи трахей):

- 1 – клітини ксилемної паренхіми
- 2 – порожнина трахеї
- 3 – тили

Процес вrostання паренхімних клітин у порожнину трахеї і її закупорювання називається *тилоутворенням*. Часто в тилах відкладаються кінцеві продукти обміну речовин (дубильні речовини, смоли), що стає причиною відмирання самої клітини, рідше – запасні поживні речовини (крохмальні зерна, олії та ін.).

У деяких деревних рослин тилоутворення не спостерігається, трахеї закупорюються різними мінеральними й органічними речовинами (вишня, береза, клен).

Тилоутворення має важливе біологічне значення, оскільки посилює механічну міцність центральної частини стовбурів дерев і консервує їх смолоподібними органічними сполуками, що не піддаються впливу різних мікроорганізмів і комах-шкідників.

Більшості покритонасінних рослин властиві трахеї, трахеїди ж зустрічаються у протоксилемі. Проте у деяких груп рослин (бобові, айстрові та ін.) протоксилема одразу формується з кільчастих і спіральних трахей, що є ознакою більш високої організації та еволюційною просунутості.

*Онтогенез трахеальних елементів.* Перетворення меристемної клітини в зрілий членник трахеї чи трахеїду здійснюється швидко, іноді за кілька годин. На перших етапах у протопласті добре розвинуті структури, які беруть участь у побудові клітинних оболонок – ендоплазматичний ретикулум, діктіосоми, мікротрубочки. Відбувається ріст клітини, потовщення бічних оболонок, перфорування поперечних. Пізніше в клітинах збільшується кількість лізосом, відбувається сильна вакуолізація і лізис усього протопласту. Наприкінці в клітині залишаються лише клітинні оболонки, тобто клітина відмирає, а її порожнина заповнюється розчином, що транспортується.

**Флоема (луб)** – комплексна тканина, до складу якої входять:

- провідні елементи – ситовидні елементи (ситовидні клітини і ситовидні трубки) та клітини-супутники, які зберігають живий протопласт, по якому відбувається транспорт пластичних речовин, тобто продуктів асиміляції (насамперед вуглеводів та білків) від листків до інших органів рослини, де вони використовуються або відкладаються про запас;

- паренхімні клітини (флоемна або луб'яна паренхіма, серцевинні промені), забезпечують ближній радіальний транспорт пластичних речовин, флоемна паренхіма виконує запасуючу та асиміляційну функції;

- механічні елементи – луб'яні волокна.

За походженням розрізняють:

- первинну флоему (прото- і метафлоему) – формується нижче конусів наростання з прокамбіальних пучків меристем. У протофлоемі клітини-супутники відсутні;

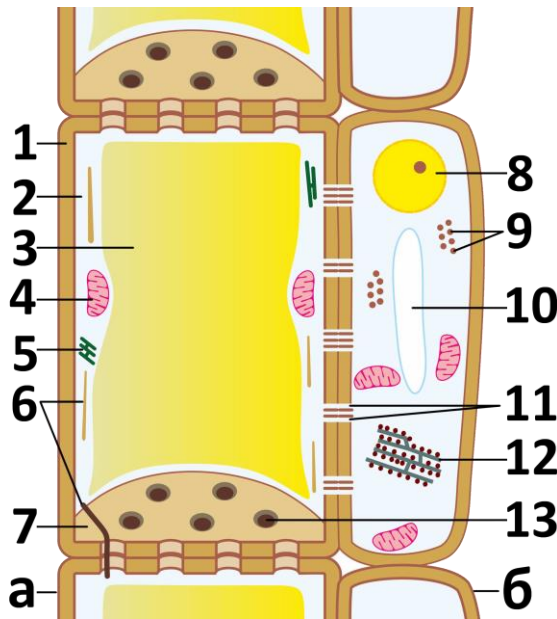
- вторинну флоему – виникає в результаті діяльності камбію.

**Ситовидні клітини** – довгі вузькі клітини із загостреними кінцями, розташовані групами, примикаючи оболонками одна до одної в різних напрямках, без утворення певних, більш-менш протяжних вертикальних рядів. Їхні поздовжні оболонки містять численні відносно малоспеціалізовані *ситовидні поля або ситечка* – групу дрібних отворів (рис. 8.6). У ситовидних клітин відсутні клітини-супутники, ядра зберігаються і не руйнуються. Ці клітини є основними провідними елементами флоєми у всіх груп судинних рослин за винятком покритонасінних.

**Ситовидні трубки** складаються з вертикального ряду живих витягнутих трубчастих клітин-члеників (рис. 8.6, 8.8). Поперечні перетинки цих клітин продірявлені подібно до сита, тому їх називають *ситовидними пластинками*. Якщо перетинка ситовидної трубки розташована горизонтально (еволюційно більш досконала), всю її поверхню займає одна пластинка з відносно великими отворами, то формується *проста* ситовидна пластинка (характерна для покритонасінних, переважно трав'янистих рослин). Якщо перетинка ситовидної трубки розташована похило, то на ній утворюється кілька пластинок із дрібними отворами – *складна* ситовидна пластинка (характерна для покритонасінних – деревних форм, голонасінних, папоротей).

Ситовидні пластинки забезпечують більш тісний контакт між члениками ситовидних трубок, ніж ситовидні поля на бічних оболонках ситовидних клітин. Це полегшує пересування розчинів. Поряд із кожним члеником ситовидної трубки розміщується одна або декілька *клітин-супутників* – живих клітин, із великим ядром, багатьма ядерцями, мітохондріями і рибосомами (рис. 8.8). Мітохондрії в цих клітинах здатні галузитись, утворюючи сітку. Виходячи з цього – це клітини, які активно працюють

та забезпечують надходження в ситовидні трубки продуктів фотосинтезу з клітин м'якуша листка і вихід цих продуктів у місцях споживання рослиною (точки росту, запасуючі органи), тобто у проведенні пластичних речовин по ситовидним трубкам. Цей процес йде з витратою енергії, яку, очевидно, клітини-супутники і постачають. У випадку загибелі клітин-супутниць відмирає і членок ситовидної трубки.



**Рис. 8.8. Схема будови клітини-членка ситовидної трубки (а) і клітини-супутника (б):**

- 1 – целюлозна клітинна оболонка
- 2 – цитоплазма
- 3 – порожнина, яка містить флоемний сік
- 4 – мітохондрія
- 5 – агранулярний ендоплазматичний ретикулум
- 6 – тяж флоемного білка (Ф-білок)
- 7 – ситовидна пластинка
- 8 – ядро
- 9 – рибосоми
- 10 – вакуоля
- 11 – плазмодесма
- 12 – гранулярний ендоплазматичний ретикулум
- 13 – отвір

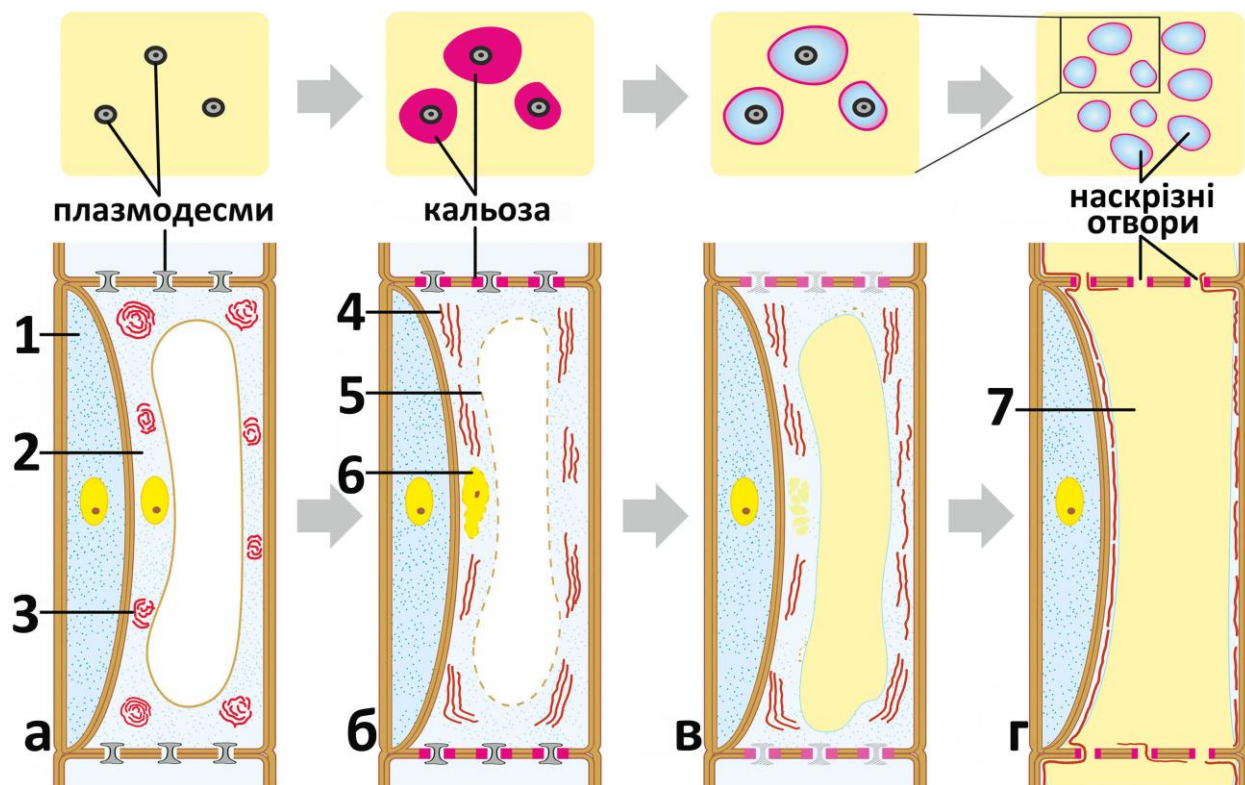
Таким чином, структурна і функціональна взаємодія члеників та клітин-супутниць забезпечує транспорт органічних речовин. Ситовидні трубки з клітинами-супутниками характерні для покритонасінних, це більш досконалий тип тканин, що забезпечує низхідну течію.

*Онтогенез ситовидних трубок* складний. Клітина меристеми ділиться кількома поздовжніми перетинками. Із більшої клітини виникає членок ситовидної трубки; з менших і вузьких клітин, які відокремлюються від більшої клітини та оточують її, утворюються клітини-супутники. Спостерігаються і поперечні поділи клітин-супутників, внаслідок чого вони розташовуються вздовж членка поздовжнім рядом. Між всіма сестринськими клітинами зберігаються багаточисельні плазмодесми, через які проходять цитоплазматичні тяжі та каналці ендоплазматичного ретикулуму, поєднуючи ці клітини в єдину систему.

У голонасінних рослин клітини-супутники не утворюються, їх замінюють клітини паренхіми, названі клітинами Страсбургера. Їхня відмінність від клітин-супутників полягає у походженні: клітини Страсбургера і членики ситовидних трубок, на відміну від покритонасінних, утворюються не з однієї, а з різних меристематичних клітин.

Молоді клітини-членики ситовидної трубки оточені целюлозною оболонкою, містять цитоплазму, пластиди – лейкопласти двох типів (одні накопичують крохмаль, інші – білки у вигляді фібрил чи кристалів), ядро та центральну вакуолю. Із початком функціональної діяльності клітини-членики витягуються та збільшуються в діаметрі. Внутрішні стінки плазмодесм ситовидної пластинки вистилаються особливим полісахаридом – каллозою, яка, з одного боку, накладаючись, розширює отвір плазмодесмального цитоплазматичного простору, а з іншого, наростаючи, звужує просвіт цього отвору, втім, не перериваючи цитоплазматичних зв'язків. На пізніших стадіях розвитку, коли ядро та інші органели клітин-члеників розпадаються, відбувається дегенерація здавленого ендоплазматичного ретикулуму, калоза розчиняється, що призводить до значного збільшення просвіту плазмодесм. Урешті на місці плазмодесм утворюються наскрізні отвори, по яким проходять цитоплазматичні тяжі з клітини в клітину (рис. 8.9).

У процесі розвитку ситовидної трубки в цитоплазмі дводольних рослин утворюються аморфні грудочки – *слизові тільця* білкової природи. Ядро, лейкопласти розчиняються, межа між цитоплазмою і вакуолею – тонопласт – зникає, все зливається в єдину живу гомогенну масу, внутріклітинний рух цитоплазми припиняється. При цьому цитоплазма втрачає напівпроникність і стає проникною для розчинів органічних і неорганічних речовин. Слизові тільця втрачають чіткі обриси, зливаються, утворюючи слизований тяж і скупчення навколо ситовидних пластинок. Специфічні білки, що входять до складу тяжів, характеризуються скоротливими властивостями та мають фібрилярну будову (т.зв. флоемні білки або Ф-білки). Вважається, що механізм флоемного транспорту зумовлюється енергозалежними процесами скоротливості білкових фібрилярних елементів, які ніби по конвейєру транспортують молекули органічних сполук переважно проти градієнта концентрації (рис. 8.9).



**Рис. 8.9. Схематична модель розвитку клітини-членка ситовидної трубки (внизу) та ситовидної пластинки (вверху):**

а – у молодій клітині-членку ситовидної трубки спостерігається поява Ф-білка (внизу); на місці майбутніх отворів ситовидної пластинки знаходяться плазмодесми (вверху);

б – у клітині-членку відбувається дегенерація ядра, руйнування тонопласта, Ф-білки рівномірно розподіляються по цитоплазмі, вистилаючи клітинні оболонки (внизу); кальоза накладається на внутрішні оболонки плазмодесм (вверху);

в) у центрі клітини-членка формується порожнина (внизу); кальоза розчиняється, дегенерує здавлений ендоплазматичний ретикулум і розширюється просвіт плазмодесм (вверху);

г) залишки протопласта з Ф-білком займають пристінне положення у клітині-членку (внизу); повне розчинення кальози, утворення наскрізних отворів та формування зрілої ситовидної пластинки (вверху)

1 – клітина-супутник, 2 – клітина-членок ситовидної трубки, 3 – Ф-білки, 4 – розсіяні Ф-білки, 5 – тонопласт, що руйнується, 6 – ядро, яке дегенерує, 7 – порожнина, що містить флоемний сік

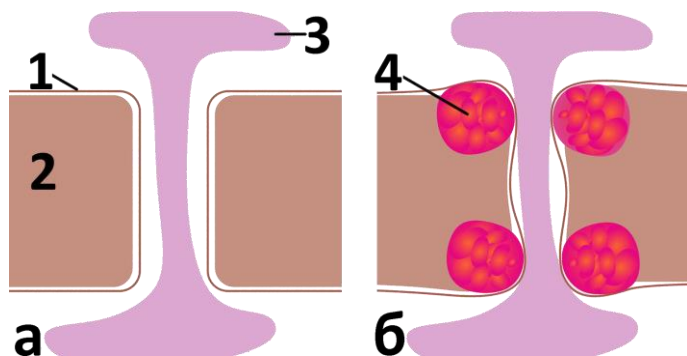
(із: Lee, Lu, Trends in Plant Science 16 (4): 201-210, 2011 зі змінами)

У зрілих діючих ситовидних трубках отвори ситовидних пластинок оточені аморфною речовиною – кальозою у вигляді потовщень. Через ці отвори проходять цитоплазматичні тяжі, з'єднуючи дві сусідні ситовидні трубки. Пізніше кальоза, розростаючись, може повністю вкрити ситовидну пластинку, внаслідок чого отвори звужуються, а потім зовсім закупорюються, утворюється так званий *калюс* або *мозолисте тіло* (рис. 8.10). Закупорювання кальозою призводить до припинення функціонування



ситовидної трубки. Переважно це відбувається в кінці вегетаційного сезону (під зиму). Надалі з початком вегетації (навесні) під дією ферментів відбувається розчинення кальози, отвори ситовидної пластинки відкриваються і ситовидна трубка починає знову проводити органічні речовини. Таким чином закупорка має тимчасовий характер (упродовж зими). У багатьох багаторічних рослин ситовидні трубки можуть зберігати діяльність упродовж кількох років (виноград – 2 роки, липа – до 4-х років).

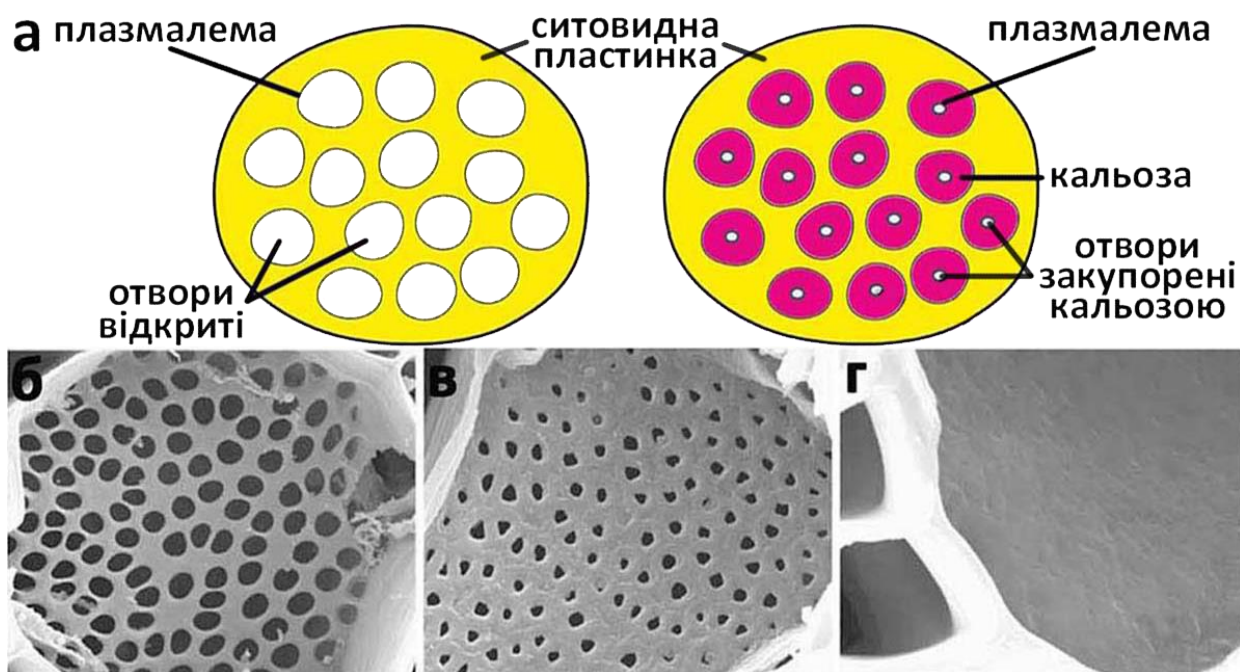
В інших рослин ситовидні пластинки вже в кінці вегетаційного сезону можуть повністю незворотно закриватись кальозою та припиняти своє функціонування. При цьому протопласт відмирає, клітина заповнюється водою або повітрям і стає недіяльною. Внаслідок розростання оточуючих тканин ситовидний елемент, сплюсуючись, деформується.



**Рис. 8.10. Відкрита плазмодесма для руху розчинів між двома клітинами-члениками ситовидної трубки (а), закрита плазмодесма внаслідок накладання кальози у клітинній оболонці і закупорювання отвору ситовидної пластинки (б):**

1 – плазматична мембрана, 2 – клітинна оболонка, 3 – ендоплазматичний ретикулум, 4 – кальоза

Окрім сезонних та незворотніх процесів закриття отворів пластинок ситовидних трубок, також відомі тимчасові швидкоплинні закриття, пов'язані з травмуванням органів рослин (укуси комах, погризи тварин). Як і під час сезонних явищ, при цьому відбувається швидке накладання кальози у просвіт отворів (10-60 хв.), яке має зворотний характер. Цей процес є захисним пристосуванням для блокування транспорту та витоку органічних речовин при пошкодженні рослин, а також захисту рослин від сисних комах (рис. 8.11).



**Рис. 8.11. Процес швидкого закупорювання ситовидної пластинки кальозою як відповідь на травмування органу в бамбука (*Phyllostachys nuda* McClure):**

а – схематичне зображення ситовидної пластинки до пошкодження (отвори відкриті) і після пошкодження (отвори закупорені кальозою); б – непошкоджена ситовидна пластинка з отворами, в – утворення кальози навколо отворів пластинки через 10 хв після травмування, г – ситовидна пластинка повністю вкрита кальозою через 20 хв після травмування

(із: D. Mullendore et al. *The Plant Cell* 22: 579-593, 2010 зі змінами)

Еволюція ситовидних елементів відбувалась у напрямку вкорочення ситовидних клітин, збільшення їх діаметра і діаметра отворів. Із косо розташованих ситовидних пластинок поступово утворювались горизонтальні, на яких зосереджувалася основна маса ситоподібних полів. Тобто ситовидні клітини трансформувались у членики ситовидних трубок (рис. 8.6).

### Провідні, або судинно-волокнисті, пучки.

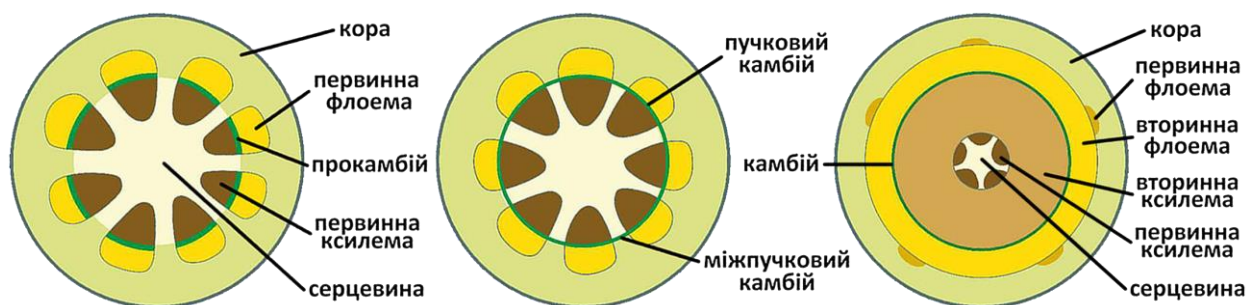
Флоема і ксилема в більшості рослин розміщуються паралельними групами – тяжами, які в комплексі з іншими тканинами (механічними і паренхімою) утворюють *провідні пучки*, що проходять по всім органам рослини і розгалуженнями зв'язуються між собою, утворюючи складну сітчасту систему. До складу таких провідних пучків також можуть входити молочники, смоляні ходи та інші вмістища, характерні для тих чи інших видів рослин.

Провідні пучки можуть бути *повними*, якщо складаються з ксилеми і флоеми, та *неповними*, якщо утворені тільки ксилемою або тільки флоемою.

Провідні пучки утворюються з прокамбію, який до центру відкладає первинну ксилему, а назовні – первинну флоему. Залежно від походження і здатності до розростання провідні пучки поділяються на:

- *відкриті* – судинно-волокнисті пучки, у яких камбій не припиняє своєї твірної діяльності впродовж усього життя рослини. При формуванні відкритого пучка з прокамбію утворюються провідні тканини – первинна флоема, первинна ксилема та твірна тканина – камбій. Камбій надалі зберігається як твірна тканина і продовжує утворювати провідні тканини – вторинну флоему і вторинну ксилему з більш вдосконалених елементів, ніж первинні та забезпечує потовщення органів рослин. Відкриті судинно-волокнисті пучки є найбільш поширеними.

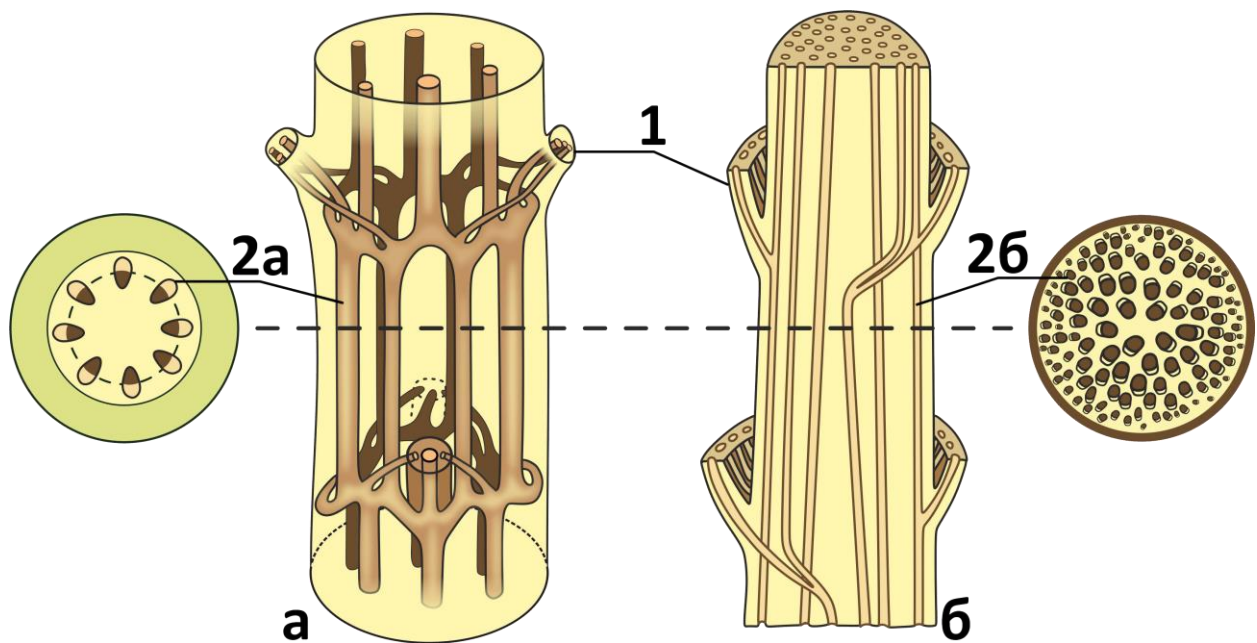
У багатьох дводольних рослин у проміжках між пучками з живих паренхімних клітин формується міжпучковий камбій. Ділянки міжпучкового камбію, з'єднуючись з ділянками пучкового камбію, утворюють суцільне камбіальне кільце. Унаслідок цього флоемні і ксилемні зони відкритих провідних пучків розростаються не тільки в товщину, а й у боки назустріч один одному. Так утворюються циліндричні масиви з флоеми та ксилеми, які розділені суцільним кільцевим тяжем камбію пучкового і міжпучкового походження. Властиві голонасінним та дводольним рослинам (рис. 8.12, 8.13).



**Рис. 8.12. Схема формування суцільного камбіального кільця у стеблі (поперечний зріз):**

а – первинна будова стебла (на початку першого року розвитку); б – перехідна будова стебла (пізніша стадія першого року розвитку); в – вторинна будова стебла (другий-третій рік розвитку)

- *закриті* – камбій відсутній, оскільки прокамбій повністю перетворюється в елементи пучка (ксилему та флоему) без збереження меристематичних потенцій, як наслідок – вторинне камбіальне потовщення чи новоутворення провідних та інших клітин неможливе. Розміри таких пучків залишаються незмінними. Зростаюча потреба рослини в транспортуванні додаткових кількостей мінеральних та органічних сполук забезпечується формуванням нових пучків у новоутворених ділянках осевих органів. Властиві, головним чином, однодольним рослинам (рис. 8.13).



**Рис. 8.13. Розташування провідних пучків у стеблах дводольних (а) та однодольних (б) рослин:**

1 – місце прикріплення листків до стебла, 2 – провідні пучки (а – відкриті, б – закриті)

Пучкова будова властива листкам одно- і дводольних, стеблам і кореням однодольних і багатьом трав'янистим дводольним рослинам.

Залежно від взаєморозміщення флоєми і ксилеми в провідному пучку розрізняють чотири типи провідних пучків (рис. 8.14):

- **колатеральні** – флоєма і ксилема в осьових органах (стеблі і корені) розташовані поруч, при цьому ксилема обернена і розташована ближче до центру, а флоєма – до периферії, тобто віддалена від центру. У листових пластинках ксилема обернена до верхнього боку, а флоєма – до нижнього. Цей тип пучка найбільш поширений і зустрічається в листках усіх насінних рослин та в осьових органах однодольних і багатьох трав'янистих дводольних рослин. Колатеральні пучки можуть бути відкритими і закритими;

- **біколатеральні** – утворені двома ділянками флоєми (більшою за площею – зовнішньою і меншою – внутрішньою) та ксилеми між ними. Такі пучки, як правило, відкриті, тому що між ділянкою зовнішньої флоєми та ділянкою ксилеми розташований шар камбію. Вважається, що біколатеральні пучки з'явилися у результаті з'єднання двох колатеральних пучків ксилемними ділянками (стебла гарбузових, пасльонових). У деяких представників лободових спостерігаються біколатеральні пучки, у яких флоєма знаходиться у середині пучка, а по бокам – ксилема. Такі пучки не мають значного поширення;

- **концентричні** – закриті і бувають двох типів:
- **амфікрибральні** – флоєма оточує ксилему (в кореневищі та вайях папороті орляка, мохів, первоцвітів);

- **амфівазальний** – ксилема оточує флоєму (пучок, як у кореневища конвалії, знайдений в стеблах і кореневищах ряду дводольних – гречкові (ревінь, щавель), бегонієві та однодольних – багатьох лілійних, осокових, півникових);

- **радіальні** – флоємні і ксилемні ділянки чергуються по радіусу і пучок має радіальну (променево) симетрію. Цей тип пучка характерний для первинної будови кореня у дводольних рослин. У корені однодольних такі пучки зберігаються до кінця життя. У радіальних пучках елементи ксилеми розміщуються збоку від флоєми і наближені до периферії органу, що полегшує надходження ґрунтової води з мінеральними речовинами в



провідні тканини кореня. У дводольних при переході від первинної до вторинної будови кореня радіальне розміщення флоєми і ксилеми змінюється колатеральним.

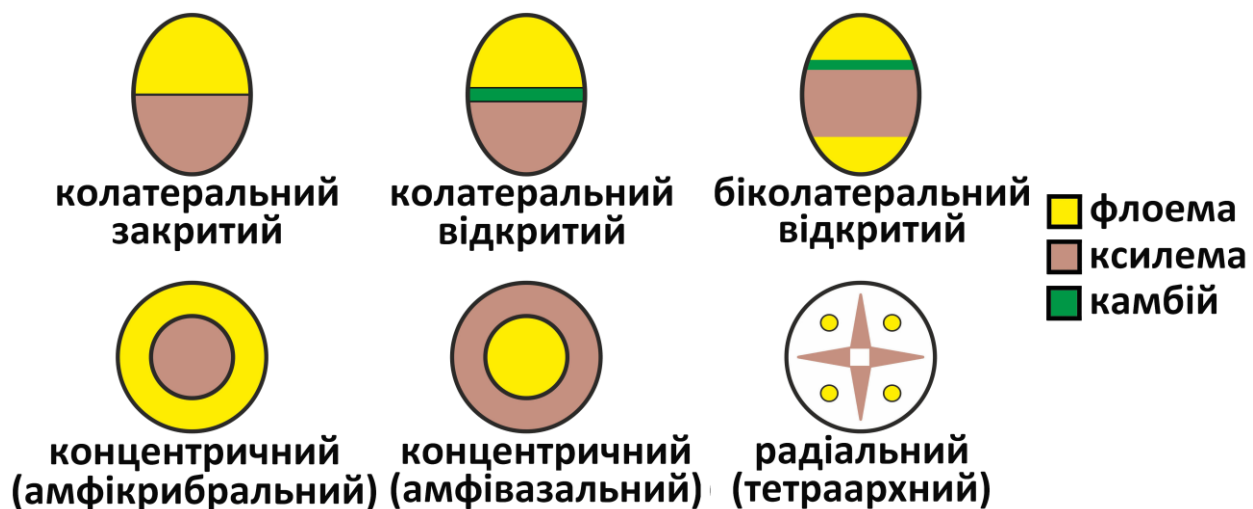


Рис. 8.14. Типи провідних пучків.

У різних рослин при формуванні первинної структури кореня закономірно з'являється певна кількість променів ксилеми і флоєми, при цьому кількість променів флоєми рівна кількості променів ксилеми. Зустрічаються однопроменеві (монархні), двопроменеві (диархні), трипроменеві (триархні), чотирипроменеві (тетраархні) і багатопроменеві (поліархні) радіальні пучки. Найбільш поширені п'ятипроменеві (пентаархні).

#### Проходження провідних пучків у органах рослин.

Проходження провідних пучків у *корені* вважається найпростішим, оскільки один складний радіальний пучок тягнеться через увесь корінь.

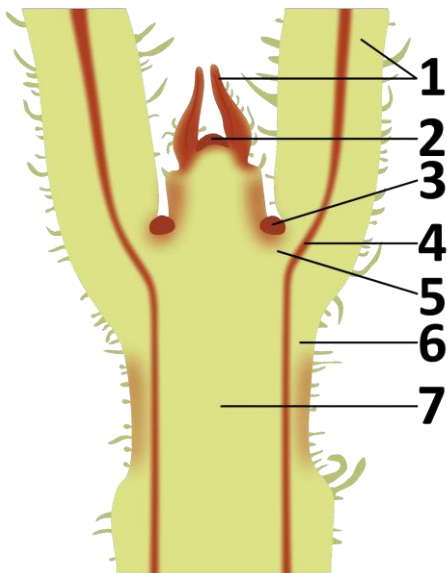
У *листках* провідні пучки утворюють жилки. У мохів, хвощів, деяких хвойних і водних дводольних (рід елодея) через листок проходить одна або дві жилки не розгалужуючись, проте для великої кількості рослин характерна розгалужена система жилок. Розподіл жилок на поверхні пластинки листка називається *жилкуванням*. У покритонасінних розрізняють два основні типи жилкування: дугове та сітчасте.

*Дугове жилкування* – від стебла в пластинку заходить кілька великих жилок, дугоподібно або майже паралельно направлених до верхівки листка, а від них відходять тонші, слабо розвинені відгалуження, що зливаються і утворюють сітку (характерне для однодольних).

*Сітчасте* – жилкування, при якому вздовж пластинки проходить одна або кілька великих жилок, що розходяться, а від них уже в обидва боки відходять добре розвинені відгалуження, які утворюють складну сітку (характерне для дводольних).

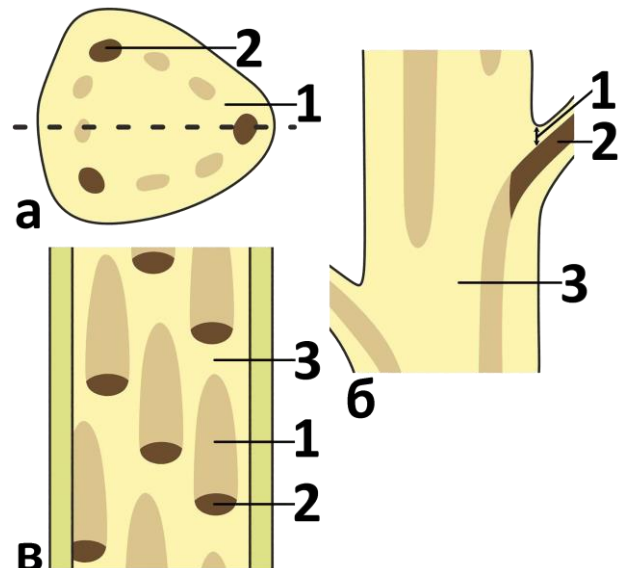
Проходження провідних пучків по *стеблу* складніше, ніж у листку. Провідні тканини стебла і листка закладаються одночасно. Провідний пучок листка є продовженням відповідного провідного пучка стебла. Листок з'єднується зі стеблом одним чи кількома пучками. Сукупність пучків, що проходять по стеблу і заходять у листок, називається *листовим слідом* (рис. 8.15-8.17). Більшість пучків (*загальних*), що проходять у міжвузлях стебла, є листовими слідами, хоча тут можуть зустрічатись і *спеціальні* стеблові пучки, які не зв'язані з листками. На поперечному зрізі міжвузля більшості голо- і покритонасінних провідні тканини зібрані в більш-менш правильне кільце *окремих пучків*, або вони утворюють *суцільне кільце*. У першому випадку між окремими пучками провідних тканин лежить паренхімна тканина.





**Рис. 8.15. Поздовжній зріз верхівки пагону колеуса (*Coleus* sp.):**

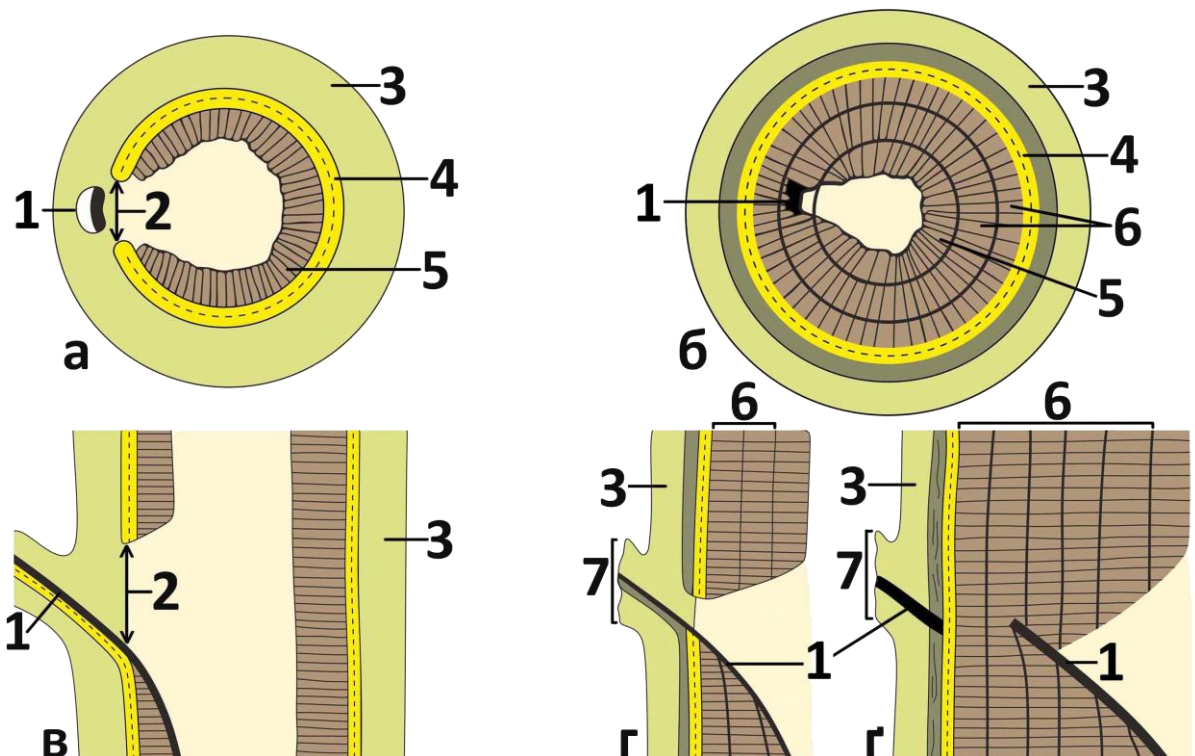
1 – зачатки листків, 2 – апікальна меристема, 3 – зачаток бруньки, 4 – листковий слід, 5 – листкова щілина, 6 – первинна кора, 7 – серцевина



**Рис. 8.16. Схема входження листка в стебло (а – поперечний зріз стебла; б, в – поздовжній зріз):**

1 – листкова щілина, 2 – листковий слід, 3 – центральний циліндр

У вузлах, де листок прикріплюється до стебла, його листковий слід проникає в кільце провідних тканин, причому в місці входження листкового сліду провідні тканини стебла трохи розсуваються. Цей прорив, заповнений паренхімною тканиною, називається *лакуною* (листвою щілиною). Лакуни добре помітні в стеблах із суцільним кільцем провідних тканин, а в стеблах із пучковою будовою листова щілина помітна по збільшенню розмірів міжпучкових просторів (рис. 8.17).



**Рис. 8.17. Схема входження листка в стебло і подальшого заростання листкової щілини (а, б – поперечний зріз стебла; в, г, г – поздовжній зріз):**

1 – листковий слід, 2 – листкова щілина, 3 – первинна кора, 4 – флоема, 5 – ксилема першого року, 6 – ксилема наступних років, 7 – рубець від листка, який опав

У стеблах із суцільним кільцем провідної системи листовий слід у міжвузлі швидко зливається з оточуючими провідними тканинами і зазвичай не відрізняється від них. У стеблах з пучковою будовою листові сліди можуть йти окремо упродовж одного чи кількох міжвузль. Утім, усі окремі пучки стебла так чи інакше зв'язуються один із одним. Цей зв'язок здійснюється шляхом розщеплення листового сліду на два і наступного злиття відгалужень із іншими листовими слідами або шляхом безпосереднього злиття окремих листових слідів у вузлі, часто за допомогою спеціальних пучків, що йдуть у похилому або навіть горизонтальному напрямках. У результаті провідна система в стеблах із пучковою будовою утворює іноді досить складну сітку провідних пучків, характер якої залежить від особливостей листкорозміщення.

## ХІД РОБОТИ

### 1. Вивчити будову закритого колатерального пучка стебла кукурудзи (*Zea mays*) (рис. 8.18).

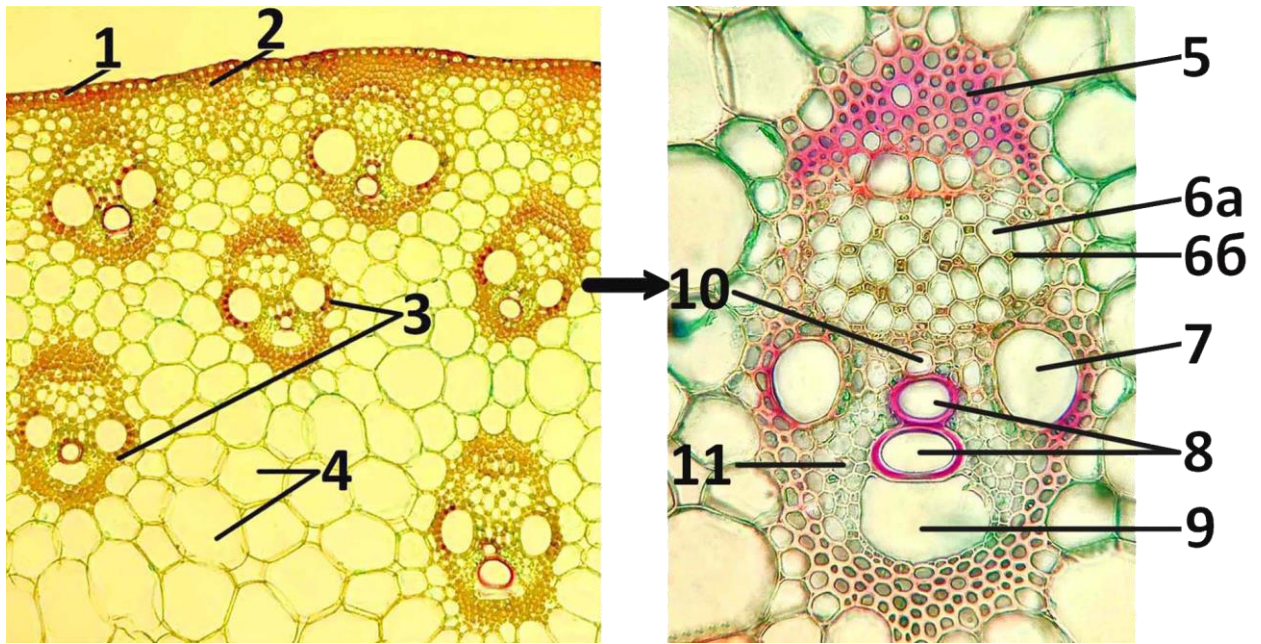
Зробіть кілька тонких поперечних зрізів стебла кукурудзи, витриманого у спирті або формаліні, обробіть розчином флороглюцину і хлоридної кислоти та перенесіть на предметне скло у воду або в розведений водою гліцерол.

При малому збільшенні видно, що стебло кукурудзи ззовні вкрите одношаровою епідермою, за якою розташована здерев'яніла механічна тканина, що складається з склеренхімних волокон, щільно зімкнутих між собою, які на поперечному зрізі мають вигляд багатограних товстостінних клітин. За кільцем механічної тканини розташована основна тонкостінна паренхімна тканина, дрібноклітинна на периферії та з більшими клітинами до центру. Серед паренхімної тканини розкидано знаходяться закриті колатеральні провідні пучки різного розміру: менші – біля периферії, більші – ближче до центру, які оточені дрібними паренхімними клітинами.

При великому збільшенні видно, що провідний пучок стебла кукурудзи складається з флоєми, ксилеми і механічної тканини, що їх оточує. Механічна тканина і ксилема від дії флороглюцину і хлоридної кислоти забарвлюються в малиново-червоний колір, що свідчить про сильне здерев'яніння їх оболонок. Флоєма обернена до периферії і складається з багатограних елементів, частина з яких – з великими пустотами – є ситовидними трубками, інші елементи – дрібніші, виповнені дрібнозернистою цитоплазмою – клітинами-супутниками. Останні правильно розподілені між ситовидними трубками. Із внутрішнього боку флоєма безпосередньо стикається з ксилемою, яка вирізняється двома великими просвітами-отворами (пористі трахеї – метаксилема) і розміщеними всередину і перпендикулярно до них ще двома більш дрібними просвітами (кільчасто-спіральною трахеєю і, всередину від неї, кільчастою трахеєю – протоксилема), під якими знаходиться повітряна порожнина. Інша частина ксилеми представлена дрібноклітинною товстостінною ксилемною паренхімою. Порожнина знаходиться на місці розірваних трахей (протоксилеми), що були на початку розвитку пучка і при розтягненні стебла зруйнувались. Порожнина оточена слабо потовщеними паренхімними клітинами з целюлозною оболонкою.

Зовні пучок вкритий товстостінною механічною тканиною, більш розвиненою на зовнішньому і внутрішньому боках пучка, порівняно з бічними. Ця механічна тканина складається зі здерев'янілих склеренхімних волокон і утворює так звану піхву, що добре розвинена у пучків, розміщених ближче до периферії стебла. Камбій між ксилемою і флоємою відсутній.

**Зарисувати** поперечний зріз стебла кукурудзи, зазначити епідерму, механічне кільце, основну паренхіму, провідний пучок, в якому позначити флоєму (ситовидні трубки, клітини-супутники), ксилему (пористі, кільчасто-спіральну і кільчасту трахеї), повітряну порожнину, ксилемну паренхіму, склеренхімну піхву.



**Рис. 8.18. Фрагмент стебла кукурудзи звичайної (*Zea mays*) (зліва) і колатеральний закритий провідний пучок (справа) на поперечному зрізі:**

1 – епідерма, 2 – механічне кільце (склеренхіма), 3 – провідні пучки, 4 – основна паренхіма, 5 – склеренхіма, 6 – флоема (6а – ситовидна трубка, 6б – клітина-супутник), 7 – пориста трахея, 8 – кільчасто-спіральна та кільчаста трахеї, 9 – повітряна порожнина (лакуна протоксилеми), 10 – трахеїда, 11 – ксилемна паренхіма  
*Оригінальне мікрофото.*

## **2. Вивчити будову біколateralного пучка стебла гарбуза звичайного (*Cucurbita pepo*) (рис. 7.6, 8.19).**

Зробіть кілька тонких поперечних зрізів стебла гарбуза, обробіть розчином флороглюцину і хлоридної кислоти та перенесіть на предметне скло у краплю гліцеролу. При малому збільшенні видно, що п'ятигранне стебло гарбуза зовні вкрите епідермою з кутикулою і волосками. За нею розміщуються коленхіма, хлорофілоносна паренхіма і склеренхіма. Остання забарвлена в червоний колір від дії флороглюцину і хлоридної кислоти, що свідчить про здерев'яніння клітинних оболонок. Під склеренхімою розташована запасна тканина, яка оточує провідні пучки. В середині стебла гарбуза видно повітряну порожнину, у яку заходять п'ять виступів, заповнених великими провідними пучками. П'ять дрібних провідних пучків займають проміжне положення в основній тканині.

При великому збільшенні видно, що частина клітин провідного пучка зафарбувались у червоний колір – це клітини ксилеми, яка складається з трахей різного діаметру і правильної круглястої форми. До великих пористих трахей, кількість яких у пучках різна (дві-чотири), примикають дрібніші – спіральні і кільчасті. Трахеї оточені дрібними клітинами ксилемної паренхіми.

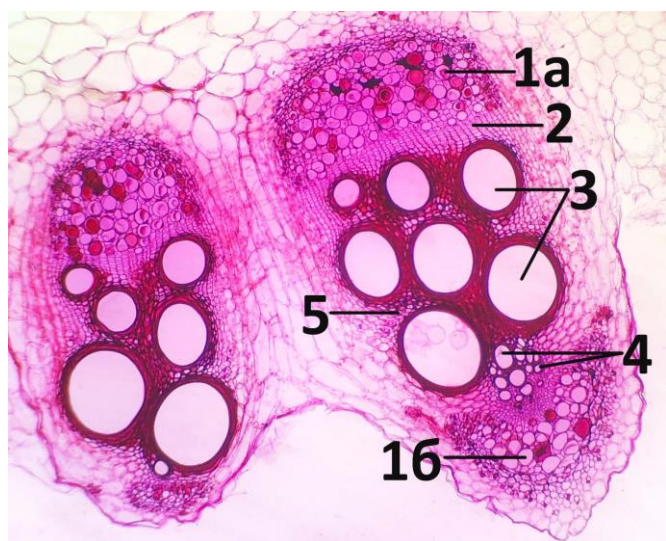
До внутрішньої і зовнішньої частин ксилеми пучка примикають ділянки флоєми, що складаються з дрібних клітин із целюлозними оболонками (ситовидних трубок і клітин-супутників). На межі між зовнішньою флоємою і ксилемою залягає п'ять-шість рядів тонкостінних живих сплюснутих клітин, розміщених правильними радіальними рядами – камбій і камбіальна зона. Клітини камбію енергійно діляться і відтворюють клітини, з яких назовні розвиваються елементи флоєми, а всередину – елементи ксилеми.

Між внутрішньою флоємою і ксилемою містяться також клітини, що нагадують камбій, але вони не діляться, і тому пучок розростається тільки з зовнішнього боку.

**Зарисувати** поперечний зріз стебла гарбуза, зазначити епідерму, коленхіму, хлорофілоносну паренхіму, склеренхіму, основну паренхіму, повітряну порожнину, провідний пучок, у якому позначити зовнішню і внутрішню флоєму (ситовидні трубки,



клітини-супутниці), ксилему (пористі, спіральні і кільчасті трахеї), ксилемну паренхіму, камбій і камбіальну зону.



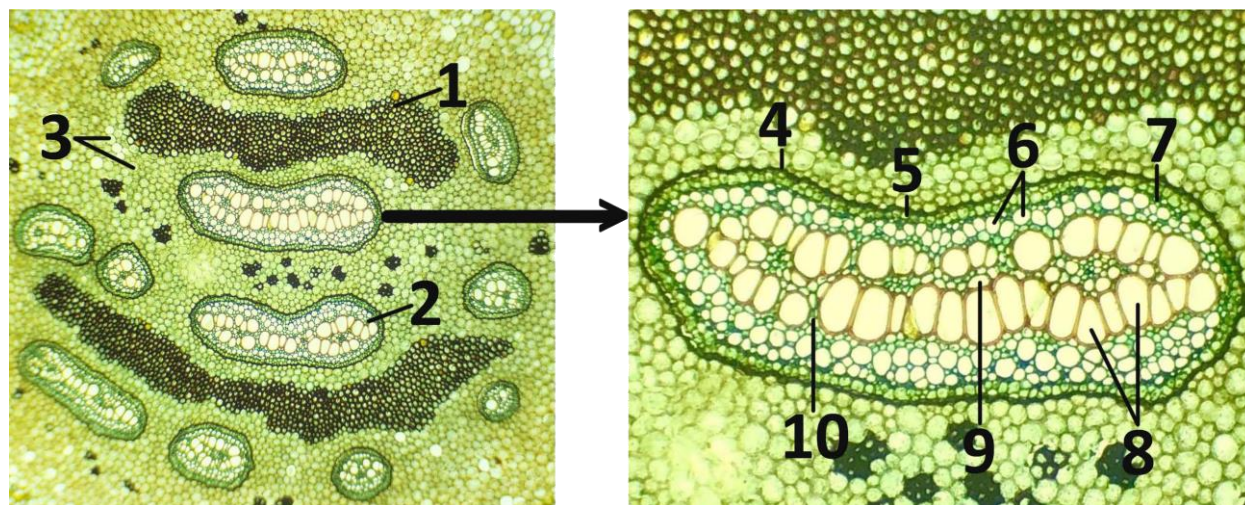
**Рис. 8.19.** Біколateralні відкриті провідні пучки стебла гарбуза звичайного (*Cucurbita pepo*) на поперечному зрізі:

- 1 – флоєма (1а – зовнішня, 1б – внутрішня)
- 2 – камбій
- 3 – пористі трахеї
- 4 – спіральні і кільчасті трахеї
- 5 – ксилемна паренхіма

Оригінальне мікрофото.

### 3. Вивчити будову амфікрибрального пучка кореневища папороті орляка звичайного (*Pteridium aquilinum*) (рис. 8.20).

Зробіть кілька тонких поперечних зрізів кореневища папороті (не дуже старого) та обробіть їх розчином флороглюцину і хлоридної кислоти. При малому збільшенні видно, що в основній тонкостінній паренхімній тканині розташована темна товстостінна склеренхіма у вигляді двох плоских дуг. Провідні пучки розміщуються всередині цих склеренхімних ділянок (видовженої форми) та зовні навколо них (округлої форми).



**Рис. 8.20.** Кореневище орляка звичайного (*Pteridium aquilinum*) (зліва) і концентричний (амфікрибральний) провідний пучок (справа) на поперечному зрізі:

- 1 – склеренхімний пучок, 2 – провідний пучок, 3 – основна паренхіма, 4 – ендодерма, 5 – крохмаленосна піхва, 6 – ситовидні трубки, 7 – флоємна паренхіма, 8 – трахеї, 9 – трахеїда, 10 – ксилемна паренхіма

Оригінальне мікрофото.

При великому збільшенні помітно, що окремий провідний пучок оточений шаром склеренхімних клітин – ендодермою, яка складається з ряду дрібних, вузьких клітин із темними потовщеними стінками; за ендодермою розташований шар порівняно великих клітин, що містять цитоплазму, ядро і крохмальні зерна – крохмаленосний шар (піхва). Далі глибше розміщена тонкостінна флоєма, яка складається з великих, світлих, майже порожніх ситовидних трубок без клітин-супутників, серед яких зустрічаються дрібні тонкостінні живі клітини флоємної паренхіми. За флоємою до центру у вигляді кільця



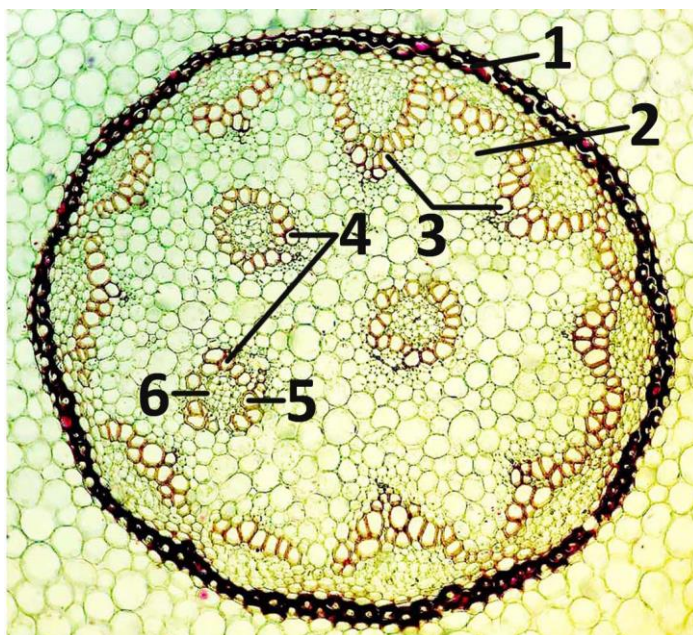
дрібних клітин із нездерев'янілими оболонками і крохмальними зернами розміщена деревна паренхіма, а за нею – товстостінні драбинчасті трахеї з великими просвітами, між якими зустрічаються дрібні клітини ксилемної паренхіми. У центрі пучка знаходиться протоксилема, що складається з більш вузьких елементів, головним чином, зі спіральних трахеїд.

*Зарисувати* поперечний зріз кореневища орляка, зазначити склеренхімний пучок, основну паренхіму, провідний пучок, у якому позначити ендодерму, крохмаленосний шар, флоему (ситовидні трубки), флоемну паренхіму, ксилему (драбинчасті трахеї, спіральні трахеїди), ксилемну паренхіму.

#### 4. Вивчити будову амфівазального пучка кореневища конвалії звичайної (*Convallaria majalis*) (рис. 8.21).

Зробіть кілька тоненьких поперечних зрізів із кореневища конвалії та обробіть їх розчином флороглюцину і хлоридної кислоти. Кореневище конвалії характеризується наявністю двох типів провідних пучків – колатеральних і концентричних, які зібрані в центрі органа. При малому збільшенні видно, що колатеральні пучки розташовані кільцем одразу під ендодермою (внутрішнім шаром первинної кори), а концентричні – розкидані в середині центрального циліндра. При великому збільшенні розгляньте концентричний (амфівазальний) пучок, що оточений паренхімою центрального циліндра. У цьому пучку ксилема у вигляді кільця оточує флоему. При цьому ксилема складається з великих порожнистих клітин, оболонки яких потовщені та зафарбовані у червоний колір – трахеї і спіральних трахеїд, а флоема – із ситовидних трубок та клітин-супутників.

*Зарисувати* поперечний зріз кореневища конвалії, зазначити ендодерму, основну паренхіму, провідні пучки – колатеральні і концентричні, в останньому позначити ксилему (трахеї, спіральні трахеїди), флоему (ситовидні трубки, клітини-супутники).



**Рис. 8.21. Кореневище конвалії звичайної (*Convallaria majalis*) на поперечному зрізі:**

- 1 – ендодерма
- 2 – основна паренхіма
- 3 – колатеральні пучки
- 4 – концентричні (амфівазальні) пучки
- 5 – ксилема
- 6 – флоема

*Оригінальне мікрофото.*

### Заняття № 9. Лабораторна робота: ПЕРВИННА БУДОВА СТЕБЛА РОСЛИН. ВТОРИННА БУДОВА СТЕБЛА ДВОДОЛЬНИХ ТРАВ'ЯНИСТИХ РОСЛИН

**МЕТА:** вивчити первинну будову стебла рослин та вторинну будову стебла дводольних трав'янистих рослин.

#### **ЗАВДАННЯ:**

1. ознайомитись із загальним планом первинної будови стебла рослин;

2. ознайомитись та навчитись розпізнавати вторинну будову стебла дводольних трав'янистих рослин на мікропрепаратах.

**ОБЛАДНАННЯ:** світлові мікроскопи, чашки Петрі, предметні й покривні скельця, препарувальні голки, пінцети, скляні палички, ножиці, леза бритви, піпетки.

**МАТЕРІАЛИ І РЕАГЕНТИ:**

- стебла льону звичайного (*Linum usitatissimum* L.) та соняшника однорічного (*Helianthus annuus* L.);
- фільтрувальний папір, дистильована вода, серцевина стебла бузини, 95%-ний етиловий спирт, розчин хлор-цинк-йоду, розчин флороглюцину і хлоридної кислоти, розчин Люголя.

### ТЕОРЕТИЧНІ ВІДОМОСТІ

По стеблу здійснюється рух продуктів асиміляції від листків до стебла та коренів, а також рух водних розчинів мінеральних солей від кореня до стебла та листків, що забезпечує загальний метаболізм і єдність усіх органів рослин. Стебло підносить листки до світла, забезпечуючи цим процес фотосинтезу. Збільшення поверхні рослин за рахунок великої листової площі та галуження стебла обумовлює необхідне випаровування води і процес дихання. У зв'язку з цим листки, бруньки, квіти та плоди розміщуються на стеблі найраціональніше щодо освітлення, температурних умов тощо.

У процесі розвитку рослини відбувається формування первинної структури стебла, яка у голонасінних та дводольних рослин дещо пізніше замінюється на вторинну. В однодольних (за винятком деревних форм) та деяких дводольних рослин первинна структура стебла зберігається упродовж усього життя.

Структура стебла, як основної осьової частини рослинного організму, починає формуватися в результаті діяльності його верхівкової меристеми, ініціальних клітин конуса наростання. Конус наростання (точка росту) стебла у мохів та папоротеподібних складається з однієї ініціальної клітини пірамідальної форми, а у голонасінних та покритонасінних рослин – із групи ініціальних клітин.

Існує ряд теорій, що пояснюють формування первинної структури стебла з ініціальних клітин конуса наростання (рис. 9.1). Згідно з однією з найперших – *теорії гістогенів* (Ганштейн, 1868) – у точці росту квіткових рослин є група ініціальних клітин, які лежать кількома ярусами. У кожному ярусі є центральна ініціальна клітина або центральна група клітин, які діляться і утворюють біля себе шари меристематичних клітин (гістогени). Шари гістогенів в процесі розвитку перетворюються на постійні тканини. Згідно з Ганштейном, виділяють три шари гістогенів:

- *дерматоген* – зовнішній шар конуса наростання, що складається з одного шару клітин, який згодом формує епідерму;
- *периблема* – розміщена під дерматогеном і у майбутньому формує первинну кору, а також всі тканини листка (крім епідерми);
- *плерома* – складає центральну частину конуса наростання і надалі формує центральний циліндр або стелу, у якій диференціюється прокамбій, що дає початок провідним пучкам.

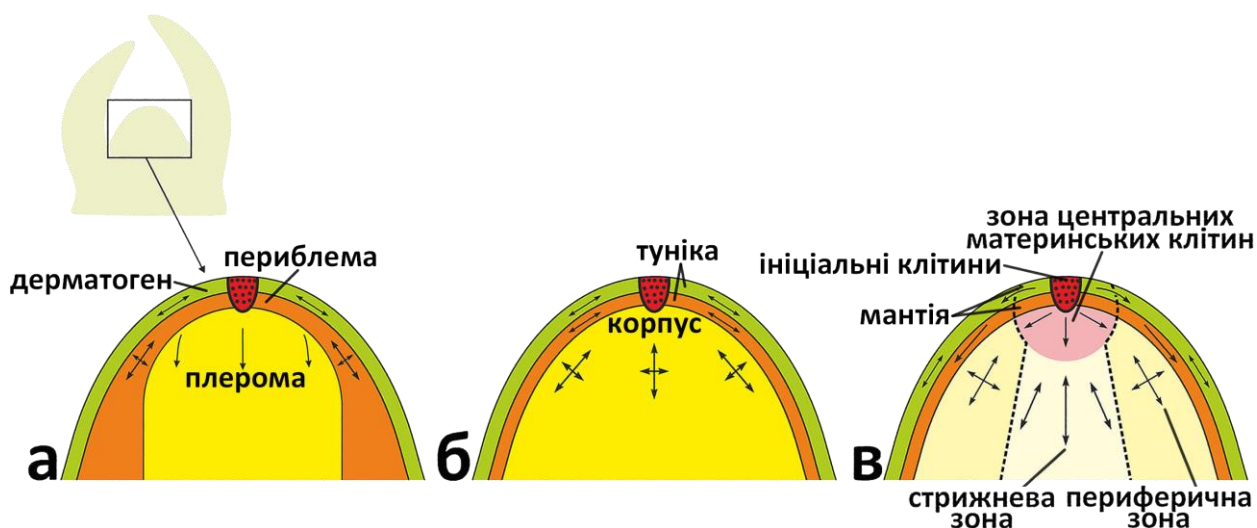
Теорія гістогенів, яка трактує існування трьох гістогенних шарів у будь-яких рослин, має багато суперечностей, оскільки в конусі наростання стебел більшості рослин неможливо знайти три різні шари (зони) меристематичної тканини. Проте теорія гістогенів справджується та пояснює будову і розвиток апексів коренів та конусів наростання більшості водних рослин (елодеї).

Більш просунутою є пізніша концепція про два первинні шари у верхівковій частині конуса наростання – *туніки і корпус* (Шмідт, 1920). *Туніка* складається з одного чи кількох зовнішніх шарів, клітини яких поділяються антиклинально (перпендикулярно до поверхні стебла) та формують епідерму (якщо одношарова) і частково або повністю первинну кору (якщо дво- або багатошарова). Під тунікою розташований *корпус*, що

складається з групи клітин, які активно діляться у різних напрямках та формують відсутні шари первинної кори і центральний циліндр стебла. Зачатки листків закладаються в туніці, частіше в другому її шарі, а пазушні бруньки – у корпусі.

Сучасні методи дослідження показали, що верхівкова меристема стебла складається з більшої кількості функціонально і цитологічно обособлених зон. Головним чином це стосується корпусу.

Ініціальні клітини верхівки конуса наростання беруть участь в утворенні *мантії і корпусу*, де мантия відповідає туніці, а у корпусі виявлено зону *центральных материнських клітин*, яка дає початок *периферичній та стрижневій* зонам. Зона *центральных материнських клітин* розташована під ініціальними клітинами та утворюється з них, клітини її вакуолізовані, мають нерівномірно потовщену оболонку, діляться повільно. *Периферична* зона оточує зону центральных материнських клітин, клітини її дрібні, з великими ядрами та високою мітотичною активністю. У цій зоні закладаються листові горбки, утворюються тяжі прокамбію, за рахунок яких стебло росте в товщину. Тяжі прокамбію розвиваються в двох напрямках: вгору – до верхівки листового зачатка і вниз по стеблу, утворюючи основу провідної системи пагона, що зв'язує листки і стебла. *Стрижнева* зона розміщена під центральними материнськими клітинами, в центрі конуса наростання, клітини її вакуолізовані, часто утворюють вертикальні ряди в результаті поперечного поділу. Із цієї зони формується серцевина стебла.



**Рис. 9.1. Схеми концепцій росту верхівки пагона:**

а – теорія гістогенів Ганштейна, б – теорія туніки і корпусу Шмідта, в – теорія мантиї і корпусу

### **Первинна будова стебла.**

При первинній будові в осьових органах рослин – стеблі та корені звичайно розрізняють три частини: *покривну тканину, первинну кору і центральний циліндр (стелу)*. Однак у стеблі ці частини не завжди чітко виражені, наприклад, межа між первинною корою і центральним циліндром виявляється не у всіх рослин.

При первинній будові стебло завжди вкрите *епідермою*, як правило, одношаровою, рідше з кількох шарів (ананас, олеандр, фікус, бегонія). Клітини епідерми дещо видовжені вздовж стебла і мають відносно менше продихів, порівняно з листком. Епідерма стебла може мати додаткові захисні утворення – кутикулу, віск, волоски.

Під епідермою диференціюється *первинна кора*, яка в стеблі розташована на периферії та складається з кількох або багатьох рядів тонкостінних паренхімних клітин. Первинна кора неоднорідна. У зовнішніх шарах це, зазвичай, зелена, *асиміляційна* тканина, більш-менш пухка, що переривається в різних місцях міжклітинниками. Паренхіма з великими міжклітинниками в ній – *аеренхіма*, властива деяким наземним рослинам, особливо водяним. Розвивається аеренхіма також у коровій частині дихальних



коренів мангрової рослинності (рослинність заболочених морських узбереж тропічної зони).

Зовнішні шари первинної кори у багатьох рослин перетворюються в *коленхіму*, яка утворює або суцільне кільце, або залягає ділянками. У ребристих стеблах вона заходить і у ребра (гарбуз, борщівник, шавлія та ін.). Периферичне розташування коленхіми дозволяє молодому стеблу під час вітру, дощу та ін. чинити опір до вигинання – вигнуте стебло знову випрямляється подібно пружині. Крім коленхіми, у первинній корі часто розвивається склеренхіма у вигляді тяжів (айстрові), що залягає або у внутрішній частині первинної кори, прилягаючи до ендодерми, або, навпаки, неглибоко під епідермою, замінюючи коленхіму.

*Паренхіма* внутрішнього шару первинної кори складається з клітин більшого розміру, у яких відсутні хлоропласти. У цій тканині активно проходять процеси синтезу, свідченням цього є накопичення в корі кристалів кальцій щавлевокислого, смол, камеді, ефірних олій та інших продуктів обміну. У багатьох дводольних і голонасінних рослин первинну кору пронизують молочники і смоляні ходи.

Клітини паренхіми первинної кори тривалий час зберігаються живими, не втрачаючи меристематичних властивостей, тому в ній може закладатись фелоген та додаткові корені. За рахунок поділу клітин основної паренхіми кори відбувається так зване аномальне потовщення стебел цілого ряду рослин.

*Ендодерма*, найглибший шар, яким закінчується первинна кора, складається з одного шару паренхімних клітин. На ранніх стадіях розвитку на радіальних стінках клітин ендодерми виникає кільцеве потовщення, яке згодом корковіє – *пояски Каспарі*. У сучасних груп рослин ендодерма обов'язково присутня в коренях, часто в кореневищах (конвалії, купини), рідше в стеблах – краще розвивається у водяних, гірше в посухостійких (злакових та інших однодольних рослин). У наземних частинах рослин (більшості покритонасінних) типова ендодерма відсутня, замість неї розвинена *крохмаленосна піхва*. У клітинах останньої відкладаються рухливі крохмальні зерна (георецепторні статоліти), які беруть участь у процесах сприйняття просторового положення стебла та відновлення його положення при порушеннях (полягання) за допомогою геотропічних рухів, тобто клітини з статолітами є органом рівноваги стебла.

Під первинною корою до середини органа розміщується ***центральный цилиндр (стела)***, який диференційований на *перицикл*, *зону провідних тканин* і *серцевину*.

*Перицикл* – зовнішній шар центрального циліндра, що належить до первинних латеральних меристем. Якщо він складається з одного-двох рядів клітин, то клітини його паренхімні за формою, і він дає початок новим клітинам паренхімної тканини радіальних променів, а також у ньому виникають додаткові бруньки і додаткові корені. Якщо перицикл багат шаровий, то складається з прозенхімних за формою клітин, що утворюють луб'яні волокна, наприклад, у льону, коноплі, кенафа, кендира. Такого ж походження волокна оточують зовні (тобто до периферії) провідні пучки в стеблі конюшини, соняшника, жоржини та багатьох інших рослин.

Із клітин перициклу може утворюватись твірна тканина – фелоген, молочні судини (у макових, дзвоникових та ін.), елементи флоєми – у пасльонових. В однодольних рослин перицикл не відіграє особливої ролі, оскільки його часто немає і за деякими винятками він не створює чіткої межі між корою і центральним циліндром.

Головними структурними елементами центрального циліндра є *провідні пучки*. Вони формуються із тоненьких прошарків – тяжів прокамбіальних пучків, які є безпосереднім продовженням апікальної меристеми.

Кожен пучок прокамбію поступово диференціюється в провідний пучок. Спочатку з клітин прокамбію формується протофлоєма і протоксилема. *Протофлоєма* утворюється із зовнішніх клітин пучка прокамбію безпосередньо під перициклом, тобто утворення її відбувається в напрямку від прокамбію до периферії стебла. Протофлоєма складається переважно з дрібних ситовидних трубок, клітин-супутників та флоємної паренхіми. Перші

ситовидні трубки невеликого діаметру, тонкостінні, функціонують недовго. У процесі росту органа вони частково розтягуються і поступово сплющуються внаслідок натиску наростаючих від прокамбію сусідніх клітин. Протоксилема утворюється з тих клітин прокамбію, які розташовані найглибше, на межі з серцевиною, і її наростання відбувається від прокамбію до середини центрального циліндра, тобто в напрямку серцевини. Протоксилему складають здатні розтягуватись кільчасті і спіральні трахеїди та трахеї з невеликими просвітами. Отже, клітини протоксилеми і протофлоєми здатні подовжуватись одночасно з видовженням органу.

Пізніше з'являються елементи метафлоєми і метаксилеми, які розташовані в тій частині органа, де ріст у довжину припинився. Метафлоєма – це складна тканина, у якій на відміну від протофлоєми розвинені клітини всіх типів, що характерні для провідних пучків: паренхімні, механічні – склеренхімні у формі волокон та провідні у вигляді ситовидних трубок із клітинами-супутниками. Метаксилема складається з трахей та трахеїд значного діаметра, які мають драбинчасте та пористе потовщення поздовжніх оболонок.

Протофлоєма і метафлоєма складають *первинну флоєму*, а протоксилема і метаксилема – *первинну ксилему* стебла.

Розміщення *прокамбію* визначає будову первинної провідної системи стебла. Якщо прокамбій закладається у вигляді *суцільного кільця*, то з нього формуються суцільні кільця первинної флоєми до периферії і первинної ксилеми – до центру (у деяких хвойних і дводольних). Якщо прокамбій закладається не суцільним кільцем, а уривчасто – *окремими тяжами*, то первинні провідні тканини, які з нього виникають, зберігають таку ж пучкову будову (у більшості однодольних, багатьох дводольних і хвойних).

У більшості однодольних рослин прокамбій може повністю використовуватись для утворення первинних провідних елементів, провідний пучок більше не потовщується і стає колатеральним пучком закритого типу, відповідно первинна будова стебла зберігається до кінця життя. Однак у більшості дводольних та голонасінних рослин із прокамбію, що зберігається в центрі провідного пучка, формується камбій, який забезпечує формування вторинних за походженням флоєми і ксилеми, тобто здійснюється перехід від первинної будови стебла до вторинної.

*Серцевина* – внутрішня частина центрального циліндра, оточена провідними тканинами. Вона складається з паренхімних клітин, які в центральній її частині більші за розмірами, ніж на периферичній. Периферичну частину серцевини, яка прилягає до провідних пучків, називають *перимедулярною зоною*.

Клітини серцевини наприкінці року часто відмирають і клітинна порожнина заповнюється повітрям, внаслідок чого вся тканина здається білою (у соняшника, кукурудзи, бузини). У деяких багаторічників серцевина довгий час залишається живою і виконує функцію запасуючої тканини. Так, у яблунь серцевина іноді залишається живою навіть у стовбурах тридцятирічних дерев.

Іноді клітини серцевини рано досягають повного розвитку і їхній ріст припиняється. Якщо при цьому стебло продовжує розростатись у товщину, клітини серцевини розриваються й утворюється порожнина (злакові, зонтичні, гарбузові, губоцвіті, деякі айстрові).

У більшості багаторічних рослин серцевина існує довгий час. Якщо в стеблі деревних рослин утворюється ядро дерева, то зміни виникають і в серцевині. Клітинні її оболонки в таких випадках дерев'яніють і вона відмирає.

У деревних рослин серцевина може накопичувати дубильні речовини, солі кальцій щавлевокислого (липа, чайне дерево), у тропічних рослин – саговників у ній відкладається велика кількість крохмалю. У деяких рослин у серцевині утворюються молочні судини (зонтичні, айстрові) або каучуконосні та смоляні канали.

*Первинні серцевинні промені* – ділянки паренхіми центрального циліндра, які розташовані між провідними пучками та з'єднують серцевину з первинною корою.

Клітинами первинних серцевинних променів рухаються речовини та вода в радіальному напрямку з центрального циліндра в первинну кору і навпаки. Ширина цих променів у різних рослин може значно варіювати.

### Стелярна теорія.

У різних систематичних груп вищих рослин центральний циліндр (стела) в процесі еволюції зазнав різних морфофізіологічних змін, причому структура стели кореня в цьому відношенні виявилась більш консервативною.

Уявлення про типи будови і закономірності еволюції стели узагальнені в *стелярній теорії*, основи якої закладені Ван-Тігемом Ф. і Дулію А. (1886). Під стелою розуміють сукупність усіх тканин і систем, що знаходяться в центральному циліндрі, а саме перициклу, провідних пучків, паренхіми серцевинних променів та серцевини.

За характером будови провідної системи та розвитком паренхіми виділяють кілька типів стел (рис. 9.2). **Протостела** – давній і примітивний тип стели, у якій суцільний стрижневий тяж ксилеми оточений флоемою, серцевина та серцевинні промені відсутні. Така організація стебла недосконала через невелику поверхню дотику між провідними тканинами і основними тканинами кори. Ксилема у протостели не має виходу до живих тканин кори. Протостела була властива девонським папоротеподібним, псилофітам, нині зустрічається лише в стеблах деяких папоротеподібних.

Подальша еволюція стели відбувалась у напрямку збільшення поверхні дотику провідних тканин із основними тканинами (паренхімою). Це досягалось двома шляхами. Згідно з *першим*, ксилема спочатку формує вирости (має вигляд зірки) у бік паренхіми кори, між якими залягає флоема – **актиностела** (викопні плауноподібні – рід астероксилон). У процесі подальшого ускладнення стели з'являється **плектостела**, у якій флоема розсікає ксилему на окремі острівки. Такий тип стели характерний для плаунів.

*Другий*, більш перспективний шлях розвитку – поява паренхімної серцевини в центрі стели. Тобто в центрі протостели частина клітин ксилеми зберігається живою та перетворюється на паренхімну, клітини якої формують серцевину. Така стела у вигляді порожнистої трубки, стінки якої утворені кільцем провідних тканин, а центральна частина заповнена паренхімою (серцевиною), називається **сифоностелою**. Вона характерна для викопних і сучасних папоротеподібних. Виділяють дві різновидності сифоностели – *амфіфлойну*, коли флоема обрамлює кільце ксилеми як із зовнішнього, так і з внутрішнього боку, та *ектофлойну*, у якій флоема оточує ксилему лише зовні. Виникнення сифоностели сприяло формуванню рослин значних розмірів, бо переміщення ксилеми з певними арматурно-механічними властивостями на периферію стебла і утворення трубчастої конструкції значно підвищило міцність рослин. Крім того, виникнення серцевини збільшило поверхню контакту провідних елементів із живими тканинами, покращило запасуючу функцію осевого органу.

Подальша еволюція стели пов'язана з розвитком листків. Велика листкова поверхня, інтенсивний фотосинтез викликають активний рух речовин по провідній системі рослини та накопичення продуктів фотосинтезу в основних тканинах. Тому посилюється зв'язок між провідними і основними тканинами. Провідні пучки, що виходять із листків, з'єднуються з провідною системою центрального циліндра. У місцях їхнього з'єднання утворюються прориви (щілини), по клітинам яких виникає зв'язок між серцевиною і корою. Такі ж паренхімні щілини розвиваються в місцях злиття провідної системи гілок з центральним циліндром головного стебла. Чим більше формувалось листків, чим інтенсивніше ставало галузження пагонів, тим більш пухкою ставала стела і тим більше вона насичувалась основною паренхімою. Така стела, яка набула вигляду сітки, називається **диктіостелою**. У неї суцільне кільце провідних тканин в одному або кількох місцях переривається паренхімними тканинами – серцевинними променями, що йдуть від серцевини до кори, тобто центральний циліндр розділяється на окремі концентричні амфікрибральні провідні пучки. Цей тип стели зустрічається в кореневищах чоловічої папороті.

Ще більш паренхіматизованою є стела сучасних покритонасінних рослин. У дводольних рослин вона складається з окремих провідних пучків, розташованих по колу і розділених паренхімними тканинами – серцевинними променями в радіальному напрямку. На поздовжньому зрізі видно, що провідні пучки, які паралельні поверхні стебла, у вузлах розщеплюються, а потім знову зливаються один із одним, врешті формуючи єдину сітку провідних пучків. Такий тип стели називається *еустелою*.

В однодольних рослин провідних пучків набагато більше. Якщо у дводольних кожен листок дає один, три, п'ять листкових слідів, то в однодольних – десятки і навіть сотні листкових слідів. Стебло однодольних, таким чином, дуже насичене провідними пучками. Листкові сліди доходять до центру стебла, де розпочинають хід донизу, при цьому поступово відхиляючись від центру до периферії. У вузлах провідні пучки утворюють з'єднання – анастомози. На поперечному зрізі стебла провідні пучки виглядають розкиданими безладно. Такий тип стели називається *атактостелою*. Для неї характерна висока ступінь паренхіматизації – кожен листковий слід (провідний пучок) оточений паренхімою. Таке розташування провідних пучків забезпечує найкращий контакт між основними і провідними тканинами.

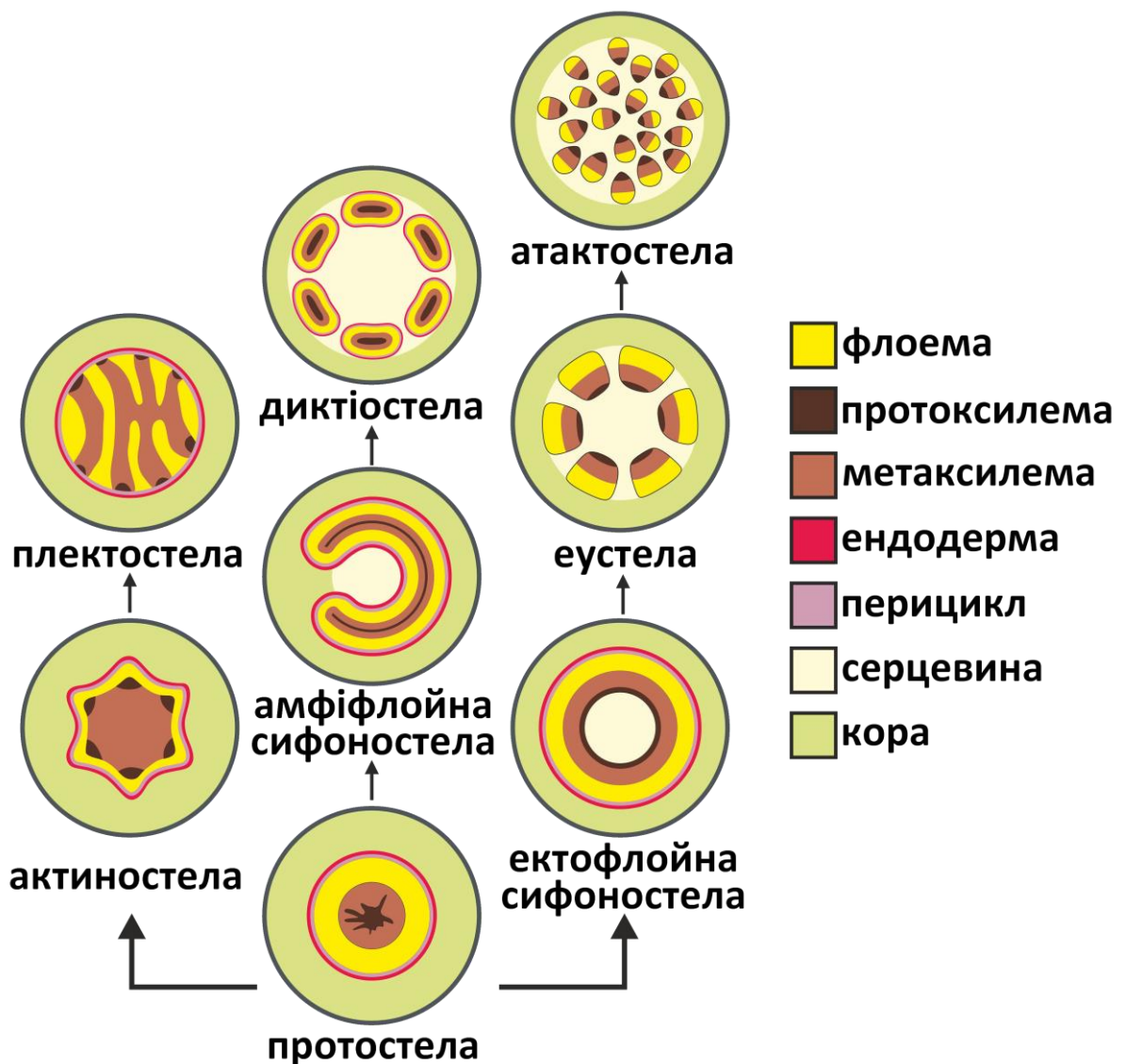


Рис. 9.2. Схема еволюції стели.

#### Типи будови стебла дводольних рослин.

У стеблах дводольних вторинні меристеми диференціюються рано, відповідно рано з'являються і вторинні структури. Вторинні зміни в будові стебла дводольних рослин



починаються з диференціювання камбію. У *деревних* порід цей процес відбувається настільки швидко, що відразу після розпускання вкороченого пагону – бруньки – у ньому важко розрізнити структурні елементи первинного походження. У *трав'янистих* рослин навпаки, незважаючи на ранню появу вторинних утворень, гістологічні елементи первинної будови зберігаються довго. У них типову первинну будову можна спостерігати в бруньці, готовій до розпускання, де вже з'являється камбій, який активно функціонує й утворює вторинні елементи.

Вторинна будова стебел дводольних, у першу чергу їхнього центрального циліндра, залежить від особливостей закладання *прокамбію* при первинній будові (рис. 9.3), а саме:

1) *прокамбій закладається суцільним кільцем (непучковий тип, Tilia-тип)*. Він формує кільце провідних тканин: до периферії відкладає первинну флоему, до центру – первинну ксилему. У наступному прокамбій трансформується у камбій і так само продовжує відкладати кільцями до периферії вже вторинну флоему, а до центру – вторинну ксилему;

2) *прокамбій закладається у вигляді пучків (пучковий тип)*, кожен із яких формує первинну флоему (до периферії) і первинну ксилему (до центру). Проміжки між пучками вповнені паренхімою серцевинних променів. У наступному прокамбій трансформується у пучковий камбій. Клітини паренхіми серцевинних променів під впливом пучкового камбію починають ділитися, утворюючи вторинну меристему – міжпучковий камбій. Пучковий та міжпучковий камбій, з'єднуючись, утворює суцільне камбіальне кільце. Надалі пучковий камбій утворює вторинні провідні тканини, а міжпучковий може формувати як провідні тканини, так і паренхіму серцевинних променів. У залежності від типу тканин, що утворює міжпучковий камбій, розрізняють наступні типи вторинної будови стебел:

1. *Пучкова вторинна будова (Aristolochia-тип)*. Пучковий камбій продовжує відкладати провідні елементи, але вже вторинної флоєми і ксилеми, а міжпучковий камбій утворює паренхіму серцевинних променів, яка не відрізняється від паренхіми кори і серцевини, або механічні елементи, тобто стебло, й надалі зберігає пучкову будову. Іноді може закладатися тільки пучковий камбій, міжпучковий камбій відсутній.

2. *Непучкова (суцільна) вторинна будова (Ricinus-тип)*. Пучковий та міжпучковий камбій, зливаючись у суцільне камбіальне кільце, починають відкладати кільцями шари провідних елементів – вторинну флоему до периферії та вторинну ксилему до центру.

3. *Перехідна вторинна будова (Helianthus-тип)*. На початках пучковий камбій продукує вторинну ксилему та вторинну флоему, а міжпучковий камбій у серцевинних променях – невеликі додаткові провідні пучки, а також клітини паренхіми. Ці пучки позбавленні первинних тканин і відділені від великих пучків вузькими серцевинними променями. У наступному як великі, так і невеликі додаткові провідні пучки зливаються у суцільне кільце.

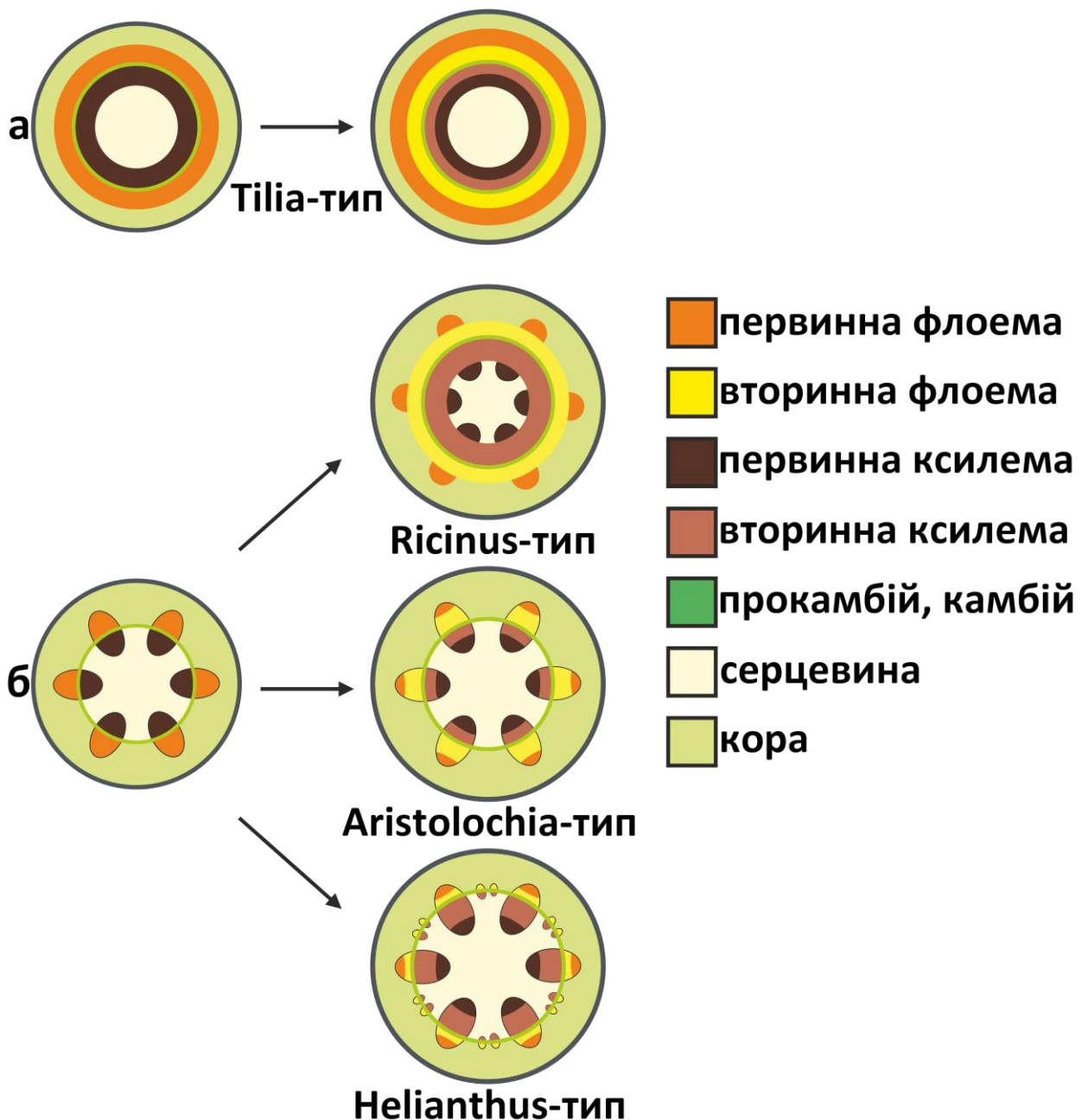
Пучкова будова властива недовговічним трав'янистим стеблам із обмеженим потовщенням, непучкова і перехідна – багаторічним стеблам дерев і чагарників, які тривало потовщуються. Пучкова будова є більш просунутою, непучкова і перехідна – еволюційно більш давні. Вважається, що трав'янисті стебла виникли в результаті прогресуючого зниження камбіальної активності.

### **Вторинна будова стебла дводольних трав'янистих рослин.**

За своєю природою дводольні трав'янисті рослини бувають одно-, дво- та багаторічні. Однак у багаторічних трав'янистих рослин у помірній зоні надземні стебла вегетують один сезон, підземна ж їх частина багаторічна (рослини-гемікриптофіти). Тому в стеблах дводольних трав'янистих рослин не утворюється коркового камбію (фелогену). Інколи він все ж проявляється, але недостатньо розвинений, через що перидерма не

формується. Особливістю таких стебел є посилений розвиток паренхімних клітин, які переважають у серцевині, корі та серцевинних променях. Крім того, закладання механічних тканин (частіше коленхіми) відбувається переважно в зовнішніх шарах кори, тобто на периферії стебла.

Вторинна будова стебла цієї групи дводольних трав'янистих рослин мало відрізняється від його первинної будови. Під епідермою розташована первинна кора, зовнішній шар якої утворений коленхімою. Остання надає трав'янистим стеблам міцності і пружності, що дозволяє їм витримувати пориви вітру. Основна частина первинної кори утворена хлоренхімою і паренхімою. Тут можуть розвиватись повітроносні порожнини і вмістища виділень. Клітини внутрішнього шару первинної кори – ендодерми зазвичай містять крохмальні зерна (крохмаленосна піхва). Центральний циліндр цієї групи рослин складається з перициклу (виявляється не завжди у трав'янистих рослин) та провідної системи. Серцевина паренхімна, часто руйнується, а на її місці утворюється повітроносна порожнина.



**Рис. 9.3. Схема формування стебел дводольних рослин (типи будови):**

а – закладання прокамбію суцільним кільцем (непучковий тип), б – закладання прокамбію у вигляді пучків

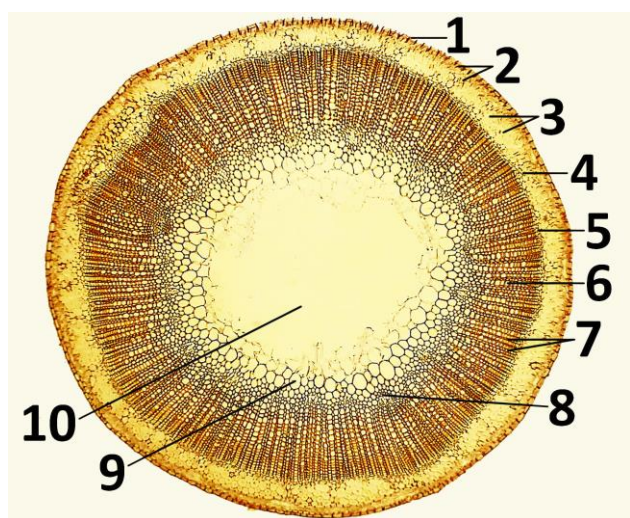
Вторинні зміни у стеблах трав'янистих рослин, які з'являються з початком іонування камбіального кільця, призводять до потовщення стебла і формування зовнішнього, непучкового або перехідного типів будови стели.

Прикладом *непучкової* будови стебла може бути *льон*, провідна система якого завлена майже суцільним кільцевим масивом вторинної флоєми і вторинної ксилеми, утворених суцільним кільцем камбію (рис. 9.4). Під епідермою розташована тонка кора, яка розвинена слабко, може фотосинтезувати. Первинна кора закінчується зовнішнім шаром – ендодермою або крохмаленосною піхвою.

Зовнішніми елементами центрального циліндра є пучки волокон механічної  
ти – склеренхіми (нездерев'янілої), які називають луб'яними волокнами, оскільки  
розміщені у первинній флоемі. Льон утворює тільки первинні луб'яні волокна, на  
у від коноплі, яка має як первинні, так і вторинні луб'яні волокна. Первинні луб'яні  
на льону і коноплі не лише міцні, а й пластичні, тому служать сировиною для  
льняної промисловості.

Між пучками луб'яних волокон розташована паренхіма серцевинних променів. За ками первинної флоєми, ближче до центру стебла суцільною кільцевою зоною знаходиться вторинна флоєма, яка складається з ситовидних трубок і клітин-супутниць та паренхімних клітин.

Глибше кільцем розташований камбій, який представлений двома-трьома рядами. Він відкладає значно більше елементів вторинної ксилеми, тому на поперечному зрізі ксилема виділяється великим масивом, який пронизаний вузькими серцевидними порами. У глибших шарах ксилеми, прилеглих до перимедулярної зони серцевини, зустрічаються клітини первинної ксилеми. Власне серцевина складається з великих паренхімних клітин, де можуть відкладатися запасні поживні речовини.



**Рис. 9.4. Нижня частина стебла льону (*Linum* sp.) на поперечному зрізі:**

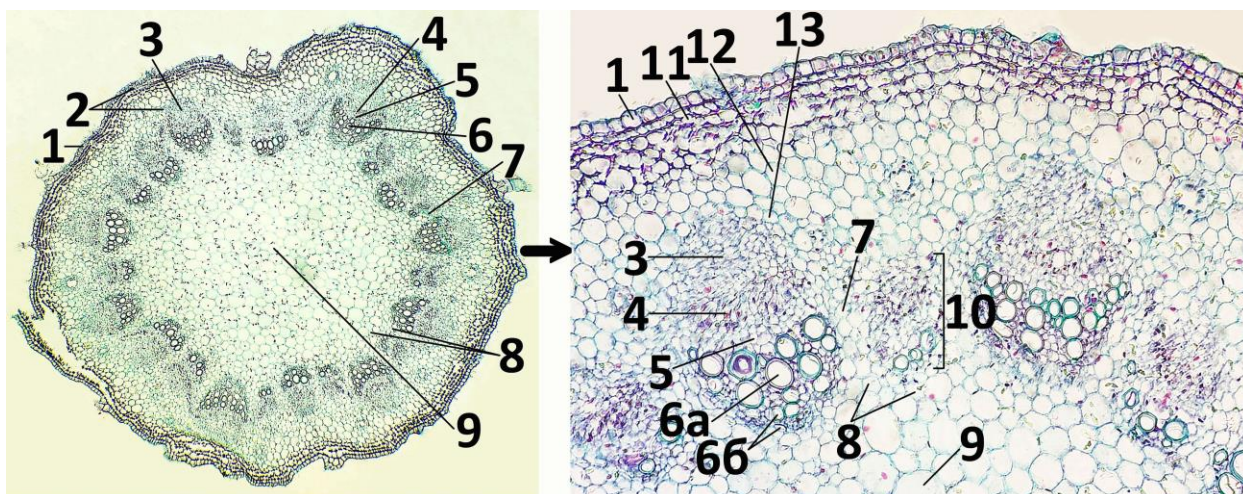
- 1 – епідерма
- 2 – первинна кора
- 3 – луб'яні волокна
- 4 – флоема
- 5 – камбій
- 6 – вторинна ксилема
- 7 – серцевинні промені
- 8 – первинна ксилема
- 9 – серцевина
- 10 – центральна порожнина

*Оригінальне мікрофото.*

**Перехідна** будова стібла яскраво виражена у **соняшника**, де пучковий камбій кує флоему і ксилему, а між пучками з паренхіми первинних серцевинних променів є міжпучковий камбій (рис. 9.5). Тобто відповідні клітини міжпучкової паренхіми набувають меристематичного характеру.

За рахунок міжпучкового камбію відкладається паренхіма вторинного походження, формуються невеликі додаткові провідні пучки. Об'єднуючись, пучковий і члунковий камбій утворюють суцільне камбіальне кільце. У результаті цього починає формуватися майже кільцевий шар провідних елементів – вторинної флоєми до периферії та вторинної ксилеми до центру. Таким чином, у нижній частині стебла при вторинній деревині великі і невеликі додаткові провідні пучки зливаються у суцільне кільце.



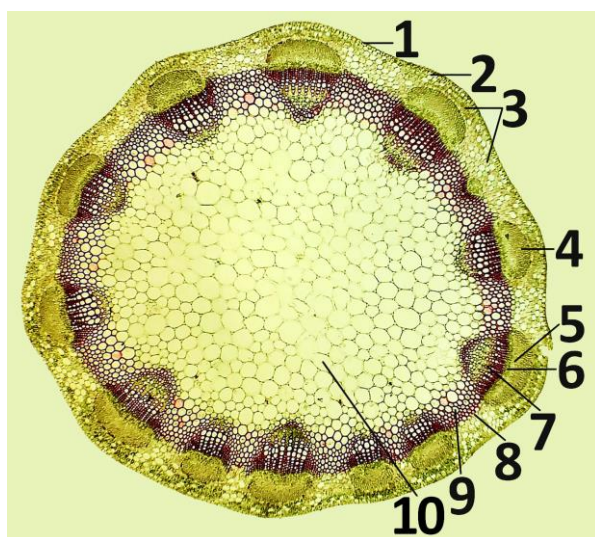


**Рис. 9.5. Стебло соняшника однорічного (*Helianthus annuus*) (зліва) та його фрагмент із відкритими колатеральними провідними пучками (великими та невеликими – додатковими) (справа) на поперечному зрізі:**

1 – епідерма, 2 – первинна кора, 3 – склеренхіма, 4 – флоема, 5 – пучковий камбій, 6 – ксилема (6а – вторинна ксилема, 6б – первинна ксилема), 7 – міжпучковий камбій, 8 – серцевинні промені, 9 – паренхіма серцевини, 10 – додатковий провідний пучок, 11 – коленхіма, 12 – паренхіма кори, 13 – ендодерма (крохмаленосна піхва)

Оригінальні мікрофото.

Типовим прикладом **пучкової** будови стебла трав'янистих рослин є **конюшина повзуча** (рис. 9.6). Під первинною корою розміщується прошарок луб'яних волокон, часто у вигляді окремих тяжів над провідними пучками. Основними елементами центральної частини стебла є відкриті провідні пучки і добре розвинуті між пучками широкі серцевинні промені паренхіми з великими клітинами. Ці промені у вигляді радіальних відносно широких прошарків між пучками утворює міжпучковий камбій. Саме тому індивідуальні провідні пучки не можуть зблизитись і залишаються розмежованими упродовж усього онтогенезу рослини.



**Рис. 9.6. Стебло конюшини повзучої (*Trifolium repens* L.) на поперечному зрізі:**

1 – епідерма  
2 – первинна кора  
3 – луб'яні волокна  
4 – склеренхіма  
5 – флоема  
6 – пучковий камбій  
7 – ксилема  
8 – міжпучковий камбій  
9 – склерифікована паренхіма серцевинних променів  
10 – паренхіма серцевини

Оригінальне мікрофото.

Анатомічна будова стебла залежить від екологічних факторів. Чим більша площа живлення і освітлення, тим більше бічних розгалужень стебла, за рахунок яких і збільшується кількість провідних пучків у центральному циліндрі. За таких умов активізується формування вторинної дерев'янистої структури стебла. Саме тому при вирощуванні деяких сільськогосподарських рослин можна свідомо керувати розвитком їхньої вторинної будови. Так, збільшення густоти посіву луб'яних культур (льону,



конопель) зберігає первинну будову стебел, при якій утворюються більш цінні первинні луб'яні волокна, а не вторинні, меншого розміру і гіршої якості. У зріджених посівах у соняшника розгалужене стебло дає багато дрібних кошиків за рахунок зменшення основного кошика, що негативно впливає на одержання цінної продукції.

## ХІД РОБОТИ

### 1. Вивчити анатомічну будову стебла льону звичайного (*Linum usitatissimum*) (рис. 7.7, 9.4).

Зробіть кілька тонких поперечних зрізів стебла льону. Одну частину зрізів обробляють хлор-цинк-йодом, іншу – флороглюцином і хлоридною кислотою. При обробці розчином хлор-цинк-йоду луб'яні волокна дають позитивну реакцію на целюлозу, оскільки зафарбовуються в синьо-фіолетовий колір. Флороглюцин і хлоридна кислота взаємодіють із здерев'янілими елементами (ксилемою), надаючи їм червоного кольору.

При великому збільшенні помітно, що стебло вкрите гладкою епідермою і має добре виражену кутикулу з тонким восковим нальотом. Де-не-де спостерігаються продихи. Глибше розташована первинна кора, яка складається з декількох (двох-восьми) шарів корової паренхіми, клітини якої мають округлу чи неправильну форму, часто стиснуті в радіальному напрямі, містять хлорофільні зерна. Первинна кора закінчується ендодермою або крохмаленосною піхвою, клітини якої витягнуті в тангентальному напрямі, містять овальні або округлі прості зерна крохмалю.

Центральний циліндр починається з пучків товстостінних луб'яних волокон, які є невід'ємною частиною первинної флоєми провідного пучка та розділені паренхімою серцевинних променів. За пучками волокон суцільним кільцем розміщені живі паренхімні клітини з тонкими оболонками і ситовидні трубки з клітинами-супутниками.

Далі до центру розміщений камбій, за ним вторинна ксилема, яка утворена розташованими у радіальні ряди трахей і місцями в цьому ж напрямі пронизується вузькими серцевинними променями. Переважаючим елементом у ксилемі є трахеї з облямованими порами, також досить добре представлена механічна тканина – лібриформ. Клітини серцевинних променів дрібні і на поперечному зрізі відрізняються від лібриформу тільки за характером пор (прості пори). Ближче до центру від вторинної ксилеми розміщена первинна ксилема, пучки якої розташовані в правильне коло і віддалені один від одного паренхімою. Первинна ксилема межує з серцевиною, яка кількома рядами клітин оточує центральну порожнину, що виникає в результаті часткового руйнування клітин серцевини.

**Зарисувати** поперечний зріз стебла льону, зазначити епідерму, паренхіму первинної кори, ендодерму, луб'яні волокна, первинну флоему, вторинну флоему (ситовидні трубки і клітини-супутниці), камбій, вторинну ксилему, первинну ксилему, серцевинні промені, серцевину, центральну порожнину.

### 2. Вивчити анатомічну будову стебла соняшника однорічного (*Helianthus annuus*) (рис. 9.5).

Виготовіть тонкі поперечні зрізи молодого стебла соняшника, витриманого в спирті і зафарбуйте одну частину зрізів розчином Люголя, іншу – флороглюцином і хлоридною кислотою. Йод забарвлює клітини, що містять крохмаль (клітини ендодерми та ін.). Флороглюцин і хлоридна кислота взаємодіють із здерев'янілими елементами (склеренхімою, ксилемою) надаючи їм червоного кольору.

При великому збільшенні помітно, що стебло вкрите одношаровою епідермою, на зовнішніх оболонках якої тонкою золотистою плівкою розташована кутикула. На окремих ділянках можна побачити багатоклітинні жорсткі волоски з загостреними кінцями. Місцями в епідермі видно продихи. Під епідермою розміщена первинна кора, до складу якої входять: коленхіма, яка виконує не лише механічну функцію, а й виступає в ролі хлоренхіми та безпосередньо примикає до епідерми; паренхіма, серед якої виділяють

жовтуваті смоляні ходи; ендодерма (крохмаленосна піхва), клітини якої заповнені крохмальними зернами.

Всередину від первинної кори розташований центральний циліндр, який починається перициклічною зоною. В останній із перициклу формуються ділянки склеренхіми, утвореної багатокутними, щільно зімкнутими прозенхімними клітинами з рівномірно потовщеними оболонками, що чергується по колу з тонкостінною паренхімою. Глибше розташована флоема відкритого колатерального провідного пучка, у якій добре помітні ситовидні трубки, клітини-супутники та паренхіма. Флоему з ксилемою розмежовує пучковий камбій. За камбієм розташована вторинна ксилема, що складається з різних трахей, серед яких переважають пористі трахеї великого розміру. Вторинна ксилема прилягає до первинної ксилеми, яку складають трахеїди, паренхіма та трахеї – кільчасті і спіральні. До центру провідні пучки межують із серцевиною. Від серцевини до периферії між сусідніми провідними пучками проходять серцевинні промені. На рівні пучкового камбію проглядається також міжпучковий камбій, що перетинає паренхіму серцевинних променів та відкладає невеликі – додаткові провідні пучки. Згодом ділянки міжпучкового камбію зростаються з пучковим і утворюють суцільне кільце камбію, який відкладає суцільні кільцеві шари ксилеми і флоеми, формуючи непучковий тип будови стебла. Отже, анатомічна будова стебла соняшника є перехідним типом будови від пучкового до непучкового.

**Зарисувати** поперечний зріз стебла соняшника, зазначити епідерму, коленхіму, паренхіму первинної кори, ендодерму, склеренхіму, флоему (ситовидні трубки і клітини-супутники), пучковий камбій, міжпучковий камбій, вторинну ксилему, первинну ксилему, серцевинні промені, серцевину.

## **Заняття № 10. Лабораторна робота: АНАТОМІЧНА БУДОВА СТЕБЕЛ ДЕРЕВНИХ ДВОДОЛЬНИХ ТА ХВОЙНИХ РОСЛИН**

**МЕТА:** вивчити анатомічну будову стебел деревних дводольних та хвойних рослин.

**ЗАВДАННЯ:** навчитись розпізнавати анатомічну будову стебел деревних дводольних та хвойних рослин на мікропрепаратах.

**ОБЛАДНАННЯ:** світлові мікроскопи, чашки Петрі, предметні й покривні скельця, препарувальні голки, пінцети, скляні палички, ножиці, леза бритви, піпетки.

### **МАТЕРІАЛИ І РЕАГЕНТИ:**

- стебла липи серцелистої (*Tilia cordata* Mill.) та сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.);

- фільтрувальний папір, дистильована вода, серцевина стебла бузини, 95%-ний етиловий спирт, гліцерол, розчин флороглюцину і хлоридної кислоти.

### **Будова стебла деревних дводольних рослин.**

Стебло деревних рослин утримує велику масу гілок та листків, забезпечуючи ефективний висхідний, низхідний, радіальний транспорт речовин між ними. Тому у деревних рослин майже всі тканини дерев'яніють, інтенсивно розвиваються провідні і механічні тканини, здерев'янілі елементи яких концентруються в центральній частині стебла. Диференціація вторинних меристем у них розпочинається на ранніх стадіях розвитку, тому перехід до вторинної будови стебла відбувається дуже швидко (рис. 10.1).

**Епідерма** функціонує недовго і замінюється **перидермою**, яка у деяких рослин зберігається упродовж усього життя (бук, осика), в інших із часом замінюється **кіркою** (дуб, береза, в'яз).

Під покривною тканиною розташована **первинна кора**, що залишилась від первинної будови стебла, якщо вона не встигла відшаруватись і відлущитись із

периферичними шарами перидерми і кірки. Первинна кора, яка утворюється в результаті диференціації клітин апікальної, тобто первинної, меристеми, складається з основної паренхіми. Зовнішні шари її клітин, в тому числі клітини фелодерми, часто містять хлоропласти. Іноді при потовщенні оболонки ці клітини перетворюються в коленхіму. У клітинах внутрішніх шарів кори нагромаджуються запасні поживні речовини. Закінчується первинна кора ендодермою, яка у деревних рослин виражена слабо і майже не відрізняється від паренхіми.

**Центральний циліндр** починається з **перициклу** або його похідних – склеренхімних волокон перициклічного походження, які розміщені відокремленими пучками або суцільним кільцем. У деяких порід ці волокна відсутні (липа).

**Вторинна флоема (луб)** утворюється камбієм ендархно (від центру до периферії – відцентрово). Елементи вторинної флоеми на відміну від первинної трохи більші за розмірами. У міру росту та збільшення маси вторинної флоеми елементи первинної флоеми сплющуються та зникають. Проте на поперечних зрізах пагонів і молодих гілок залишки первинної флоеми (утвореної ще прокамбієм) помітні на периферії вторинної флоеми у вигляді смужки щільно зімкнутих клітин.

Вторинна флоема – комплексна тканина, яка складається з тканин трьох типів: провідних, механічних і основних (паренхімних). Тканини лубу неоднорідні і їх умовно поділяють на *м'який луб*, що включає ситовидні трубки, клітини-супутники і тонкостінні клітини паренхіми і *твердий луб*, який включає тільки луб'яні волокна і склереїди.

Провідна тканина представлена ситовидними трубками і клітинами-супутниками. Клітини ситовидних трубок живі, з тонкими целюлозними оболонками. Ситовидні трубки тягнуться по всій довжині осі рослини групами або поодинокі. Функціонують вони не довго (один-три роки), інколи навіть раніше закупаються мозолистим тілом. Клітини-супутники живі, оболонки їхніх клітин тонші, ніж у ситовидних трубок. Функція провідних елементів – пересування пластичних речовин від листків до коренів.

Механічні тканини становлять арматуру лубу та представлені склеренхімними волокнами, які в цій частині стебла називаються луб'яними. Луб'яні волокна складаються з прозенхімних клітин веретеноподібної форми різної довжини. Їхні оболонки сильно потовщені, на них добре помітна шаруватість. Іноді в лубі присутні кам'янисті клітини – склереїди. Це окремі клітини або групові комплекси, які утворюються з паренхіми шляхом посиленої лігніфікації клітинних оболонок (береза, дуб, граб, ялина та ін.).

Основна тканина представлена луб'яною (флоемною) паренхімою та серцевинними променями. Луб'яна паренхіма – пухка тканина, з великою кількістю міжклітинників. Оболонки її клітин залишаються целюлозними, а вміст багатий не тільки запасними поживними речовинами – крохмалем, олією та ін., але й багатьма розчинними сполуками – цукрами, органічними кислотами та ін. У клітинах луб'яної паренхіми можуть знаходитись продукти виділень – різні алкалоїди, глюкозиди, дубильні речовини та ін. Іноді в ній утворюються кристали кальцій савлевокислого.

Луб'яні серцевинні промені розташовані зовні від кільця камбію. Отже, камбій розділяє повний промінь на луб'яну (флоемну) і деревну (ксилемну) його частини. У деревній частині промінь одно- або дворядний, у напрямку до первинної кори незначно розширюється і закінчується там, де є сочевичка, тому за допомогою лубодеревних променів здійснюється аерація глибоких шарів деревини. Іноді луб'яні серцевинні промені в зовнішній частині сильно розширені внаслідок розтягу периферичної частини стовбура при його потовщенні.

У деяких деревних рослин у корі містяться молочники (бруслина європейська, фікус каучуконосний, смоковниця звичайна).

Під тиском деревини, що розростається, луб зазнає деформації в двох напрямках:

- здавлюється в радіальному напрямку, через що відбувається швидка втрата провідної функції ситовидними трубками і їх сплющування (облітерація), тому функціонуюча зона у вторинній флоемі невелика (1 мм). Разом із цим відбувається

склерифікація клітин луб'яної паренхіми, що надає міцності вторинній флоемі і допомагає витримувати здавлювання;

- розтягується по колу, через що відбувається розростання живих паренхімних клітин (серцевинних променів) у тангентальному напрямі для уникнення розривів.

Луб бере участь у формуванні кірки, оскільки нові перидерми закладаються спочатку в первинній корі, а потім і у лубі.

**Камбіальна зона** розташована між вторинною флоемою і вторинною ксилемою. Камбій продукує в три-п'ять разів більше елементів вторинної ксилеми, ніж вторинної флоеми, тому деревина займає більший об'єм у стовбурі.

**Вторинна ксилема (деревина)** складається з тканин трьох типів: провідних, механічних і основних. Загальною особливістю цих елементів ксилеми є здерев'яніння клітинних оболонок, яке у більшості випадків поширюється і на паренхімні клітини.

Провідна тканина складається з трахей і трахеїд, проте основну масу складають трахеї. Трахеї широкопорожнинні, мертві, тому добре пристосовані до проведення води з розчиненими в ній мінеральними речовинами. Трахеїди зберігаються в деревині липи, клену, винограду.

Механічна тканина складається зі склеренхіми (деревних волокон або лібриформу). Клітини її прозенхімні, довгі, щільно прилягають одна до одної. Оболонки клітин дуже потовщені і здерев'янілі. Лібриформ, який складає основну масу деревини, виконує механічну роль, надаючи міцності стеблу та протидіючи тиску ваги крони.

Основна тканина представлена деревною (ксилемною) паренхімою, замінюючими волокнами та серцевинними променями. Вона функціонує переважно як запасуюча тканина.

Деревна паренхіма у вторинній ксилемі залежно від виду рослини може рівномірно розподілятися в масі інших елементів (дифузна) або утворювати паренхімні обкладки трахей і трахеїд (вазіцентрична). Клітини її живі, оболонки їхні слабо потовщені. У клітинах деревної паренхіми відкладаються запасні поживні речовини (крохмаль, олії).

Замінюючі волокна є дуже видовженими дерев'яніючими клітинами, які виникають із камбію, без появи в них поперечних перетинок (липа, береза, верба). Функція їх запасуюча, як і у клітин деревної паренхіми.

Деревні серцевинні промені складаються з великих прямокутних паренхімних клітин, частково живих. Оболонки цих клітин дерев'яніють. Кількість серцевинних променів може бути значною.

За походженням серцевинні промені бувають:

- первинні – довгі, починаються від серцевини і закінчуються в первинній корі, дво- чи багаторядні;

- вторинні – короткі, починаються у вторинній ксилемі (від якого-небудь річного кільця) і закінчуються у вторинній флоемі, зазвичай однорядні чи вузькі.

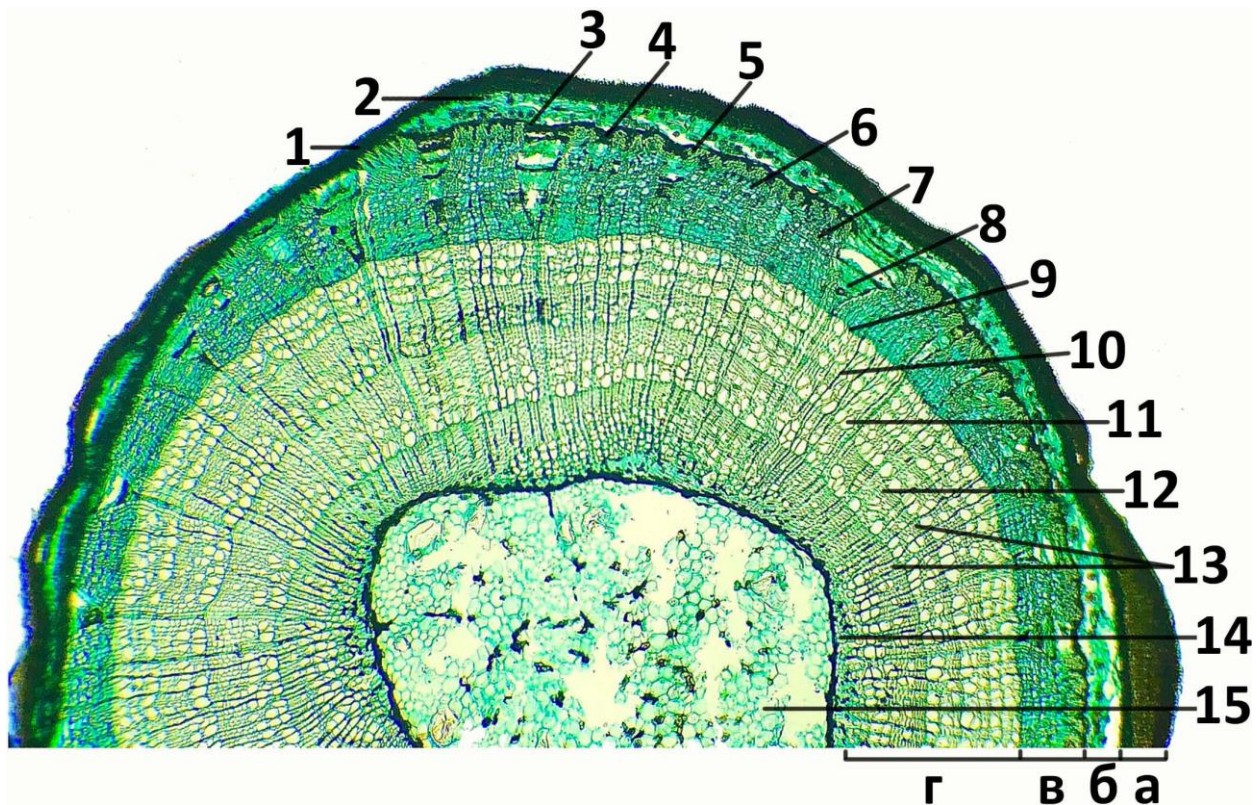
Паренхіма серцевинних променів виконує як запасуючу функцію, так і бере участь у транспорті речовин у горизонтальному напрямі. При цьому в клітинах серцевинних променів відкладаються запасні поживні речовини, переважно крохмаль. При похолоданні крохмаль зазвичай перетворюється у олії. До весни олії і крохмаль перетворюються в цукри, розчини яких по трахеях і частково по міжклітинниках прямують до бруньок і листків, які починають свій розвиток навесні після періоду спокою. Цей процес знаменує початок сокоруху у дерев.

По серцевинних променях також відбувається рух мінеральних речовин та води з деревини в луб.

**Первинна ксилема** складається, в основному, з кільчастих і спіральних судин, відтиснута до центру стебла та спостерігається у невеликій кількості навколо серцевини. Із розвитком вторинної ксилеми судини первинної ксилеми облітеруються і з часом зникають.



**Серцевина** представлена живими тонкостінними паренхімними клітинами, у яких накопичуються запасні поживні речовини. Її периферична частина (перимедулярна зона) складається з більш дрібних і товстостінних клітин із зернами крохмалю.



**Рис. 10.1. Гілка липи серцелистої (*Tilia cordata*) на поперечному зрізі:**

а – покривна тканина, б – первинна кора, в – вторинна флоема (луб), г – вторинна ксилема (деревина)  
 1 – перидерма, 2 – паренхімні клітини первинної кори з кристалами кальцій щавлевокислого, 3 – ендодерма, 4 – паренхіма перициклу, 5 – первинна флоема, 6 – м'який луб (ситовидні трубки з клітинами-супутниками і луб'яна паренхіма), 7 – твердий луб (луб'яні волокна), 8 – первинний серцевинний промінь, 9 – камбій, 10 – вторинний серцевинний промінь, 11 – весняна ксилема, 12 – осіння ксилема, 13 – річні кільця, 14 – первинна ксилема, 15 – паренхіма серцевини  
 Оригінальне мікрофото.

**Річні кільця.** У помірних широтах функціональна активність камбію періодична. Найбільш сприятливий період для посиленої діяльності камбію – весняний. Рано навесні з розвитком листків і бруньок камбій починає функціонувати, формуючи так звану *весняну ксилему*, яка утворена широкопорожнинними трахеями і деревною паренхімою. Уже у другій половині літа, під осінь камбій сповільнює і врешті припиняє свою діяльність, утворюючи при цьому вузькопорожнинні елементи – замінюючі волокна та лібриформ (*осіння ксилема*), клітини якої дрібніші, більш товстостінні, не провідні, а механічні та запасуючі. Кільце деревини, утворене за один вегетаційний період – весняними широкопорожнинними і осінніми вузькопорожнинними елементами, називається **річним кільцем**. На зиму в помірних широтах діяльність камбію припиняється. Навесні під впливом листків, які розвиваються, камбій знову починає відкладати широкопорожнинні трахеї, які наростають за шаром торішніх товстостінних вузьких елементів. Внаслідок цього утворюється добре помітна межа між осінньою та весняною деревиною, яка відокремлює річне кільце першого року від кільця деревини другого року (рис. 10.1, 10.2).

За кількістю утворених кілець можна порахувати вік дерева, а за товщиною кілець, діаметром трахей визначити, наскільки сприятливими були умови росту й розвитку рослини. У сприятливі роки утворюються широкі кільця, у посушливі – значно вужчі. Однак не завжди кожне кільце відповідає одному року. Бувають роки, коли річні кільця

подвоюються або зовсім випадають. Наприклад, при двократному олисненні крони (внаслідок об'їдання листків шкідниками) за один рік утворюються два річні кільця. Критична нестача поживних речовин або сильні посухи можуть призвести до випадання річного кільця.

Найстаріші річні кільця розміщені в центрі стебла. Із роками переніс води, поживних речовин і кисню у внутрішні частини деревини утруднюється. Утруднюється й обмін речовин в живій паренхімі внутрішніх шарів деревини (найдовше залишається живою паренхіма серцевинних променів). У результаті в трахеях внутрішніх шарів відбувається тилоутворення. Порожнини трахей закупорюються виростами протопластів найближчих паренхімних клітин, наповнюються різними консервуючими речовинами і шар за шаром просочуються смолами, ефірними оліями, камедями, дубильними та іншими речовинами. Процес закінчується консервацією шару, у його клітинах майже припиняються обмінні реакції, характерні для живої цитоплазми. Унаслідок накопичення в цих клітинах різних речовин і їхнього окислення шар набуває певного забарвлення, притаманного для цієї породи (у барбарису і бруслини жовтого кольору, у дуба – бурого, у кипарисів і модрина – червоного, у вишні – темно-коричневого). Із плином часу кількість кілець, які піддаються тилоутворенню, зростає, центр деревини – його найстаріша частина – виділяється забарвленням. Ця частина деревини називається **ядром**, а відносно молода, світліша частина деревини, що оточує ядро та виконує провідну функцію – **заболонь** (рис. 10.2). Нові клітини заболоні весь час нарастають за рахунок камбію, а старі відмирають і поповнюють ядро. Отже, ядро буде наростати, а товщина шару заболоні буде майже постійною.

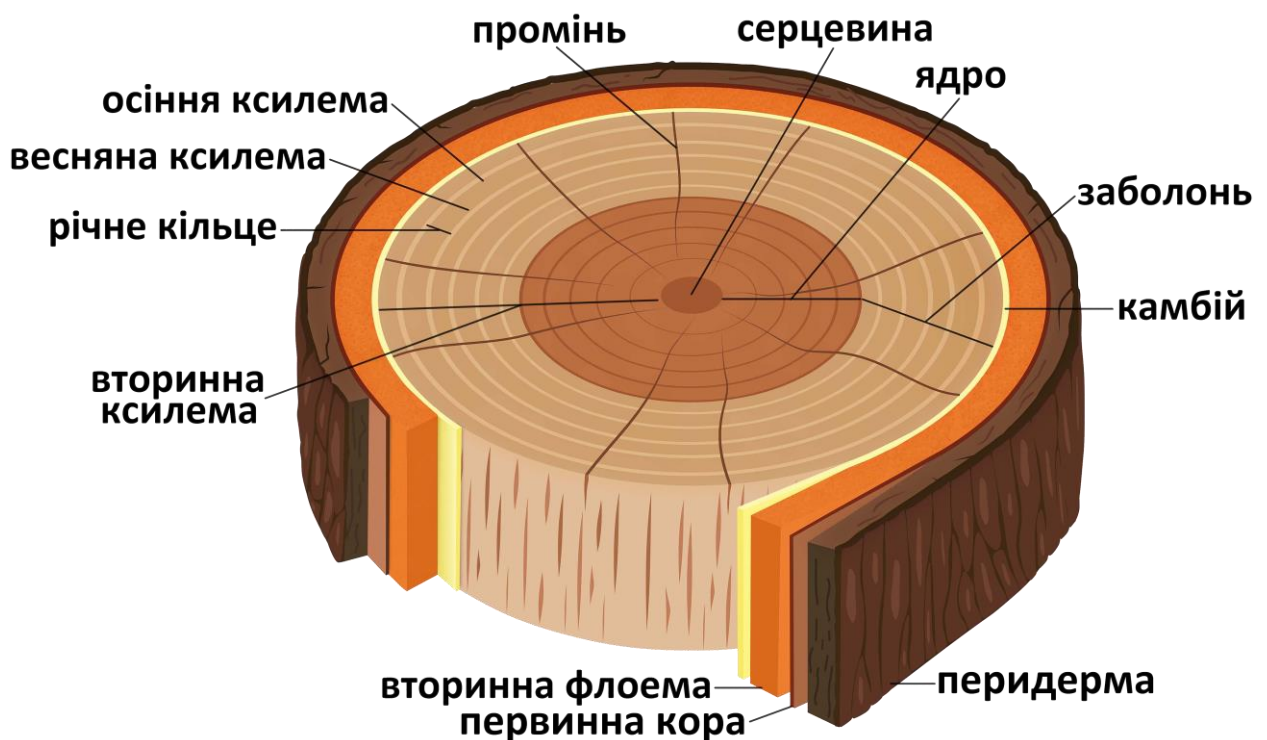


Рис. 10.2. Стовбур дерева на поперечному зрізі.

Деревні види, стовбури яких мають ядро, називаються *ядровими*. У липи та ялини мертва деревина майже не відрізняється від живої. Мертву центральну частину деревини, яка немає забарвлення, називають *спілою деревиною*. Залежно від цього розрізняють дерева, які мають заболонь, спілу деревину та ядро (ясен, крушина, бруслина, в'яз), та інші дерева, які мають лише заболонь та ядро (дуб, сосна, горіх грецький, вишня, яблуня, клен татарський та ін.), і нарешті дерева, що не мають ядра, а лише заболонь та спілу деревину (бук, липа, ялина, клен польовий та ін.).

Ядро дерева стійке проти шкідників і характеризується високими технічними властивостями, оскільки шари заболоні, що переходять в ядро, утворюють протигнільні речовини. У хвойних порід у серцевинних променях утворюється смола, яка збагачує ядро. В інших порід дерева ядро просякнута дубильними речовинами, що відіграють роль антисептиків.

У більшості рослин ядро дерева має високу твердість. Однак є рослини, у яких стара деревина з віком стає м'якою і швидко руйнується грибами, внаслідок чого утворюються дупла (тополя, верба).

### **Будова стебел хвойних.**

Будова стебла у хвойних і деревних дводольних подібна. При первинній будові стебло має відокремлені провідні пучки, розділені вузькими міжпучковими зонами. У результаті роботи камбію (пучкового і міжпучкового) вже впродовж першого року життя формується суцільна будова стебла: циліндр з вторинної ксилеми до середини стебла і циліндр з вторинної флоєми назовні (рис. 10.3).

При вторинній будові стебло хвойних вкрите спочатку *перидермою*, яка за кілька років замінюється *кіркою*. *Первинна кора*, як залишок первинних тканин, складається з паренхіми, клітини якої в молодих гілках містять хлоропласти. Механічна тканина в первинній корі, як правило, відсутня. У первинній корі багатьох хвойних (ялини, ялиці) утворюються смоляні ходи.

**Вторинна флоєма (луб)** складається з тканин трьох типів примітивної будови: провідних, механічних і основних (паренхімних).

Провідна тканина представлена ситовидними клітинами, які з'єднані між собою уздовж по осі органа за допомогою косих перетинків. Таким чином, ситовидні клітини на поздовжніх зрізах формують правильні ряди. Поздовжні та поперечні оболонки цих клітин містять дрібні численні ситовидні поля. Ситовидні клітини функціонують близько одного року, потім закупорюються калюсом і облітерують. Ситовидні клітини закладаються під кінець вегетації, в зимовий період призупиняють свій розвиток, а з початком вегетації (навесні) закінчують формування. Вони однотипні, тому у лубі не помітні річні кільця. Клітини-супутниці відсутні, їх функцію виконують клітини Страсбургера.

У деяких хвойних (кипарис, яловець) луб'яні волокна наявні. У сосни вони не утворюються.

Основна тканина представлена луб'яною (флоємною) паренхімою та серцевинними променями. Луб'яна паренхіма розташовується між ситовидними трубками та виконує запасуючу функцію.

Луб'яні серцевинні промені складаються із двох типів клітин: живих паренхімних із запасними речовинами, розташованих у центральній частині та крайових клітин (клітин Страсбургера), які стикаються з ситовидними трубками. Ці клітини, як вважають, виконують таку ж функцію, що і клітини-супутники, тобто сприяють проходженню речовин по провідних тканинах. Луб'яні промені у лубі розташовані в радіальному напрямку і є продовженням деревних променів.

**Камбіальна зона** розташована між вторинною флоємною і вторинною ксилемою.

**Вторинна ксилема (дерева)** складається з тканин двох типів примітивної будови: провідних і основних (паренхімних).

Провідна тканина складається з трахеїд із великою кількістю облямованих пор. Трахеїди, утворені камбієм упродовж року, розрізняються між собою за будовою та функціями. Трахеїди, які утворились у більш сприятливих умовах, тобто навесні і в ранньолітній період, мають більшу порожнину клітини, незначне потовщення оболонок, облямовані пори, тому функція їх транспортна. У деревині, утвореній камбієм під кінець вегетації, трахеїди розростаються незначно, тому порожнини їхніх клітин малі, оболонки потовщені, пори щілиновидні малочисельні. Тому трахеїди нагадують механічну тканину



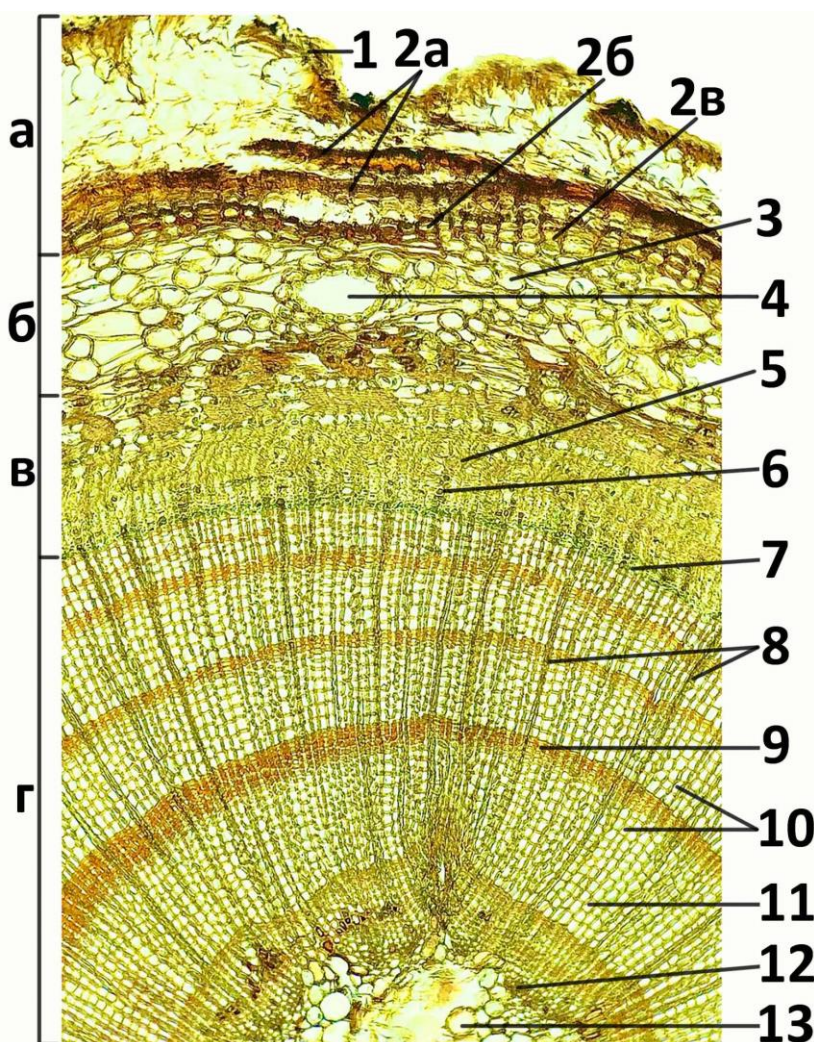
і називаються волокнистими трахеїдами, які виконують механічну функцію. Оскільки весняні трахеїди відрізняються від осінніх, то в деревині голонасінних добре помітні так звані річні кільця.

Механічна тканина – лібриформ – у деревині хвойних, як правило, відсутня.

Основна тканина представлена деревною (ксилемною) паренхімою та серцевинними променями. Вона функціонує переважно як запасуюча тканина.

Деревна паренхіма утворює одноклітинні вертикальні ряди вздовж трахеїд (кипарис, модрина). У сосни вона майже відсутня.

Деревні серцевинні промені складаються з двох типів клітин – середніх та крайових. Середні клітини променя – живі паренхімні, з великою кількістю крохмалю та незначним здерев'янінням клітинних оболонок. Середні клітини променя оточені крайовими з обох боків. Крайові клітини зазнають здерев'яніння клітинних оболонок, що призводить до втрати ними живого вмісту. Деревні серцевинні промені приєднуються та контактують через пори з трахеїдами деревини. Функція цих променів полягає в проведенні води з розчиненими мінеральними речовинами з трахеїд деревини у радіальному напрямку та органічних речовин із лубу в деревину. В ялини деревні промені одноманітної будови та складаються тільки з паренхімних клітин.



**Рис. 10.3. Гілка сосни звичайної (*Pinus sylvestris*) на поперечному зрізі:**

- а – покривна тканина
- б – первинна кора
- в – вторинна флоєма (луб)
- г – вторинна ксилема (деревина)
- 1 – залишки епідерми
- 2 – перидерма (2а – корок (фелема), 2б – корковий камбій (фелоген), 2в – фелодерма)
- 3 – паренхіма первинної кори
- 4 – смоляний хід
- 5 – луб'яна паренхіма
- 6 – ситовидні трубки
- 7 – камбіальна зона
- 8 – серцевинні промені
- 9 – осінні трахеїди
- 10 – річні кільця
- 11 – весняні трахеїди
- 12 – первинна ксилема
- 13 – серцевина

Оригінальне мікрофото.

У деревних серцевинних променях часто накопичується смола, при цьому промінь розростається, стає багатоклітинним і перетворюється в горизонтальний смоляний хід. Горизонтальні смоляні ходи серцевинних променів з'єднуються з вертикальними смоляними ходами деревини, утворюючи зв'язану систему заповнених смолою ходів.



На межі вторинної ксилеми і серцевини, між первинними серцевинними променями, розташовані ділянки *первинної ксилеми*, яка складається з трахеїд зі спіральними потовщеннями.

*Серцевина*, яка розташована в центрі стебла, складається з великих, живих паренхімних клітин.

## ХІД РОБОТИ

### 1. Вивчити анатомічну будову поперечного зрізу стебла липи серцелистої (*Tilia cordata*) (рис. 10.1).

Зробіть кілька поперечних зрізів через трьох-, чотирьохрічну гілку липи, обробіть флороглюцином і хлоридною кислотою, які зафарбують всі здерев'янілі елементи у червоний колір. При малому збільшенні помітно, що стебло вкрите перидермою. У молодих гілок перидерма ззовні вкрита клітинами епідерми.

Під перидермою знаходиться первинна кора, яка складається з коленхіми і паренхіми, клітини якої виконують запасачу функцію і можуть брати участь у фотосинтезі, оскільки містять хлоропласти (їх помітно на свіжому матеріалі). У клітинах внутрішніх шарів паренхіми (особливо в ендодермі) нагромаджуються крохмальні зерна і друзи кальцій щавлевокислого.

Периферична частина центрального циліндра, що межує з первинною корою, представлена групами здерев'янілих товстостінних клітин, розділених паренхімою. Ці здерев'янілі механічні елементи – первинні луб'яні волокна – все, що залишилось від первинної флоєми. Глибше розташована вторинна флоєма (луб), утворена ділянками луб'яних волокон (твердий луб), які чергуються з ситовидними трубками з клітинами-супутниками і клітинами луб'яної паренхіми (м'який луб). Ці ділянки за своєю зовнішньою формою нагадують трапеції, між якими проходять первинні серцевинні промені. Ці промені виходять із масиву деревини і пронизують луб у радіальному напрямі, віяловидно розширюючись. Вторинні серцевинні промені в лубі, як правило, не розширюються і мають меншу протяжність у радіальному напрямі.

Камбіальна зона, утворена кількома рядами тонкостінних прямокутних живих клітин, відділяє луб від деревини.

Вторинна ксилема (деревина) липи дуже м'яка і складається, в основному, із великих пористих трахей і менших за діаметром трахеїд; деревних волокон (лібриформу) мало. Паренхімні клітини деревини, як і клітини серцевинних променів, містять крохмаль, який добре проглядається при обробці зрізу розчином Люголю.

На трьох-, чотирьохрічній гілці липи добре видно річні кільця, які розділяють деревину на концентричні шари. Елементи, які утворюються восени, більш дрібні і мають потовщені оболонки; елементи, які утворюються весною, складаються з широких і тонкостінних трахей. Ширина річних кілець на зрізі не завжди однакова, в сприятливіші роки утворюються широкі кільця, в менш сприятливі – вони значно вужчі.

Внутрішня частина деревини представлена первинною ксилемою, яка помітна у вигляді окремих ділянок, розмежованих серцевинними променями.

Серцевина утворена великими паренхімними тонкостінними багатокутними клітинами. У ній містяться порожнини, що є вмістищами камеді. Периферична частина серцевини – перимедулярна зона, утворена смугою клітин із потовщеними клітинними оболонками.

*Зарисувати* поперечний зріз гілки липи, зазначити залишки епідерми, перидерму, первинну кору, паренхімні клітини з кристалами кальцій щавлевокислого, первинну флоєму, вторинну флоєму (луб) – твердий та м'який луб, камбій, вторинну ксилему (деревину), весняну ксилему (широкопорожнинні трахеї деревини та деревну паренхіму), осінню ксилему (лібриформ), річні кільця, залишки первинної ксилеми, первинний серцевинний промінь, вторинний серцевинний промінь, серцевину.

## **2. Вивчити анатомічну будову поперечного зрізу стебла сосни звичайної (*Pinus sylvestris*) (рис. 10.3).**

Зробіть кілька поперечних зрізів через трьох-, п'ятирічну гілку сосни, попередньо витриману в розчині спирту з гліцеролом. Зрізи обробіть флороглюцином і хлоридною кислотою, які зафарбують усі здерев'янілі елементи у червоний колір. При малому збільшенні помітно, що стебло вкрите перидермою (бурого кольору). За нею розташований порівняно товстий шар первинної кори з паренхімної тканини, в якій розсіяні округлі чи овальні смоляні ходи. Кожен хід складається з міжклітинної порожнини, так званого смоляного каналу і паренхіми, що його оточує. У паренхімі смоляного ходу виділяють: епітелій смоляного ходу, який утворюється з видільних клітин, мертвий шар клітин склеренхіми і супровідну паренхіму. При великому збільшенні видільні клітини епітелію мають вигляд тонкостінних округлих клітин, що впинаяться всередину каналу, заповнені густою зернистою цитоплазмою з великим ядром і запасними речовинами (олії, крохмаль). Навколо шару видільних клітин розташоване кільце мертвих механічних клітин, заповнених повітрям. Клітини мертвої обкладки оточені клітинами живої супровідної паренхіми. Смоляні ходи в первинній корі утворюють зв'язану систему.

Вторинна флоема (луб) складається з дрібних ситовидних трубок (без клітин-супутниць), які розміщуються радіальними рядами, і більших за розмірами клітин луб'яної паренхіми з крохмалем.

Серцевинні промені у вигляді радіальних смужок складаються з одного-двох рядів живих клітин із крохмальними зернами. Серцевинні промені сосни продовжуються у деревині.

Камбій переходить в луб поступово і, навпаки, досить різко відмежований від деревини.

Вторинна ксилема (деревина) складається з трахеїд, які виконують як провідну, так і механічну функції. У трьох-, чотирьохрічних гілок добре помітні річні кільця, що розділяють деревину на концентричні шари. Осіння деревина складається з товстостінних трахеїд, трохи сплюснених у радіальному напрямку, елементи весняної деревини більші і відносно тонкостінні. В деревині можуть утворюватись смоляні ходи. При цьому чотири паренхімні клітини роз'єднуються, утворюючи міжклітинник, який збільшуючись, перетворюється в смоляний хід. Смоляні ходи в деревині дрібніші, ніж у первинній корі і утворюють самостійну систему, яка не з'єднана з ходами в первинній корі.

Серцевина в молодій гілці складається з живих клітин. На межі між деревиною і серцевиною помітно вирости променів, які переходять у первинні серцевинні промені. Між ними розташовані дрібноклітинні ділянки первинної ксилеми, які складаються з трахеїд зі спіральними потовщеннями.

**Зарисувати** поперечний зріз гілки сосни, зазначити залишки епідерми, перидерму, первинну кору, паренхіму первинної кори, смоляний хід, вторинну флоему (ситовидні трубки, луб'яну паренхіму), камбій, вторинну ксилему, весняну деревину, осінню деревину, річні кільця, первинну ксилему, серцевинний промінь, серцевину.

## **Заняття № 11. Лабораторна робота: АНАТОМІЧНА БУДОВА СТЕБЛА ОДНОДОЛЬНИХ РОСЛИН**

**МЕТА:** вивчити анатомічну будову стебла однодольних рослин.

**ЗАВДАННЯ:** навчитись розпізнавати анатомічну будову стебла однодольних рослин на мікропрепаратах.

**ОБЛАДНАННЯ:** світлові мікроскопи, чашки Петрі, предметні й покривні скельця, препарувальні голки, пінцети, скляні палички, ножиці, леза бритви, піпетки.

**МАТЕРІАЛИ І РЕАГЕНТИ:**

- стебла кукурудзи звичайної (*Zea mays* L.) та жита посівного (*Secale cereale* L.);

- фільтрувальний папір, дистильована вода, серцевина стебла бузини, 95%-ний етиловий спирт, гліцерол, розчин флороглюцину і хлоридної кислоти.

## ТЕОРЕТИЧНІ ВІДОМОСТІ

### Будова стебла однодольних рослин.

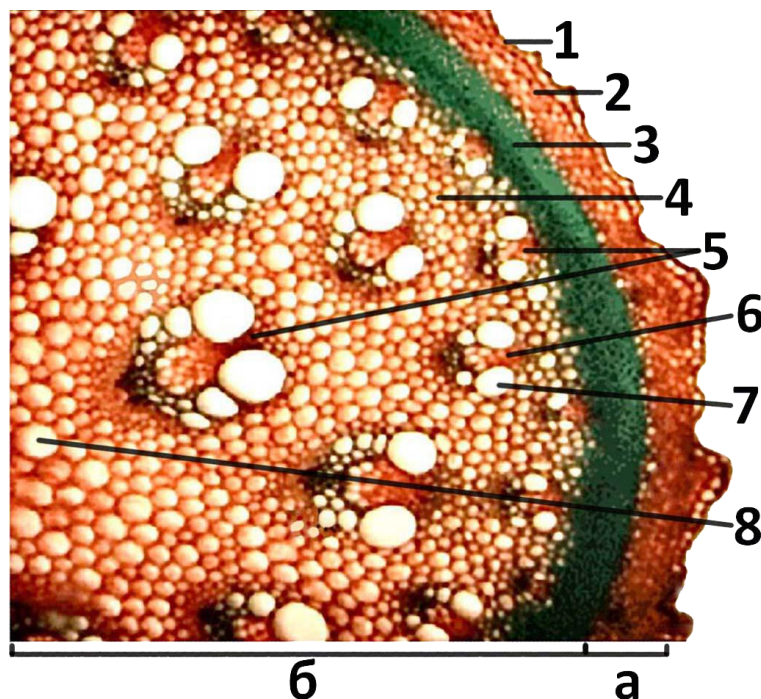
Характерними особливостями будови однодольних рослин є:

- закриті провідні пучки, які розкидані по всій товщі заповненого основною паренхімою стебла (якщо немає центральної порожнини), відповідно відсутні як камбій, так і справжній вторинний приріст у товщину (за деякими винятками), тому і стебла, і корені, мають тільки первинну будову;
- відсутність диференціації на первинну кору і центральний циліндр або вона слабо виражена;
- не утворюється корковий камбій, відповідно перидерми немає;
- ендодерма відсутня або слабо розвинена.

В однодольних, як і у дводольних, розрізняють два основні типи стебла – трав'янистий (злакові, лілійні, осокові, комелінові, амарилісові) і дерев'янистий (пальми, драцени та ін.). Проте дерев'янистий тип в однодольних у порівнянні з дводольними зустрічається значно рідше.

У трав'янистих однодольних виділяють два основні типи стебел, які відрізняються за анатомічною будовою – з вираженою і невираженою первинною корою.

*Перший тип* стебла формується у лілійних, півникових, амарилісових. У них, як і у дводольних, стебло ділиться на первинну кору і центральний циліндр, ріст стебла верхівковий. До прикладу, в стебла холодка первинна кора розташована між одношаровою епідермою і багаторядною склеренхімою (кільця механічних волокон перициклічного походження). У клітинах первинної кори містяться хлоропласти (хлоренхіма), коленхіма відсутня (рис. 11.1). Кільце склеренхіми є верхньою межею центрального циліндра. Найбільш потужний шар тканин займає серцевина. Вона складається з основної паренхіми, у якій розкидані закриті колатеральні провідні пучки.



**Рис. 11.1. Стебло холодка (*Asparagus horridus* L.) на поперечному зрізі:**

- а – первинна кора
- б – центральний циліндр
- 1 – епідерма
- 2 – паренхіма первинної кори
- 3 – склеренхіма
- 4 – основна паренхіма
- 5 – провідні пучки
- 6 – флоема
- 7 – ксилема
- 8 – серцевина

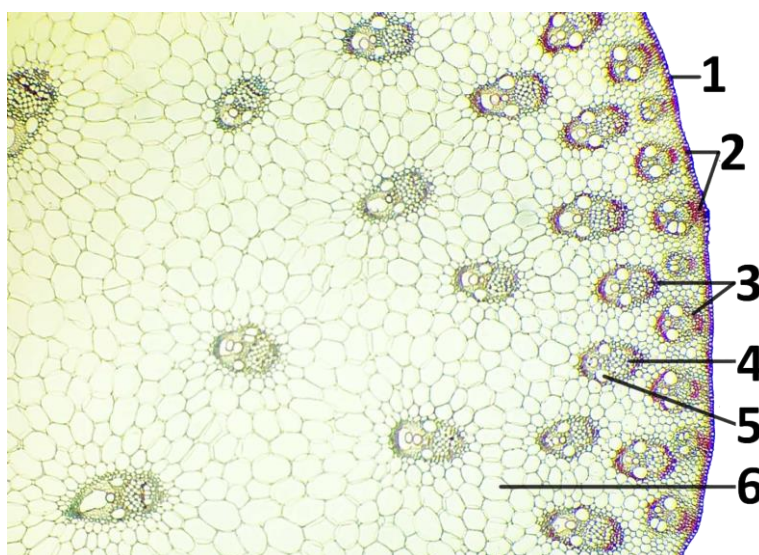
(із: Boubetra et al., Acta Botanica Croatica 81 (2), 2022 зі змінами)

*Другий тип* стебла формується у злакових (кукурудзи, жита, пшениці та ін.) (рис. 11.2). У них первинна кора не виражена, ріст стебла відбувається за рахунок інтеркалярної меристеми. Під епідермою розташоване кільце здерев'янілих склеренхімних волокон, розміщених у кілька рядів. У периферичному кільці склеренхіми розміщені невеликі за

розмірами провідні пучки. В частини злакових (кукурудза, жито) і пальм у склеренхімному кільці, безпосередньо під епідермою, зберігаються ділянки нездерев'янілої тонкостінної хлорофілоносної паренхіми, клітини якої, виконуючи функцію фотосинтезу, також надають стеблу еластичності.

Внутрішня частина стебла злакових виповнена основною паренхімою, у якій розкидані закриті, практично однотипні, колатеральні провідні пучки. У флоемі пучка, орієнтованій до периферії стебла, ситовидні трубки та клітини-супутники розташовані певним чином: одна ситовидна трубка контактує з чотирма клітинами-супутниками; паренхімні клітини відсутні. У ксилемі пучка, розташованій нижче флоєми та орієнтованій до центру стебла, симетрично розміщені дві широкі трахеї (метаксилема), а між ними дещо нижче – одна-дві вузьчі трахеї з кільчасто-спіральними потовщеннями (протоксилема). Ще нижче розташована повітряна порожнина, яка утворюється на місці протоксилеми, що руйнується при розростанні стебла. Кожен пучок оточений кільцем склеренхімних волокон.

Провідні пучки периферії стебла невеликі за розмірами, більш склерифіковані, розташовані густіше. У напрямку до центру пучки збільшуються за розмірами, кількість механічних елементів у них навпаки зменшується, розташовуються рідше.



**Рис. 11.2. Стебло кукурудзи звичайної (*Zea mays*) на поперечному зрізі:**

- 1 – епідерма
- 2 – механічне кільце (склеренхіма)
- 3 – провідні пучки
- 4 – флоема
- 5 – ксилема
- 6 – основна паренхіма

*Оригінальне мікрофото.*

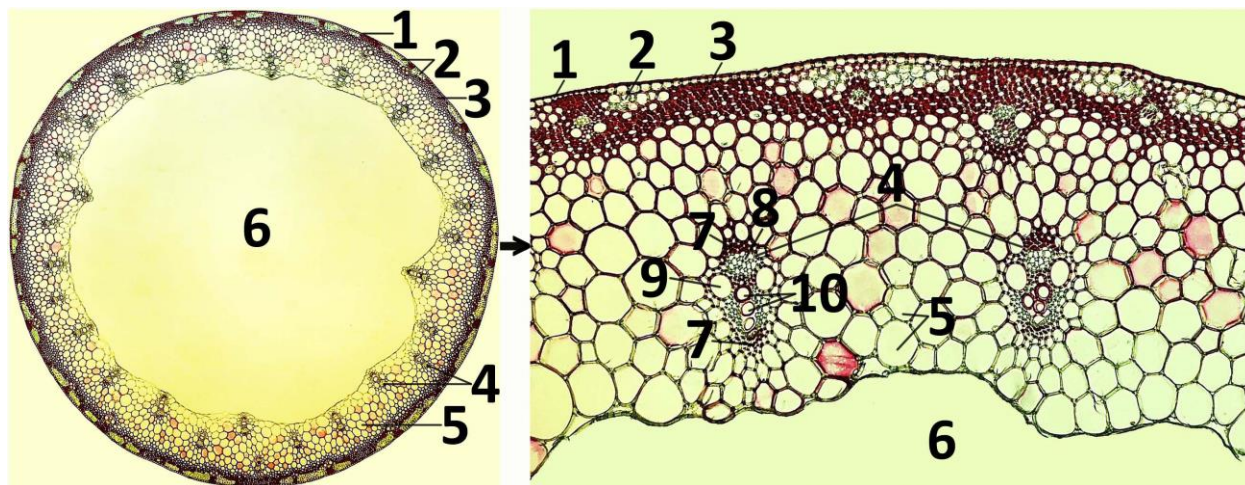
Провідні пучки в однодольних рослин – це листкові сліди, які, виходячи з листка в стебло, не одразу опускаються вертикально, як у дводольних рослин, а спочатку проникають глибоко до центру стебла і далі, описуючи дугу, знову повертаються в зовнішні шари стебла (рис. 8.13). Тому на різних поперечних зрізах, зроблених на різній висоті стебла один і той самий листковий слід спостерігається на різній віддалі від периферії стебла. Такий тип проходження листкових слідів називається *пальмовим*. Велика кількість пучків – листкових слідів та згаданий спосіб проходження обумовлюють безладне розміщення їх у стеблі.

У більшості злакових (жито, пшениця, ячмінь, овес) серцевина стебла відмирає і на її місці формується порожнина (рис. 11.3). Таке порожнисте стебло з добре вираженими вузлами називається *соломиною*. При утворенні соломини тканини зберігаються тільки в зовнішній частині стебла та у вузлах, руйнуючись у процесі росту в центральній частині меживузлів. У паренхімі меживузлів таких стебел провідні пучки розташовані в два-три кола. У вузлах вони галузяться, утворюючи сплетіння у вигляді сітки.

Для злакових притаманна сильна склерифікація соломини, особливо у міжвузлях, на периферії соломини і в окремих провідних пучках, а також у клітинах епідерми. У багатьох злакових оболонки епідермальних клітин значно потовщені і кутинізовані. Периферичне розташування склеренхіми і здерев'яніла паренхіма надають міцності



стеблам, вони не ламаються при згинах, протистоять вітру та іншим деформуючим впливам. Із часом оболонки клітин хлорофілоносної паренхіми дерев'яніють, соломина змінює забарвлення із зеленого на золотисто-жовте, міцність її зростає, досягаючи максимуму на момент дозрівання зерна, коли стебло піддається найбільшим навантаженням.



**Рис. 11.3. Стебло жита посівного (*Secale cereale*) (зліва) та збільшений його фрагмент (справа) на поперечному зрізі:**

1 – епідерма, 2 – хлорофілоносна паренхіма, 3 – механічне кільце (склеренхіма), 4 – закриті провідні пучки, 5 – основна паренхіма, 6 – центральна порожнина, 7 – склеренхіма навколо пучка, 8 – флоема, 9 – пориста трахея (метаксилема), 10 – спіральнo-кільчаста та кільчаста трахеї (протоксилема)

*Оригінальні мікрофото.*

У стебел деяких дерев'янистих однодольних (юкки, драцени, алое, агави та ін.) спостерігається вторинне потовщення. При первинній будові стебла у них, так само, як у пальм та інших однодольних, утворюються закриті колатеральні провідні пучки, які розміщені ближче до середини стебла. Разом з тим, на верхівці стебла, у внутрішніх шарах первинної кори, паренхімні клітини починають витягуватись і активно ділитись тангентальними перетинкам, утворюючи доцентрово *кільце потовщення*. У кільці потовщення виникають вторинні провідні пучки – концентричні (амфівазальні), ксилема у яких представлена трахеїдами (в первинних пучках трахеями). Одне кільце потовщення формує один ряд провідних пучків. Кільця потовщення виникають багаторазово і сприяють потовщенню стебла. У залежності від метеорологічних умов року, ґрунтового живлення, а також віку і виду рослини в різні роки з'являється неоднакова кількість кілець потовщення. У дерев'янистих однодольних уся міжпучкова паренхіма дерев'яніє. Паралельно формуванню кілець потовщення епідерма замінюється перидермою.

## ХІД РОБОТИ

### 1. Вивчити анатомічну будову поперечного зрізу стебла кукурудзи звичайної (*Zea mays*) (рис. 8.18, 11.2).

Зробіть тонкі поперечні зрізи меживузля молодого стебла кукурудзи завтовшки не більше мізинця (спиртовий матеріал). Зрізи обробіть флороглюцином і хлоридною кислотою та перенесіть на предметне скло у воду або розведений водою гліцерол. Флороглюцин і хлоридна кислота, взаємодіючи зі здерев'янілими елементами – ксилемою, механічною тканиною, частково клітинами епідерми, деякими клітинами основної паренхіми, надає їм червоного кольору.

При малому збільшенні помітно, що ззовні стебло вкрите одношаровою епідермою. Глибше розташована здерев'яніла механічна тканина, яка складається зі склеренхімних волокон, утворених багатокутними, потовщеними по всьому периметру порожнистими

клітинами. За кільцем механічної тканини залягає основна паренхімна тканина, клітини якої тонкостінні, збільшуються в розмірах до центру. Серед паренхімної тканини розкидані закриті колатеральні провідні пучки. На периферії стебла пучки менші за розмірами і вони щільніше упаковані, до центру вони трапляються рідше і їхні розміри збільшуються. За формою пучки овальні або ромбічні.

При великому збільшенні можна спостерігати, що пучок кукурудзи складається з трьох частин: флоєми, ксилеми і механічної тканини, що їх оточуюче (склеренхімна піхва). Флоєма обернена до периферії і добре проглядається у вигляді ажурної сіточки, де порожнисті тонкостінні, багатокутні на зрізі елементи є ситовидними трубками, а дрібні квадратні елементи, з густим цитоплазматичним вмістом – клітинами-супутниками. Ксилема орієнтована до центру, по боках розміщені великі, пористі, округлі трахеї з потовщеними оболонками (метаксилема). Трахеї оточені товстостінною паренхімою, утвореною багатокутними видовженими клітинами з рівномірно потовщеними оболонками. Між пористими трахеями, ближче до центру пучка, у паренхімі розташовані ще дві округлі трахеї менших розмірів – кільчасто-спіральна і кільчаста (протоксилема). Вони прилягають до повітряної порожнини, яку оточує з обох боків жива тонкостінна ксилемна паренхіма. Склеренхімна піхва більше представлена у верхній і нижній частині пучка і слабше – на бічних частинах. Особливо добре вона розвинута у пучках, розташованих ближче до периферії стебла; у цих пучках часто відсутні спіральні трахеї, а повітряна порожнина значно менша за розмірами.

***Зарисувати** поперечний зріз стебла кукурудзи зазначити епідерму, механічне кільце, основну паренхіму, провідний пучок – первинну флоєму (ситовидні трубки і клітини-супутниці, флоємну паренхіму), первинну ксилему (пористу трахею, кільчасто-спіральну трахею, кільчасту трахею, повітряну порожнину, ксилемну паренхіму), склеренхімну піхву.*

## **2. Вивчити анатомічну будову поперечного зрізу соломини жита посівного (*Secale cereale*) (рис. 11.3).**

Зробіть тонкі поперечні зрізи з верхньої частини нижнього меживузля стебла жита (спиртовий матеріал) та обробіть їх флороглюцином і хлоридною кислотою. Перенесіть зрізи у воду чи краплю гліцеролу. Відмінною особливістю стебла жита (так само, як і пшениці та багатьох інших злакових) є стебло-соломина з тонкими стінками та внутрішньою порожниною. Стебло-соломина має значну міцність, що пояснюється наявністю під одношаровою епідермою суцільного склеренхімного кільця, яке складається з багатокутних, щільно зімкнених між собою клітин із потовщеною і здерев'янілою оболонкою. Механічне кільце під дією флороглюцину і хлоридної кислоти забарвлюється у вишнево-червоний колір. У механічному кільці помітні попарно розташовані, овальної форми ділянки хлорофілоносною паренхіми (хлоренхіма). Навпроти ділянок цієї паренхіми в епідермі є продиhi. Крім того, в місцях найбільшого зближення ділянок хлоренхіми спостерігаються вузькі виступи механічного кільця, в яких помітні невеликі провідні пучки, що, очевидно, постачають паренхіму водою і відводять із неї пластичні речовини.

Під механічним кільцем розташована основна паренхіма, у якій знаходяться закриті колатеральні провідні пучки. Провідні пучки розміщуються у два-три кола. Флоєма у пучках утворена правильно розташованими порожнистими ситовидними трубками, до яких примикають дрібні, квадратної форми клітини-супутники. Ксилема, яка під дією флороглюцину і хлоридної кислоти, забарвлена у вишнево-червоний колір, різко відрізняється від безбарвної флоєми. Нижче флоєми у ксилемі розташовані дві великі, пористі трахеї, які занурені в паренхіму з багатокутними товстостінними клітинами (метаксилема). Між цими трахеями, глибше до центру пучка, розташовані дві менші трахеї – кільчаста і кільчасто-спіральна (протоксилема). Останню не завжди легко виявити, оскільки вона часто зазнає руйнування, внаслідок чого виникає невелика

повітряна порожнина, яка завжди добре проглядається в ксилемній частині пучка. Пучки у верхній і нижній частинах вкриті склеренхімною тканиною, яка по боках пучків розвинута слабо або відсутня.

Центральну і досить велику частину поперечного зрізу займає внутрішня порожнина соломини.

**Зарисувати** поперечний зріз соломини жита зазначити епідерму, механічне кільце (склеренхіма), хлорофілоносну паренхіму, основну паренхіму, провідний пучок – первинну флоему (ситовидні трубки і клітини-супутники), первинну ксилему (пористу трахею, кільчасто-спіральну трахею, кільчасту трахею, повітряну порожнину, ксилемну паренхіму), склеренхіму та центральну порожнину.

## **Заняття № 12. Лабораторна робота: АНАТОМІЧНА БУДОВА КОРЕНІВ**

**МЕТА:** вивчити анатомічну будову коренів.

### **ЗАВДАННЯ:**

1. навчитись розрізняти основні частини кореня: покривну тканину, первинну кору, центральний циліндр;
2. навчитись відрізняти корені від інших вегетативних органів на мікропрепаратах;
3. навчитись розрізняти корені одно- і дводольної рослини на мікропрепаратах у зонах всмоктування і проведення.

**ОБЛАДНАННЯ:** світлові мікроскопи, чашки Петрі, предметні й покривні скельця, препарувальні голки, пінцети, скляні палички, ножиці, леза бритви, піпетки.

### **МАТЕРІАЛИ І РЕАГЕНТИ:**

- корінь півників німецьких (*Iris germanica* L.). та гарбуза звичайного (*Cucurbita pepo* L.);
- фільтрувальний папір, дистильована вода, серцевина стебла бузини, 95%-ний етиловий спирт, гліцерол, розчин Люголя, розчин флороглюцину і хлоридної кислоти.

## **ТЕОРЕТИЧНІ ВІДОМОСТІ**

**Корінь** – підземний осьовий вегетативний орган рослини, що має радіальну (променево) симетрію, верхівковий ріст, здатність до розгалуження (ендогенного) і позитивний геотропізм. Від стебла корінь морфологічно відрізняється тим, що на ньому ніколи не утворюються листки, зовнішні (екзогенні) бруньки, квітки, а апікальна меристема вкрита спеціальним утворенням – кореневим чохлаком.

### **Функції кореня:**

- вбирає з ґрунту воду з розчиненими в ній мінеральними речовинами та транспортує їх в стебло і листки;
- закріплює рослину в субстраті;
- бере участь у первинному синтезі деяких органічних речовин (амінокислот, фітогормонів, алкалоїдів та ін.);
- нагромаджує та слугує вмістищем запасних поживних речовин, а у багатьох рослин – також речовин вторинного синтезу (алкалоїдів, глікозидів, смол);
- виділяє вуглекислий газ, органічні кислоти, амінокислоти, слиз, що в зоні корневих волосків формують сприятливі умови для розвитку мікроорганізмів у ґрунті, допомагають засвоєнню важкорозчинних сполук;
- може бути органом вегетативного розмноження (вишня, осот, берізка, осика);
- взаємодіє з коренями інших рослин, вступає в симбіотичні взаємини з грибами та бактеріями.

**Зони кореня.** У напрямку знизу вгору в корені можна виділити кілька зон, які виконують різні функції і характеризуються певними морфологічними особливостями. Кінчик кореня (апекс) вкриває кореневий чохлак.

**Кореневий чохлак (каліптра)** – своєрідне конусоподібне утворення з паренхімних клітин, що охоплює конус наростання кореня, захищаючи його меристематичні клітини від пошкоджень при рості кореня в ґрунті. При просуванні в ґрунті клітини чохлака стираються, відшаровуються і, виділяючи слиз, полегшують наступний рух і розвиток кореня. Замість злуцених клітин з'являються нові, які зсередини поступово продукує твірна тканина. Клітини чохлака – паренхімні, швидко старіють, слабо з'єднані одна з одною, що полегшує їхнє злуцвання в процесі тертя при просуванні в ґрунті. У центральній осевій частині чохлака розташована так звана *колумела*, у клітинах якої міститься велика кількість крохмальних зерен, що виконують роль структур георецепції.

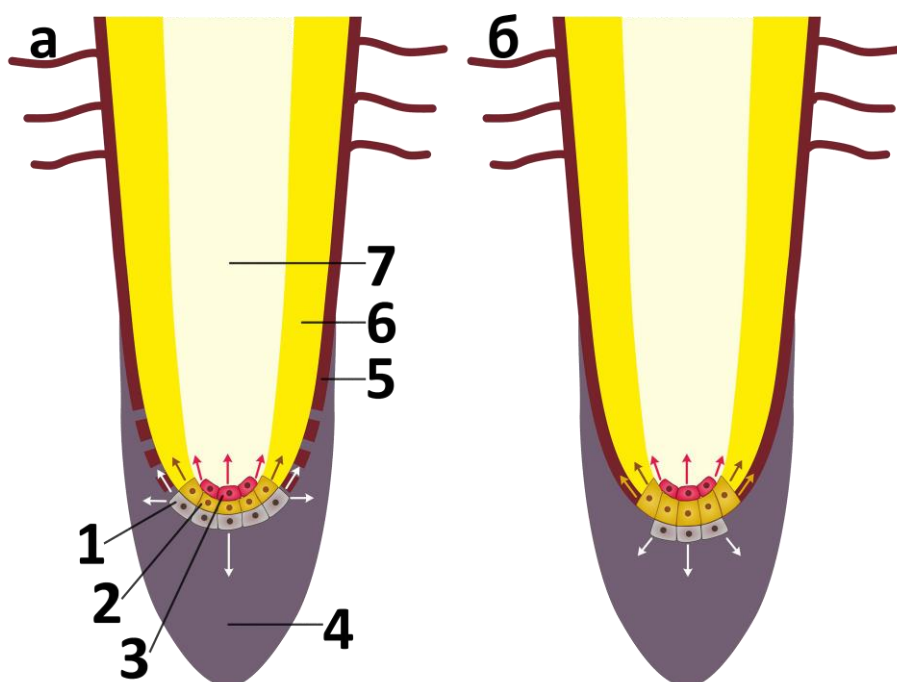
Кореневий чохлак відсутній в омели, очанки та інших рослин-напівпаразитів, а також у водяних рослин – замість чохлака у них утворюється коренева кишенька, яка захищає клітини меристеми від вимивання з них речовин.

Під чохлаком розташована **зона поділу** (2-3 мм), представлена апікальною меристемою, у результаті діяльності якої формуються всі інші зони та тканини кореня. У папоротей та хвощів апікальна меристема кореня має одну ініціальну клітину, в голонасінних та покритонасінних – групу ініціальних клітин. У більшості покритонасінних ініціальні клітини у конусі наростання діляться, утворюючи переважно три шари меристематичних клітин – гістогени: зовнішній – *дерматоген*, середній – *периблема*, внутрішній – *плерома* (згідно теорії гістогенів). Гістогени в процесі їхнього розвитку трансформуються у постійні тканини.

Розвиток кореня з апікальної меристеми в одно- і дводольних рослин відрізняється (рис. 12.1).

У дводольних із похідних зовнішнього шару – дерматогену – диференціюється кореневий чохлак і покривна тканина, тому цей гістоген називають ще дерматокаліптрогеном. Із периблеми виникає первинна кора, а з плероми – центральний циліндр.

У однодольних із дерматогену диференціюється кореневий чохлак, тому цей гістоген називають ще каліптрогеном. Із периблеми виникає покривна тканина і первинна кора, а з плероми – центральний циліндр.



**Рис. 12.1. Кінчик кореня на поздовжньому зрізі:**  
**а** – дводольні рослини  
**б** – однодольні рослини

- 1 – ініціальні клітини дерматогену
- 2 – ініціальні клітини периблеми
- 3 – ініціальні клітини плероми
- 4 – кореневий чохлак
- 5 – ризодерма
- 6 – первинна кора
- 7 – центральний циліндр



За зоною ділення знаходиться **зона росту або розтягування** (декілька міліметрів), де клітини, напочатках ізодіаметричної форми, витягуються, стають циліндричними, в них з'являються вакуолі. Саме розтягування клітин у цій зоні (насамперед, за рахунок збільшення та розтягування вакуолей) зумовлює основне подовження кореня. Оскільки ріст у довжину відбувається тільки біля кінчика кореня, то дуже обмежена його частина постійно просувається в ґрунті.

Вище зони росту починається **зона диференціювання** клітин первинних тканин, тобто формування первинної будови кореня. У цій зоні клітини покривної тканини – ризодерми – утворюють кореневі волоски, тому її ще називають **зоною корневих волосків** чи **всисною зоною** (1,5-2 мм до кількох сантиметрів). Це функціонально найважливіша частина кореня, оскільки саме в ній здійснюється основна його функція – поглинання води і мінеральних речовин.

Вище зони диференціювання розташована **провідна зона**. У цій частині кореня формуються бічні корені, а ризодерма і кореневі волоски відмирають і відшаровуються. Тому цю зону називають ще **зоною бічних коренів**. У голонасінних і дводольних у цій зоні корінь набуває вторинної будови. Уся ця частина кореня до самої кореневої шийки здійснює вже лише провідну функцію (проводить воду і пластичні речовини) (рис. 12.2).

**Первинна будова кореня** формується у всисній зоні (рис. 12.2). На поперечному зрізі виділяють три системи тканин: ризодерму з корневими волосками (систему покривної тканини), первинну кору (систему основної тканини) і центральний циліндр (систему провідних тканин).

**Ризодерма (епіблема)** – первинна покривна тканина, яка складається з одного ряду живих, паренхімних, тонкостінних зімкнутих клітин. Вона виконує функцію поглинання води і розчинів мінеральних солей із ґрунту та передачі їх до клітин паренхіми кори. Клітини ризодерми утворюють трубчасті, не відділені перетинками вирости зовнішньої оболонки – **кореневі волоски**. У волосок переміщується клітинне ядро, що свідчить про його високу фізіологічну активність. Довжина кореневого волоска варіює від 0,15 до 1 см, діаметр – 5-20 мкм. Кількість корневих волосків досить велика: у сприятливому середовищі – 200-300 на 1 мм<sup>2</sup> поверхні. За рахунок корневих волосків значно збільшується поглинаюча поверхня кореня, досягається тісний контакт із частинками ґрунту.

Поверхня ризодерми, яка утворює волоски, вкрита не кутикулою, як у надземних рослин, а шаром слизистої речовини, що склеює кореневі волоски з частинками ґрунту. Слиз є середовищем для поселення симбіотичних мікроорганізмів, може впливати на доступність ґрунтових йонів, забезпечувати короткочасний захист кореня від зневоднення.

Кореневі волоски здатні виділяти особливі кислоти (яблучну, карбонатну та ін.), за допомогою яких вони розчиняють мінеральні частинки ґрунту.

Кореневі волоски недовговічні. Тривалість їхнього функціонування не перевищує 10-20 днів. У процесі росту кореня на кінчику (ближче до апексу) виникають все нові волоски, а на верхній межі їх старі кореневі волоски втрачають функціональну активність і відмирають. У багаторічних злакових та айстрових життєдіяльність корневих волосків довша і живуть вони один, а то й два вегетаційні періоди. При цьому оболонки корневих волосків потовщуються, дерев'яніють, не втрачаючи здатності до поглинання води. Уся ділянка корінця, вкрита волосками, має довжину кілька сантиметрів, іноді навіть і міліметрів.

У болотяних та водяних рослин кореневі волоски майже відсутні.

**Первинна кора** – паренхімна тканина, на яку припадає основна маса первинних тканин кореня. Первинна кора складається з **екзодерми** – зовнішнього шару, **мезодерми** – основної паренхіми первинної кори і **ендодерми** – внутрішнього шару, що межує з центральним циліндром.

У голонасінних та більшості дводольних первинна кора недовговічна, існує тільки у всисній зоні, тобто при первинній будові кореня. У результаті закладання камбію та розвитку вторинних тканин у зоні бічних коренів первинна кора відмирає і злущується. В однодольних рослин, які не мають вторинної будови, первинна кора зберігається впродовж усього життя кореня.

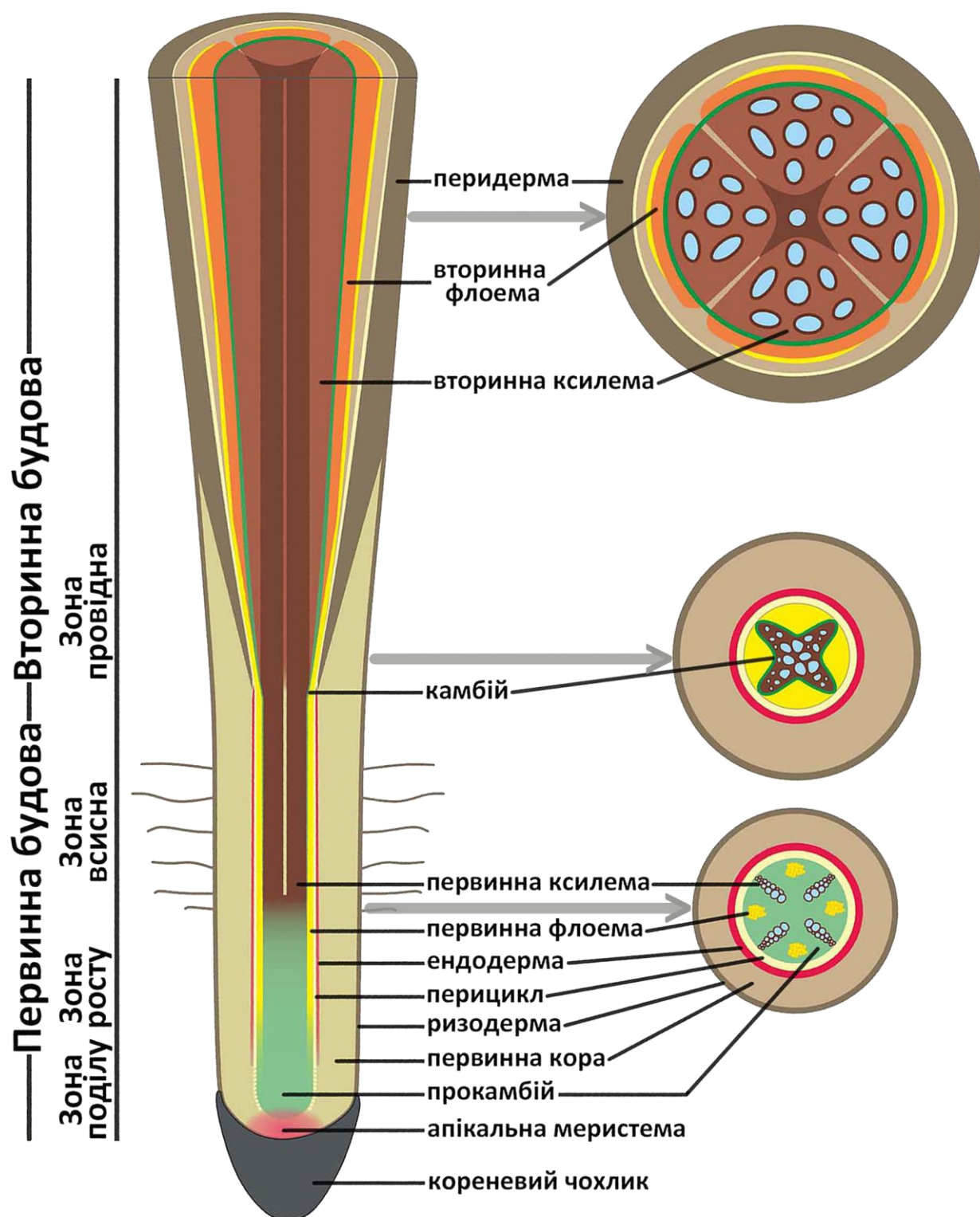


Рис. 12.2. Поздовжній та поперечний зрізи кореня.

*Екзодерма* розташована безпосередньо під ризодермою та може бути одно-, дво- або багат шаровою. Клітини її живі, багатогранні, при розростанні здатні змикатись

гранями, створюючи суцільний шар без проміжків, оболонки їх часто потовщені. Після відмирання ризодерми з кореневими волосками, клітини екзодерми видозмінюються (корковіють) і вона перетворюється на захисну покривну тканину. Серед мертвих окорковілих клітин екзодерми зберігаються поодинокі клітини з целюлозними оболонками, які забезпечують незначну поглинаючу функцію.

Екзодерма особливо характерна для однодольних рослин, у яких немає вторинних змін у корені. У них вона утворює міцну покривну тканину (первинного походження). У дводольних рослин після появи вторинної покривної тканини вона відмирає, розривається і злушується. У водяних рослин екзодерма відсутня.

Мезодерма – паренхіма первинної кори, розміщена між екзодермою та ендодермою. Клітини мезодерми великі за розмірами, округлої форми, тому між ними утворюються міжклітинники у вигляді вузьких ходів, що важливо для аерації кореня – забезпечення його тканин киснем. У водяних і болотяних рослин у мезодермі розвиваються великі повітряні порожнини і вона має вигляд аеренхіми. Наявність міжклітинників полегшує проходження бічного кореня через тканини первинної кори під час галуження головного.

Мезодерма транспортує водний розчин мінеральних солей від ризодерми до центрального циліндра кореня в горизонтальному напрямку. У ній можуть формуватися молочники (молочай, рицина, дзвоники та ін.), накопичуватись гутаперча (бруслина), синтезуватись алкалоїди (тютюн, махорка, хінне дерево) та інші речовини, а також відкладатись запасні речовини.

Інколи оболонки зовнішніх клітин первинної кори можуть потовщуватись і дерев'яніти, виконуючи механічну роль (злакові).

Ендодерма – внутрішній шар первинної кори, що межує з центральним циліндром. Вона складається з одного ряду клітин (іноді двох – у лимонника китайського (*Schisandra chinensis* (Turcz.) Baill.), смілакса високого (*Smilax excelsa* L.), що утворюють щільне, без міжклітинників, кільце навколо центрального циліндра. Функція ендодерми пов'язана з регулюванням надходження води і розчинених в ній речовин із кори до центрального циліндра кореня.

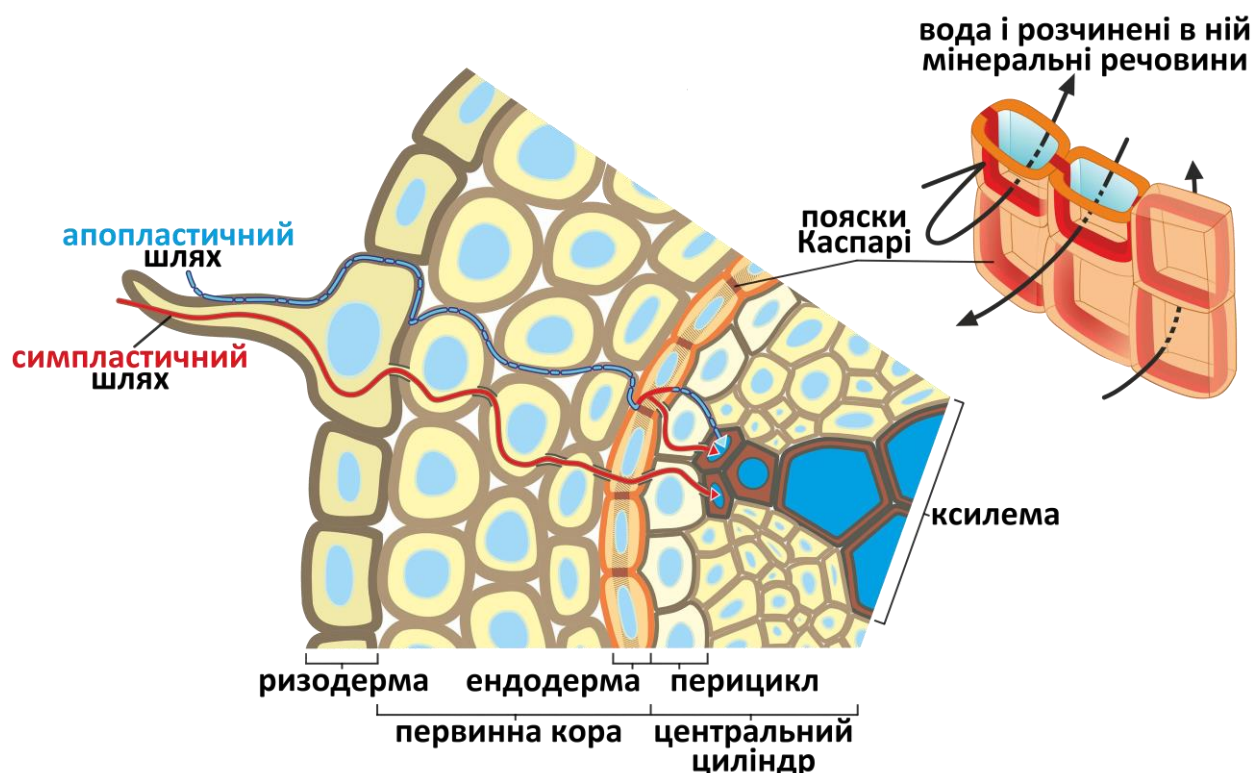
Спочатку клітини ендодерми живі, тонкостінні, на поперечних зрізах правильної чотирикутної форми. Пізніше в них, ще у всисній зоні, відбуваються зміни, які проходять поетапно та підсилюють їхню регуляторну функцію.

На *першому* етапі диференціації поперечні та радіальні клітинні оболонки ендодерми зсередини проймаються суберином і лігніном, які утворюють потовщення, однак не суцільне, а у вигляді тонкого пояса, що оточує клітину по екватору – поясок або рамка Каспарі (від прізвища німецького ботаніка Роберта Каспарі, який виявив їх та описав у 1865 році) (рис. 12.3, 12.4). Пояски сусідніх клітин ендодерми дотикаються між собою та врешті щільно перекривають проміжки між клітинами. У всисній зоні ендодерма знаходиться на першому етапі свого розвитку.

У рослинах вода і розчинені в ній речовини рухаються по апопластичному (через клітинні оболонки), симпластичному (від протопласта до протопласту через плазмодесми) або змішаному шляхах (рис. 12.3). Якщо у корі вода і розчинені в ній речовини вільно рухаються переважно по міжклітинниках і целюлозних клітинних оболонках (апопластичний шлях), то поява на поперечних і радіальних оболонках ендодерми водонепроникних (гідрофобних) поясків Каспарі перериває «безконтрольне» надходження води у центральний циліндр. Проникнення води в центральний циліндр стає можливим тільки через протопласти щільно упакованих клітин ендодерми (симпластичний шлях), які володіють вибірковою проникністю та регулюють цей процес. Ендодерма, таким чином, створює осмотичний бар'єр між корою кореня і його центральним циліндром.

Крім того, для мікроорганізмів, які можуть досить вільно потрапляти з ґрунту в міжклітинний простір первинної кори, поява поясків Каспарі стає для них бар'єром для проникнення до центрального циліндра, звідки вони можуть швидко і безперешкодно

розповсюдитись провідними системами органів рослин. Зміна руху розчинів із апопластичного шляху на симпластичний, тобто з руху по міжклітинниках та клітинних оболонках на рух через плазматичну мембрану (чи плазмодесми) і живий протопласт клітин ендодерми, відіграє роль своєрідного фільтру.



**Рис. 12.3.** Бічний (латеральний) транспорт води та розчинених у ній мінеральних речовин у корені. Пояски Каспарі у клітинах ендодерми кореня.

На *другому* етапі зміни охоплюють усю клітинну оболонку – з внутрішнього її боку з'являється тонка суберинова пластинка (зона бічних коренів) (рис. 12.4). Це робить клітинні оболонки непроникними для розчинів. Однак не всі клітини ендодерми вступають у другу фазу. Частина клітин – так званих *пропускних*, розташованих напроти променів ксилеми в пучку, залишаються на рівні першої стадії. Вони не втрачають пропускної здатності і тому процеси обміну між корою та центральним цилиндром не порушуються.

*Третій* етап характеризується нерівномірним потовщенням оболонок клітин ендодерми. На радіальні і внутрішні тангентальні оболонки, поверх суберинової пластинки, накладаються шари целюлози, які згодом дерев'яніють. Зовнішня тангентальна оболонка залишається відносно тонкою, тому на поперечних зрізах клітини ендодерми набувають характерної підковоподібної форми (рис. 12.4). При цьому ендодерма виконує механічну функцію, перетворюючись на внутрішню опору кореня; пропускні клітини змін не зазнають.

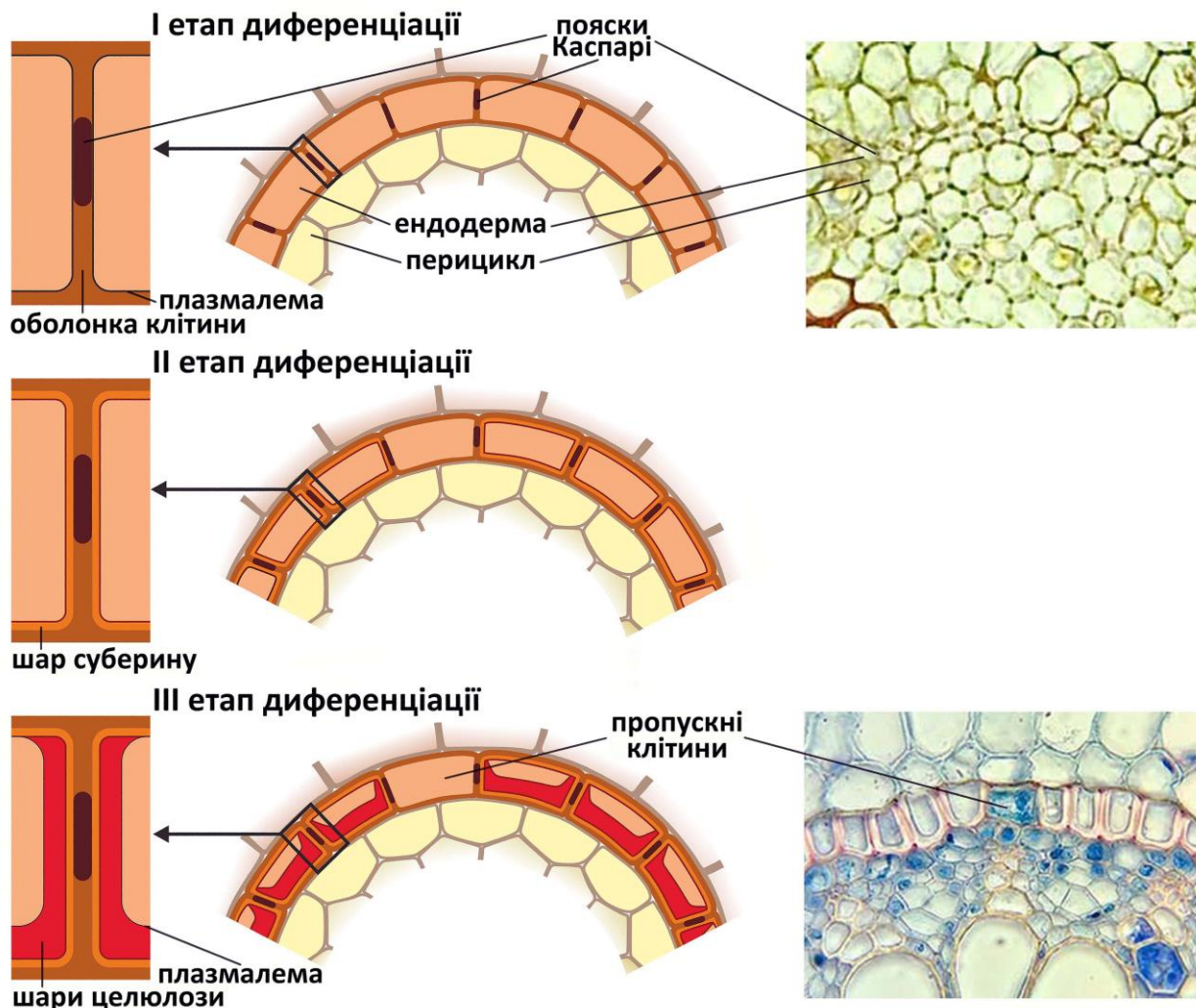
У голонасінних і дводольних рослин, корені яких мають вторинне потовщення, диференціація ендодерми закінчується на першому, зрідка другому етапі розвитку. В однодольних ендодерма функціонує довго, оскільки корінь не зазнає вторинних змін. У зв'язку з цим ендодерма однодольних проходить всі три етапи розвитку.

**Центральний цилиндр (стела)** складається з основної паренхіми і складного радіального провідного пучка, відмежованих від первинної кори одним або кількома шарами меристематичних клітин – перичиклом.

**Перичикл** знаходиться безпосередньо під ендодермою. У покритонасінних він, як правило, одношаровий. У процесі еволюції одношаровий перичикл виник із



багатошарового шляхом редукції шарів. Багатошаровий перицикл не є рідкістю, зустрічається у деяких однодольних (агава, драцена), дводольних (каркас, верба, каштан їстівний), а також у голонасінних рослин. У багатьох однодольних перицикл одношаровий, але переривається у зонах пропускних клітин ендодерми, при цьому протоксилема центрального циліндра підходить прямо до пропускних клітин. У водяних рослин перицикл відсутній.



**Рис. 12.4. Послідовні етапи диференціації ендодерми кореня.**

*Оригінальні мікрофото.*

Клітини перициклу поділяються періодично, а не постійно, як клітини камбію. Перицикл як твірна тканина первинного походження дає початок бічним кореням, паренхімі, молочникам, корковому камбію (фелогену), частково камбію, додатковим брунькам.

Клітини перициклу живі, тонкостінні, паренхімної форми. Проте з часом у коренях однодольних рослин оболонки його клітин дерев'яніють і потовщуються, виконуючи механічну функцію.

Під перициклом розташований тяж первинної латеральної меристеми – *прокамбію*, у якому закладаються та диференціюються первинні *провідні тканини* – флоема та ксилема (рис. 12.2). Елементи флоєми і ксилеми розташовані по колу, чергуються один із одним, і розвиваються у доцентровому напрямі, тобто від периферії до центру (екзархно).

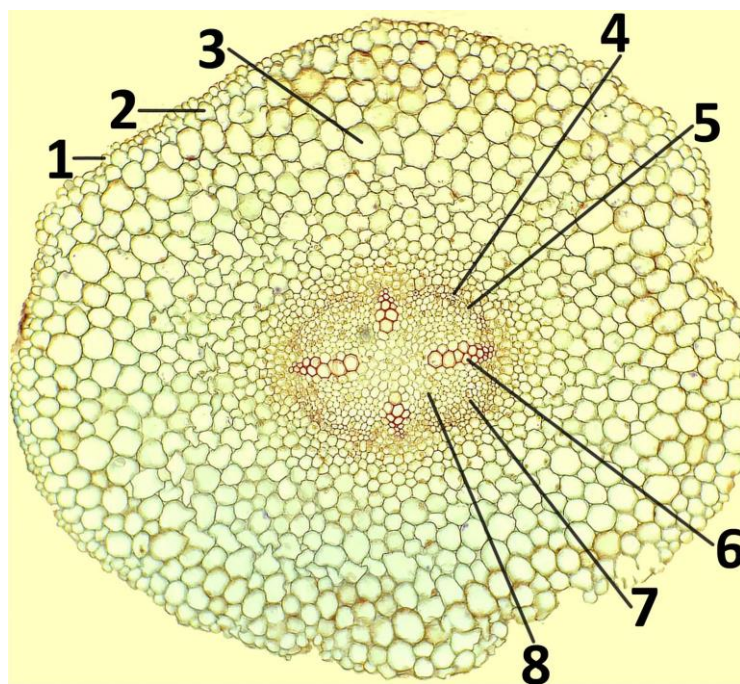
Першими в зоні росту на периферії прокамбіального тяжа утворюються флоємні елементи – ніжні дрібні ситовидні трубки (*протофлоєма*), розташовані майже впритул до перициклу. Така рання їх диференціація має фізіологічне обґрунтування – ситовидними

трубками здійснюється надходження поживних речовин до точок росту кореня. Пізніше з того ж прокамбію розвиваються більші за розмірами ситовидні трубки вже з клітинами-супутниками (*метафлоема*), розташовані ближче до центру кореня.

Ксилема формується пізніше флоєми у всисній зоні. Першими утворюються дрібні вузькопросвітні кільчасті та спіральні судини (*протоксилема*), розташовані майже впритул до перициклу (згодом вони будуть знаходитися на кінцях майбутніх ксилемних променів). Пізніше розвиваються більші за розмірами пористі судини (*метаксилема*), розташовані ближче до центру кореня (згодом вони займуть основу променів) (рис. 12.5).

Таким чином, протофлоема і протоксилема розміщені на периферії центрального циліндра, а метафлоема і метаксилема – ближче до центру. Диференціація елементів ксилеми з прокамбію відбувається швидше, ніж флоєми, тому ксилема розвивається інтенсивніше і врешті заповнює центр центрального циліндра. Як результат – на поперечному зрізі кореня, при первинній будові, тяж ксилеми нагадує контурами зірку з різною кількістю променів, між якими розміщуються ділянки флоєми (радіальний провідний пучок).

Кількість променів первинної ксилеми відрізняється у різних систематичних групах рослин. Проте ця кількість непостійна і може відрізнитись між головним і бічними коренями навіть однієї і тієї ж рослини. Однопроменеві пучки називаються *монархними* (деякі папоротеподібні), двопробленеві – *диархними* (папоротеподібні, голонасінні, дводольні – буряк, морква, редька, деякі макові, кропивові), трипробленеві – *триархними* (голонасінні, дводольні – горох, чина), чотирипробленеві – *тетрархними* (дводольні – квасоля, гарбуз), п'ятипробленеві – *пентархними* (дводольні – яблуня) і багатопробленеві – *поліархними* (одnodольні).



**Рис. 12.5. Первинна будова кореня на поперечному зрізі:**

- 1 – ризодерма
- 2 – екзодерма
- 3 – мезодерма
- 4 – ендодерма
- 5 – перицикл
- 6 – первинна ксилема
- 7 – первинна флоєма
- 8 – прокамбій

*Оригінальне мікрофото.*

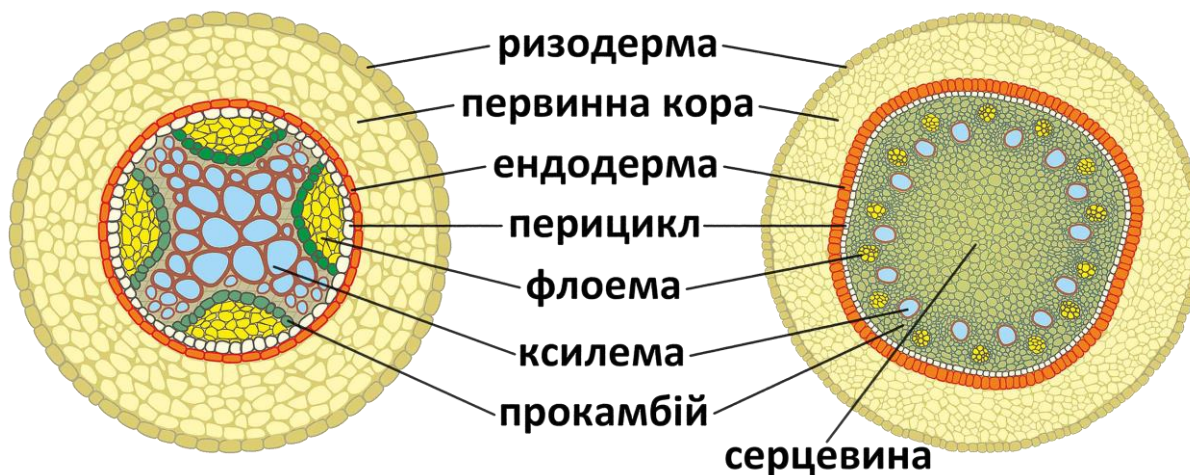
Ксилема і флоєма знаходяться у безпосередньому контакті з корою. Таке своєрідне розташування провідних тканин пояснюється функціональним значенням кореня. Вода, що надходить із первинної кори, безпосередньо потрапляє у ксилему, оминаючи флоєму. Із водою в корінь надходять деякі речовини, які можуть акумулюватися флоємою і згодом використовуватись у синтетичних процесах, які відбуваються в ньому.

Основна тканина (паренхіма) оточує своєю масою провідні елементи. У флоємі її значно більше, ніж у ксилемі. Оскільки центральне положення в центральному циліндрі займають найбільші за розміром судини метаксилеми, то *серцевина* не розвивається; якщо



вона і розвивається, то розміри її значно менші, ніж у стеблі (в однодольних серцевина наявна) (рис. 12.6).

У центральні частині стели кореня однодольних рослин, на відміну від дводольних, часто розвивається *механічна тканина* (склеренхімні волокна). У стеблі механічна тканина, приурочена до периферії. Таке розташування механічної тканини залежить від різних функцій цих органів, оскільки стебло протистоїть згинам і стискуванню масою крони, а корінь – розривам. При цьому протидія розривові буде тим більша, чим товстіші на поперечному зрізі механічні елементи і чим щільніше вони пов'язані між собою.



**Рис. 12.6.** Первинна будова коренів дводольних (зліва) та однодольних (справа) рослин на поперечному зрізі.

#### **Гіпокотиль (підсім'ядольне коліно).**

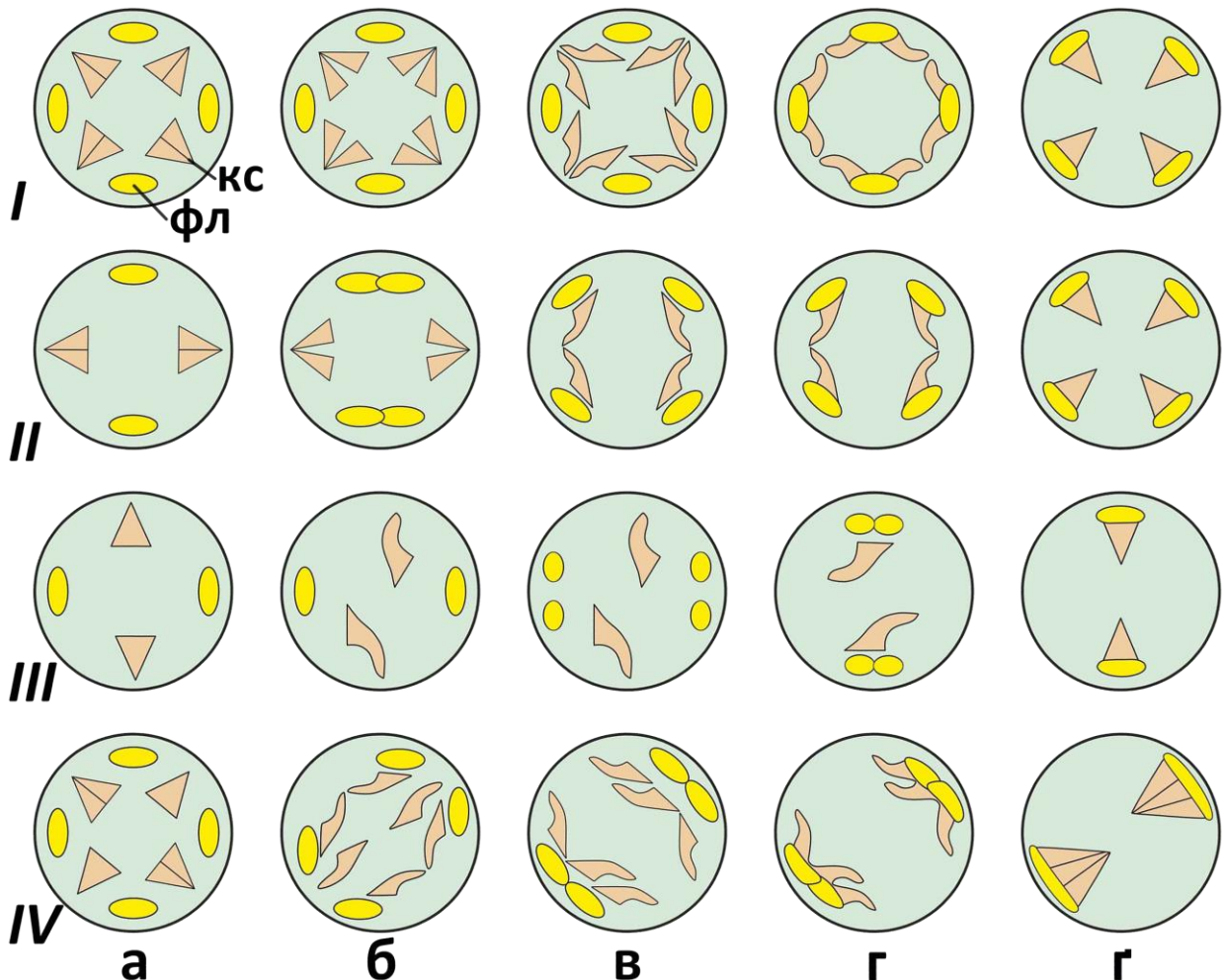
Первинна будова центрального циліндра кореня відрізняється від будови стебла однієї і тієї ж рослини розташуванням провідних тканин. Так, у корені провідні пучки радіальні, у стеблі – колатеральні. Оскільки провідні тканини стебла і кореня не співпадають, то між ними знаходиться так звана зона *гіпокотіля*, у якій відбувається перегруповування провідних тканин для утворення єдиної провідної системи в рослині. *Гіпокотиль* або *підсім'ядольне коліно* – ділянка стебла від кореневої шийки (місце переходу стебла в корінь) до сім'ядольних вузлів. У дводольних рослин, що виносять при проростанні насінини сім'ядолі на поверхню, розвивається видовжене підсім'ядольне коліно, перехід від будови стебла до будови кореня відбувається повільно. Рослини, у яких при проростанні насінини спочатку розвивається надсім'ядольна частина, сім'ядолі залишаються в ґрунті, підсім'ядольне коліно не росте, тому перехід провідних тканин із стебла в корінь проходить швидко. Послідовність перебудови структури від кореневої до стеблової полягає у поступовому переході від складного радіального пучка до декількох колатеральних; від екзархної ксилеми до ендархної. Цей процес добре відображений на схемі з серій поперечних зрізів гіпокотіля, які показують зміни в розташуванні елементів провідних тканин у зоні, перехідній від кореня до стебла (рис. 12.7).

Після переходу кореня до вторинної будови його структура стає подібною до вторинної будови стебла, тому у кореневій шийці встановлюється пряме з'єднання обох осевих органів.

#### **Закладання бічних коренів.**

У більшості випадків бічні корені закладаються ендогенно в *перициклі*, найчастіше проти променів ксилеми центрального циліндра, якщо їх більше двох (рис. 12.8). Вони розвиваються на корені правильними радіальними рядами, кількість яких відповідає кількості променів ксилеми. Якщо кільце перициклу не суцільне, а переривається променями ксилеми, закладання бічних коренів зміщується в бік лубу (корені злакових). Клітини перициклу, які формуються бічні корені, видовжуються та діляться у двох

напрямках: радіальному і тангенціальному. У результаті на ділянці перициклу, де закладається бічний корінь, виникає меристематичний горбок – *коренерідна дуга*. Клітини дуги поділяються, формуючи конус наростання кореня, із зовнішнього шару (дерматогену) якого утворюються чохлик і покривна тканина, з середнього (перibleми) – первинна кора, з внутрішнього (плери) – провідні тканини.



**Рис. 12.7. Чотири головні типи переходу будови провідних пучків від радіального типу (корінь) до колатерального (стебло):**

I – *Fumaria* тип корінь-стебло переходу (Тип А); II – *Cucurbita* тип корінь-стебло переходу (Тип В); III – *Lathyrus* тип корінь-стебло переходу (Тип С); IV – *Anemarrhena* тип корінь-стебло переходу (Тип D)

а – поперечний зріз центрального циліндра кореня з радіальним провідним пучком (первинна будова); б, в, г – етапи переходу будови провідних пучків від кореня до стебла в гіпокотилі; г – поперечний зріз центрального циліндра стебла з колатеральними провідними пучками (первинна будова)

фл – флоема, кс – ксилема

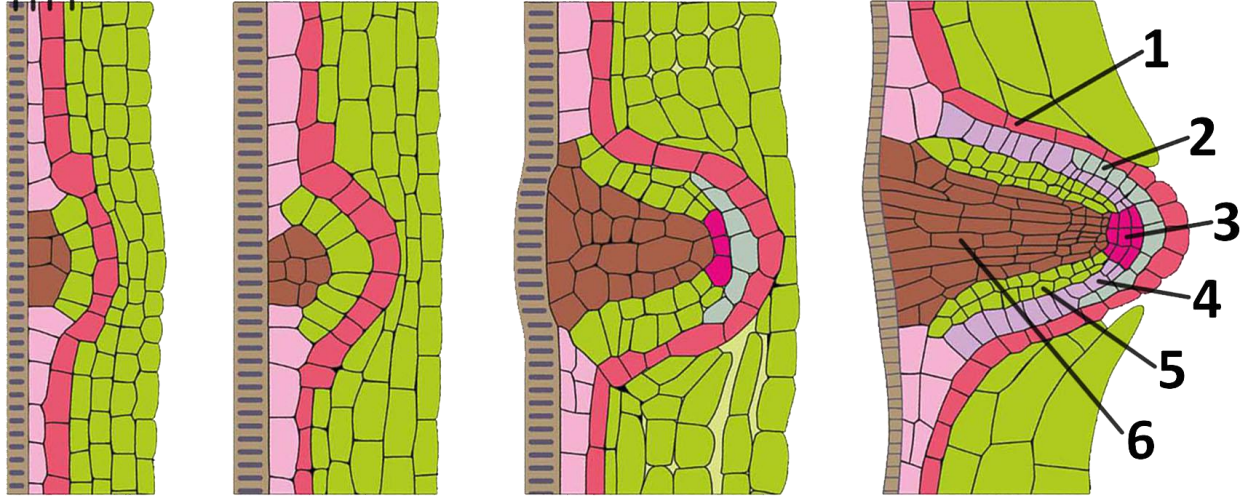
Паралельно з формуванням бічного кореня починається поділ клітин ділянки ендодерми, розміщеної з зовнішньої частини горбка (рис. 12.8). Завдяки цьому поділу ендодермальний шар, що вкриває меристематичний горбик майбутнього бічного кореня, розширюється і не перешкоджає його росту назовні. У подальшому цей шар ендодерми перетворюється в *кореневу кишеньку*. Наростаючи у довжину, корінець тисне на кишеньку, яка прокладає шлях через первинну кору та ризодерму. При цьому клітини кишеньки діють механічно – розсувають клітини паренхіми кори, але, крім того, виділяють ензими, які розчиняють клітинні оболонки первинної кори, чим полегшують просування бічного кореня. Коли бічний корінь виходить назовні, кишенька зникає.

Трахеальні елементи ксилеми бічного кореня приєднуються до найближчого тяжа первинної ксилеми материнського кореня, а елементи флоеми зникають з двома



сусідніми ділянками первинної флоєми. Так встановлюється зв'язок провідної системи молодого бічного кореня з раніше сформованими тканинами центрального циліндра.

ксилема  
періцикл  
ендодерма  
паренхіма первинної кори



**Рис. 12.8. Послідовні етапи розвитку бічного кореня:**

1 – ендодерма головного кореня, що піддається тиску бічного кореня, який росте (коренева кишенька), 2 – формування кореневого чохлака бічного кореня, 3 – ініціальні клітини конуса наростання бічного кореня, 4 – формування покривної тканини бічного кореня, 5 – формування первинної кори бічного кореня, 6 – формування центрального циліндра бічного кореня

### Вторинна будова кореня.

У папоротеподібних та однодольних рослин первинна будова кореня зберігається упродовж усього життя і вторинні тканини не виникають. У голонасінних та більшості дводольних рослин вище зони бічних коренів відбуваються вторинні зміни за рахунок вторинних меристем – в основному, камбію та фелогену, які призводять до формування вторинної будови кореня (рис. 12.2). При цьому радіальне розташування провідних тканин замінюється колатеральним.

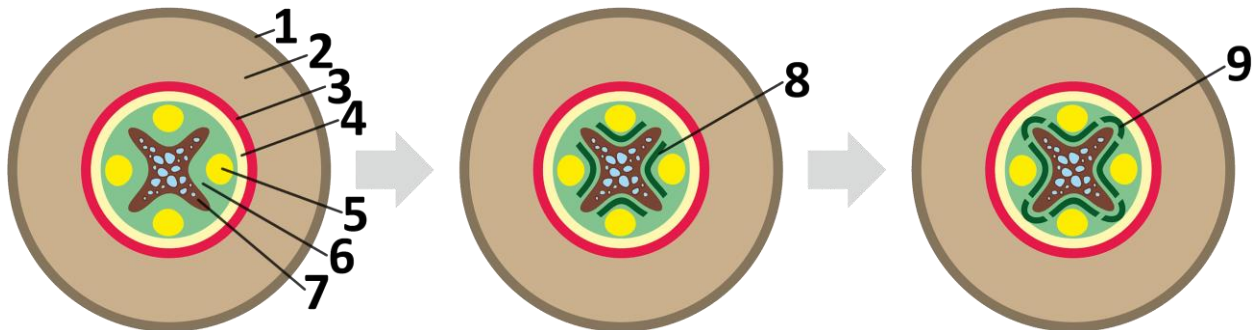
При переході до вторинної будови в радіальному провідному пучку кореня прокамбій, який зберігається між групами первинної флоєми та променями первинної ксилеми, диференціюється в *пучковий камбій*. Клітини його сильно витягуються і починають ділитись тангентальними перетинками. Поступово смужки камбію розростаються, огинають флоему з обох боків і доростають до періциклу. У цей час паренхімні клітини періциклу над ділянками протоксилеми теж починають ділитись тангентальними перетинками, утворюючи *міжпучковий камбій*.

Ділянки камбію, які виникли з прокамбію (пучковий камбій) та з періциклу (міжпучковий камбій), з'єднуються та утворюють суцільне **звивисте** (зірчастої конфігурації) камбіальне кільце (рис. 12.9). Таким чином, камбіальне кільце за походженням неоднорідне, в утворенні його бере участь як прокамбій, що формує більшу частину камбію, так і періцикл, клітини якого формують невеликі ділянки загального камбіального кільця.

Діяльність камбію проявляється таким чином, що він відкладає назовні *вторинну флоему* (луб), а до центру – *вторинну ксилему* (деревину). Крім того, камбій, точніше ті його ділянки, що походять із періциклу та розташовані напроти променів первинної ксилеми, відкладають ще й паренхімні клітини радіальних серцевинних променів.

У наступному звивисте кільце камбію поступово випрямляється і набуває форми **правильного кола** чи **овалу** (рис. 12.2). Це відбувається тому, що камбій відкладає ксилему

енергійніше, ніж флоему і ввігнута дуга камбію під первинною флоемою поступово вигинається назовні. У результаті цього первинна флоема, як і відкладена камбієм вторинна флоема, відсуваються назовні до периферії кореня. Підпираючи та вирівнюючи камбіальне кільце, ксилема поступово заповнює центральну частину кореня, при цьому первинна і вторинна ксилеми зливаються в загальну групу.



**Рис. 12.9. Перехід від первинної будови кореня до вторинної та утворення суцільного звивистого камбіального кільця на поперечному зрізі:**

1 – ризодерма, 2 – первинна кора, 3 – ендодерма, 4 – перицикл, 5 – первинна флоема, 6 – прокамбій, 7 – первинна ксилема, 8 – пучковий камбій із прокамбію, 9 – міжпучковий камбій із перициклу

Вирівняне кільце камбію обумовлює і правильне рівномірне потовщення кореня. Первинне радіальне розміщення елементів флоеми і ксилеми порушується, і відтепер вторинна флоема буде розміщуватись у зовнішній, а вторинна ксилема – у внутрішній зонах кореня. Утворення концентричних шарів вторинних елементів флоеми і ксилеми та серцевинних променів призводить до співпадиння вторинної будови кореня та стебла (рис. 12.10).

Після формування вторинних тканин первинна флоема кореня відсувається до периферії вторинною флоемою, її клітини сплющуються під тиском наростаючих клітин, частково розчиняються та поступово дегенерують. Первинна ксилема зберігає своє центральне положення і довгий час залишається помітною у формі невеликої зірки чи веретеноподібної фігури, що складається з дрібних судин. Її легко помітити на поперечному зрізі старих коренів, де вона оточена вторинною ксилемою. Із часом первинна ксилема деформується і облітерується.

Камбій зберігає меристематичну активність упродовж усього життя органу, але працює періодично в залежності від сезону.

**Вторинна флоема** – комплексна тканина, до складу якої входять провідні, механічні і основні (паренхімні) тканини.

Провідна тканина представлена ситовидними трубками з клітинами-супутниками.

Механічна тканина утворена тонкостінними (на відміну від стебла) луб'яними склеренхімними волокнами, втім кількість їх незначна.

Основна тканина займає значну частину вторинної флоеми, представлена флоемною паренхімою та серцевинними променями (луб'яними). У клітинах основної тканини накопичуються різноманітні запасні речовини (крохмаль, інулін), формуються молочники та інші вмістища виділень.

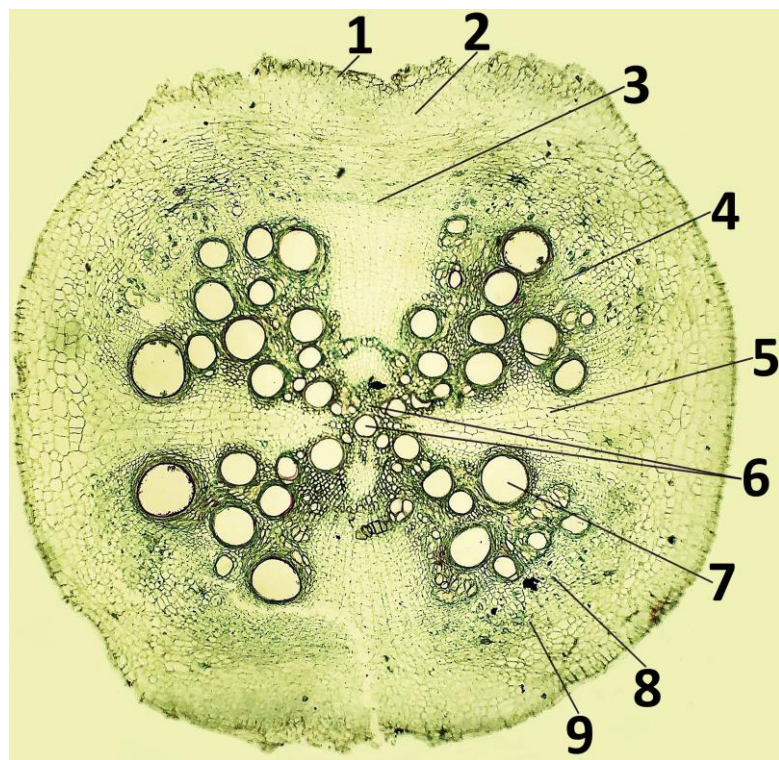
**Вторинна ксилема** – комплексна тканина, до складу якої входять провідні, механічні і основні (паренхімні) тканини.

Провідна тканина представлена трахеями і трахеїдами, які у корені, порівняно зі стеблом, відрізняються багаточисельністю, більш широкопорожнинні та тонкостінні, менш здерев'янілі.

Механічна тканина представлена лібриформом, проте клітини її не потовщені та утворюється їх менше, ніж у стеблі.

Основна тканина представлена ксилемною паренхімою та серцевинними променями (деревними). Ксилемна паренхіма добре розвинена, зазвичай оточує трахеї та накопичує запасні поживні речовини. Деревні промені, об'єднуючись з луб'яними, утворюють лубодеревні промені (серцевинні), які сприяють обміну речовин і газообміну між зовнішніми і внутрішніми зонами кореня. Лубодеревні промені кореня розвинені краще, ніж у стебла, у них відкладаються запасні поживні речовини (вуглеводи) на зиму.

Крім вторинних змін, які відбуваються в центральному циліндрі, суттєві зміни відбуваються і в первинній корі. Швидке наростання зсередини вторинних тканин зумовлює сильне потовщення кореня, тому первинна кора часто розривається. До цього часу клітини перициклу, активно поділяючись, утворюють широку зону паренхімних клітин, у зовнішній частині якої закладається кільце фелогену, який відкладає назовні корок, а досередини – багат шарову фелодерму. Таким чином, формується вторинна покривна тканина – *перидерма*. Корок остаточно ізолює паренхімну первинну кору від провідних тканин, тому клітини її відмирають і скидаються. При цьому тонкостінні клітини фелодерми, розростаючись, формують паренхімну тканину, розташовану на периферії кореня, що нагадує скинуту первинну кору. Таким чином, при вторинному потовщенні кореня залишаються тільки тканини сильно зміненого центрального циліндра.



**Рис. 12.10. Вторинна будова кореня гарбуза звичайного (*Cucurbita pepo*):**

- 1 – перидерма
- 2 – паренхіма вторинної флоєми
- 3 – міжпучковий камбій
- 4 – пучковий камбій
- 5 – серцевинний промінь
- 6 – первинна ксилема
- 7 – вторинна ксилема
- 8 – вторинна флоєма
- 9 – первинна флоєма

*Оригінальне мікрофото.*

У зв'язку з виконанням функції вмістищ запасних поживних речовин корені істотно змінюють свої розміри і форму. Велика кількість рослин можуть накопичувати у корені поживні речовини: якщо запасуюча паренхіма формується в головному корені, утворюється коренеплід, якщо в бічних коренях – кореневі бульби. Залежно від кількості шарів камбію і розташування паренхіми, що розростається, розрізняють такі типи коренеплодів:

- *монокамбіальні* – закладається один шар камбію, а запасні речовини можуть накопичуватися або в паренхімі ксилеми (ксилемний тип – редька, ріпа, редис), або в паренхімі флоєми (флоємний тип – морква, петрушка);

- *полікамбіальні* – закладання нового шару камбію відбувається через певні проміжки часу. Наприклад, у буряка нові шари камбію закладаються на периферії центрального циліндра – внаслідок цього утворюється кілька кілець провідних елементів і запасуючої паренхіми, між якими розташовані тяжі променевої паренхіми.



## ХІД РОБОТИ

### 1. Вивчити особливості анатомічної будови кореня однодольної рослини – півників німецьких (*Iris germanica*) (рис. 12.11).

Додаткові корені кореневища півників витримують у спирті для ущільнення. Зробіть поперечні зрізи з тонкого кореня та обробіть їх розчином Люголя та флороглюцином з хлоридною кислотою (для виявлення здерев'янілих елементів). Перенесіть зрізи у краплю гліцеролу або води.

При малому збільшенні помітно широку первинну кору кореня, яка займає більшу частину зрізу і відносно вузький центральний циліндр. Якщо зріз пройшов недалеко від всисної зони, то на периферії кореня можна виявити кореневі волоски ризодерми, що відмирають.

Первинна кора починається чітко вираженою трьохшаровою екзодермою. Великі шестигранні клітини її щільно з'єднані і трохи витягнуті в радіальному напрямі. У міру відмирання корневих волосків оболонки клітин екзодерми вкриваються зсередини тонкою субериною пластинкою (корковіють). Ця покривна тканина кореня виконує роль корку, але, на відміну від останньої, первинна за походженням.

Основна маса первинної кори пухка, з багаточисленними міжклітинниками. Вона представлена великими округлими паренхімними клітинами з живим вмістом. Клітини кори розташовані правильними концентричними рядами і слугують, як видно на забарвлених йодом препаратах, місцем накопичення великої кількості крохмальних зерен.

На межі з центральним циліндром первинна кора утворює шар щільно зімкнутих клітин ендодерми. На відміну від стебла ендодерма кореня має своєрідно потовщені радіальні і внутрішні тангентальні оболонки (на поперечному зрізі оболонки її клітин набувають підковоподібної форми). Відносно тонкими залишаються тільки зовнішні оболонки клітин. Серед клітин із підковоподібно потовщеними оболонками в ендодермі півників можна помітити окремі клітини з непотовщеними оболонками, цитоплазмою та великим ядром. Це пропусчні клітини, через які здійснюється обмін речовин між паренхімою кори і центральним циліндром. Вони зазвичай розміщені по одній навпроти променів первинної ксилеми.

Центральний циліндр починається перициклом, який представлений одним шаром дрібних, тонкостінних живих клітин, радіальні оболонки яких чергуються з оболонками клітин ендодерми. Безпосередньо до перициклу примикають провідні тканини кореня. На поперечному зрізі помітні правильні радіальні ксилемні групи, які утворюють фігуру багатопроменевої зірки. Кількість променів первинної ксилеми у корені півників може бути від восьми і більше (поліархний корінь). Кожен тяж ксилеми має вигляд трикутника, який впирається своєю верхівкою в перицикл. Тут, на межі з перициклом, лежать вузькі за діаметром і найбільш ранні за часом виникнення спіральні та кільчасті трахеїди протоксилеми. Відповідно, перші провідні елементи ксилеми в корені виникають на периферії прокамбіального тяжа (екзархно), диференціація наступних трахеальних елементів відбувається в доцентровому напрямі. Слідом за трахеїдами утворюються трахеї, при цьому кожен наступний формується всередину від попереднього, у відповідності з чим діаметр їх поступово зростає у напрямі від периферії до центру стели, де розташовуються найбільш молоді пористі трахеї, які сформувались пізніше (метаксилема).

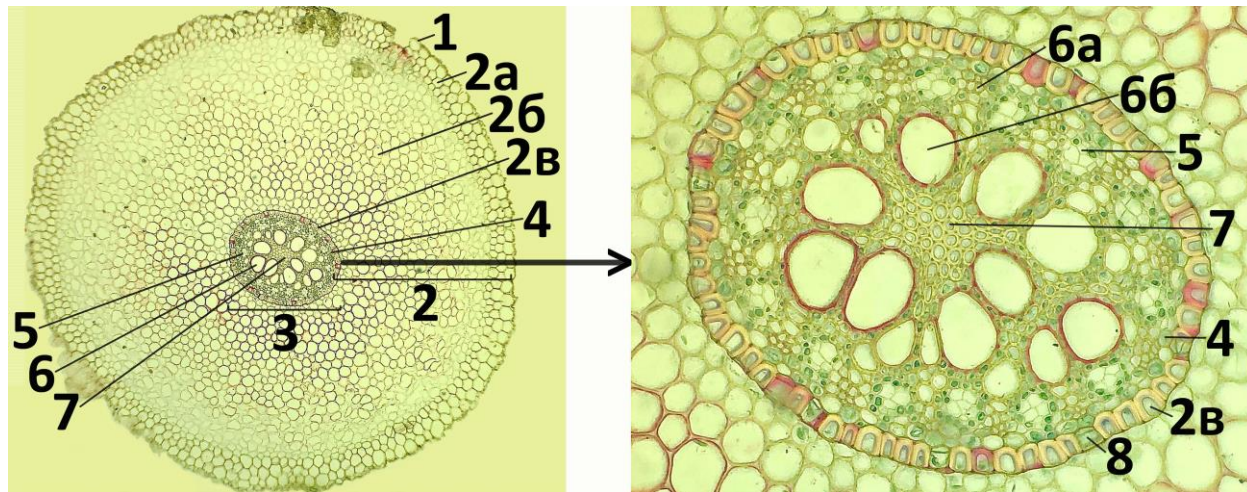
Первинна флоема розташована невеликими групами між променями ксилеми, розвивається доцентрово. У кожній радіальній ділянці флоєми чітко помітні багатогранні ситовидні трубки з клітинами-супутниками (менші за розмірами, заповнені цитоплазмою) та луб'яна паренхіма. Елементи флоєми відділені від променів первинної ксилеми вузьким шаром живих тонкостінних паренхімних клітин.

У центральній частині стели знаходиться невелика ділянка механічної тканини з клітин із рівномірно потовщеними здерев'янілими оболонками. Такі ж волокна



вклинюються між трахеями і трахеїдами, утворюючи єдиний центральний тяж механічної тканини.

**Зарисувати** поперечний зріз первинної будови кореня півників, зазначити ризодерму з кореневими волосками, первинну кору (екзодерму, мезодерму, ендодерму, пропускні клітини), центральний циліндр (періцикл, флоему, ксилему, склеренхіму).



**Рис. 12.11. Корінь півників німецьких (*Iris germanica*) (зліва) та його збільшений центральний циліндр (справа) на поперечному зрізі:**

1 – ризодерма, 2 – первинна кора (2а – екзодерма, 2б – мезодерма, 2в – ендодерма), 3 – центральний циліндр, 4 – періцикл, 5 – первинна флоема, 6 – первинна ксилема (6а – протоксилема, 6б – метаксилема), 7 – механічна тканина (склеренхіма), 8 – пропускна клітина

Оригінальні мікрофото.

## **2. Вивчити особливості анатомічної будови кореня дводольної рослини – гарбуза звичайного (*Cucurbita pepo*) після вторинного потовщення (рис. 12.10).**

Препарати виготовляють із витриманих у спирті коренів гарбуза діаметром 2,5-5 мм. Зрізи обробляють флороглюцином з хлоридною кислотою і розглядають у гліцеролі.

При вивченні препарату перш за все потрібно знайти у центрі зрізу первинну ксилему, яка збереглась від первинної будови кореня. Вона представлена чотирма, зрідка трьома чи п'ятьма короткими радіальними ланцюжками вузькопросвітних дрібних судин, які сходяться до однієї, більш широкої судини в центрі кореня.

Між променями первинної ксилеми розміщені три-п'ять великих відкритих провідних пучків. Кожен пучок на три четверті утворений вторинною ксилемою, яка включає широкопросвітні пористі трахеї, волокна і дрібноклітинну деревну паренхіму.

Ззовні елементи вторинної ксилеми хвилястою лінією огинає камбіальна зона. До периферії від камбію у пучку лежить вторинна флоема з добре помітними великими за розмірами ситовидними трубками, клітинами-супутниками і луб'яною паренхімою. Первинна флоема відтісняється на периферію пучка, деформована і внаслідок ранньої облітерації (сплюснення) ситовидних трубок погано помітна.

Від елементів первинної ксилеми, трохи вигинаючись між провідними пучками, протягуються серцевинні промені, які розширюються до периферії. Вони складаються з великих за розмірами, видовжених у радіальному напрямку живих тонкостінних клітин, утворених міжпучковим камбієм.

Ззовні корінь вкритий перидермою, у якій можна розрізнити кілька зовнішніх шарів, сплюснутих клітин корку з оболонками бурого кольору. За корком розташований шар вузьких клітин фелогену та фелодерма. Клітини внутрішніх шарів фелодерми разом із похідними періциклу утворюють зовні від провідних пучків і променів паренхімну зону, чітко виражену по всьому колу зрізу.

Вторинна ксилема, вторинна флоема, променева і луб'яна паренхіма – нові тканини, які з'являються в результаті вторинного потовщення кореня.

*Зарисувати поперечний зріз кореня гарбуза після вторинних змін, зазначити перидерму, первинну флоему, вторинну флоему, камбій (пучковий, міжпучковий), вторинну ксилему, первинну ксилему, серцевинний промінь.*

### **Заняття № 13. Лабораторна робота: АНАТОМІЧНА БУДОВА ЛИСТКІВ**

**МЕТА:** вивчити особливості анатомічної будови листків різних типів.

**ЗАВДАННЯ:** вміти встановлювати та розпізнавати за поперечним зрізом типи анатомічної будови листків голонасінних та покритонасінних рослин.

**ОБЛАДНАННЯ:** світлові мікроскопи, чашки Петрі, спиртівки, предметні й покривні скельця, препарувальні голки, пінцети, скляні палички, ножиці, леза бритви, піпетки.

**МАТЕРІАЛИ І РЕАГЕНТИ:**

- листок камелії японської (*Camellia japonica* L.). та хвоїнки сосни звичайної (*Pinus sylvestris* L.);

- фільтрувальний папір, дистильована вода, серцевина стебла бузини, 95%-ний етиловий спирт, гліцерол, розчин флороглюцину і хлоридної кислоти, розчин Люголя.

### **ТЕОРЕТИЧНІ ВІДОМОСТІ**

**Листок** – вегетативний орган рослини, частина пагону. Він виконує три основні функції: фотосинтез, газообмін і транспірацію. Також листок може слугувати місцем запасання поживних речовин та води, органом вегетативного розмноження, руху та ін.

Листок складається з листової пластинки, черешка, основи листка і, часом, прилистків.

*Листкова пластинка* – найбільша частина листка, яка здійснює його основні функції. У зв'язку з нерівномірним освітленням верхнього і нижнього боків листка листкова пластинка має, як правило, дорзовентральну будову, тобто будова верхнього (вентрального) боку листка, відрізняється від будови нижнього (дорзального). Винятком є листки цибулі, деяких волошок, гвоздик, багатьох злакових, які мають циліндрично-радіальну будову.

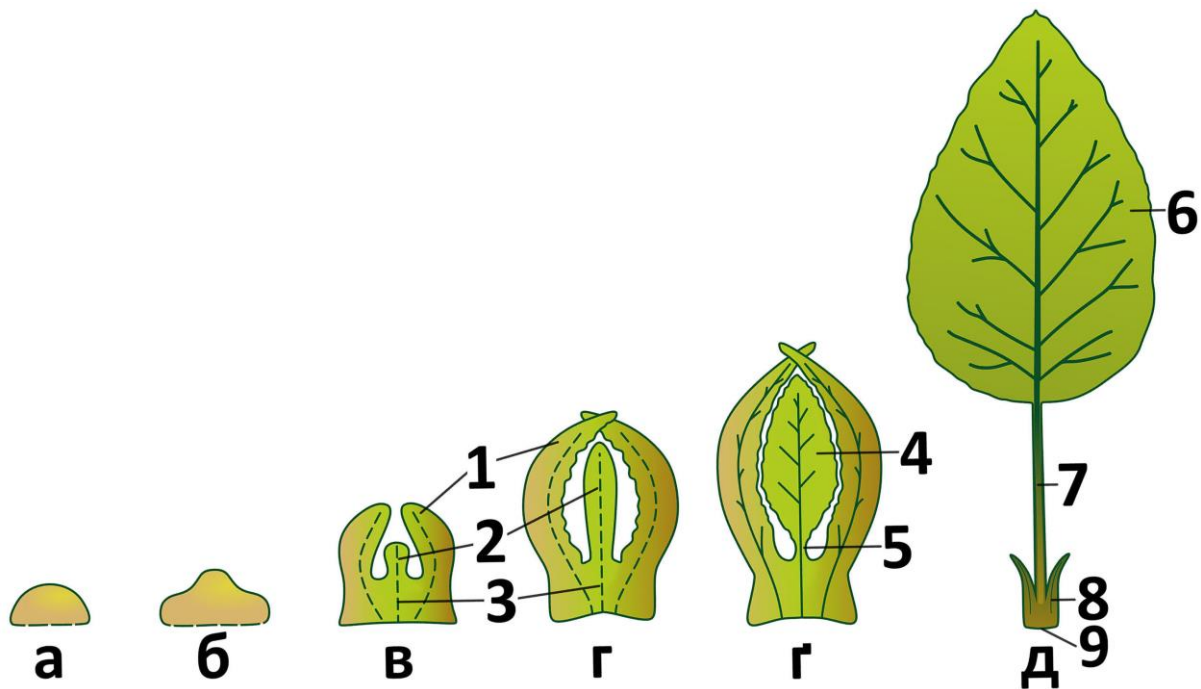
*Черешок* – вузька стеблоподібна частина листка між пластинкою і вузлом пагону. Він регулює положення листової пластинки, вигинаючись у напрямку до світла, а також має механічне значення для послаблення механічного впливу на пластинку при дощі, граді, вітрі та ін. Через черешок відбувається зв'язок листка і стебла; у ньому добре розвинені провідні і механічні тканини.

*Основа листка* – базальна частина листа, з'єднана зі стеблом. Якщо основа листка розростається, то утворюється листкова піхва, яка охоплює стебло, формуючи трубку (родини злакових, лілійних, зонтичних). Піхва захищає пазушні бруньки та основи меживузлів.

*Прилистки* в типових випадках – невеликі листкоподібні пластинки, розміщені парно в основі черешка листка. Функція їх – захист молодих бруньок, після розвитку яких вони стають непотрібними і у багатьох рослин опадають.

**Розвиток листка.** Листки розвиваються в конусі наростання (внутрішньобрунькова фаза розвитку). Вони закладаються екзогенно у вигляді невеликих горбків (зачатків листків, листових примордіїв) як бічні вирости апікальної меристеми. Листковий примордій деякий час рівномірно росте в ширину і висоту, а потім його верхівка стає трьохлопатевою. Бічні лопаті верхівки примордія розростаються в прилистки, причому спочатку вони ростуть інтенсивніше, ніж центральна лопать. Згодом у процесі росту центральна лопать примордія стає майже циліндричною, формуючи

майбутню вісь листка, яка складається з середньої жилки та черешка (або тільки з середньої жилки у сидячих листків) (рис. 13.1).



**Рис. 13.1. Послідовні етапи розвитку листка у дводольних:**

1 – прилистки, які формуються, 2 – листкова вісь, 3 – основа зачатка листка, 4 – листкова пластинка, яка формуються, 5 – черешок, який формуються, 6 – листкова пластинка, 7 – черешок, 8 – прилистки, 9 – основа листка

Спочатку меристематична активність вісі листка концентрується на верхівці, яка витягується мітотичними поділами (*апикальний ріст*), проте цей ріст не тривалий. Далі листок переходить до вставного (*інтеркалярного*) росту, який зосереджений у нижній (базальній) частині вісі. Цей ріст досить тривалий, особливо в однодольних рослин (злакових, осок та ін.). Таким чином, листок росте в довжину головним чином за рахунок інтеркалярного росту, тобто поділів і (в основному) розтягування клітин усієї пластинки.

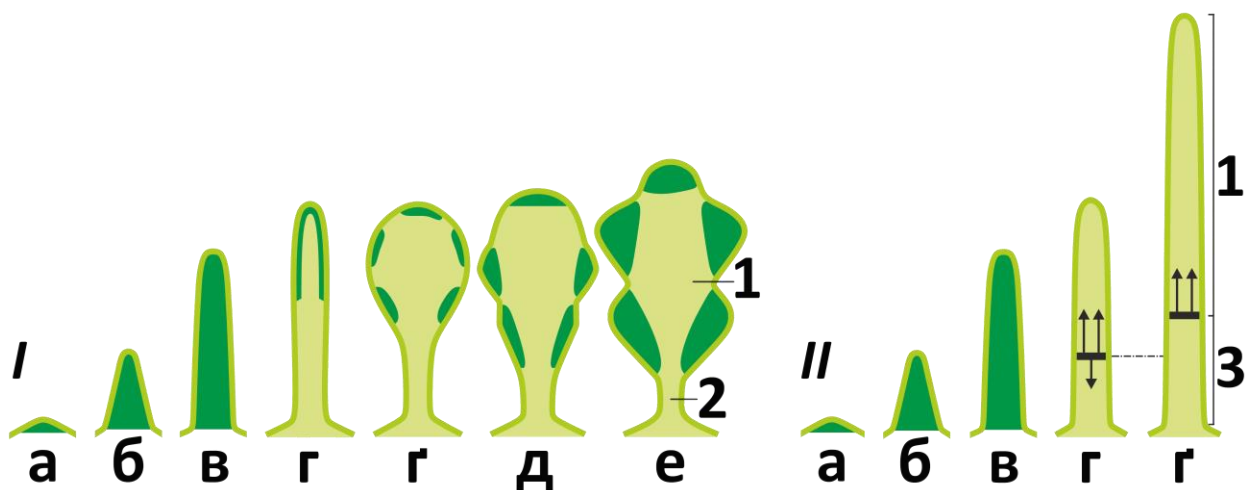
Надалі у дводольних рослин із двох протилежних боків вісі листка поздовжніми валиками закладається *маргінальна (крайова)* меристема, яка формує листову пластинку. Якщо крайовий ріст рівномірний, то формується цілнокрайй листок. При нерівномірному маргінальному рості виникають зубці, лопаті чи сегменти листової пластинки (рис. 13.2).

Маргінальний ріст звичайно не тривалий і змінюється рівномірним так званим *поверхневим ростом* листової пластинки (позабрунькова фаза розвитку, починається з моменту розгортання бруньки). Поверхневий ріст відбувається за рахунок багаторазових поділів усіх клітин зачатка листка і подальшого збільшення їхніх розмірів. Це призводить до збільшення поверхні листків у десятки, сотні і навіть тисячі разів.

У однодольних рослин вісь листка як така не формується, а середня лопать трьохлопатевого листового примордія залишається плоскою і швидко припиняє апікальний ріст. Маргінальний (крайовий) ріст не починається. Проте для листка однодольних притаманний тривалий інтеркалярний ріст біля основи листка. У результаті поділу клітин цієї меристеми до основи листка формується листкова піхва, а у протилежному напрямі розвивається листкова пластинка. Поки функціонує інтеркалярна меристема, ріст листків може тривати необмежено. У результаті цього трави можуть відновлювати ріст після косіння або обгризання тваринами (рис. 13.2).

У дводольних рослин останнім формується черешок (у черешкових листків) шляхом інтеркалярного росту в основі осі листка. У листка однодольних черешок відсутній.

*Диференціація мезофілу.* Мезофіл диференціюється з похідних від маргінальної меристеми клітин. Ці клітини поділяються у різних площинах до тих пір, поки не утвориться характерна кількість шарів мезофілу. Відмінності в швидкості поділів і розтягуванні клітин різних шарів пластинки призводять до утворення багаточисельних міжклітинників і типової будови мезофілу. Так, поділ клітин при утворенні палисадної паренхіми триває довше, ніж при утворенні губчастої паренхіми і нижньої епідерми. Розростання клітин епідерми триваліше, ніж клітин мезофілу. Внаслідок такої різниці в рості різних шарів з'являються натяги і тиск, що обумовлюють роз'єднання клітин губчастої тканини і менше – палисадної. Таким чином, виникають порожнини і міжклітинні ходи в мезофілі листка.



**Рис. 13.2. Схема розвитку листків у дводольних (I) та однодольних (II) рослин.**

Темно-зеленим позначено зони росту з периклінальними та антиклінальними поділами, стрілками – напрям поділів.

1 – листкова пластинка, 2 – черешок, 3 – піхва

У рослин, листки яких відрізняються більш-менш вертикальним положенням, дорзовентральність порушується і листок у гістологічному відношенні стає ізолатеральним, тобто однаковим із обох боків. Диференціація мезофілу на палисадну і губчасту тканини не відбувається. З обох боків такого листка паренхімні клітини майже однакової довжини, великих міжклітинників немає.

*Розвиток провідних тканин.* До або під час формування зачатка листка під ним з'являється прокамбіальний тяж, який розвивається як уверх, у листовий примордій, так і вниз, у стебло, в результаті чого утворюються вертикальні листові сліди.

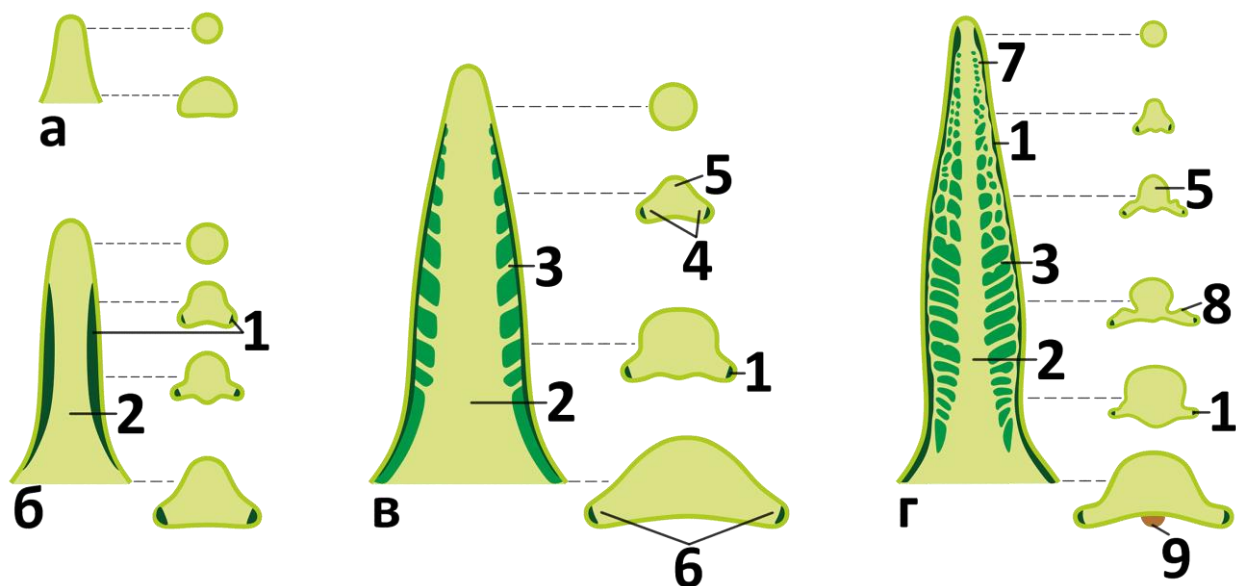
У дводольних рослин прокамбіальний тяж середньої (головної) жилки виникає у вісі листка із середнього шару клітин меристеми. Диференціюється цей тяж акропетально, тобто наростає вверх услід за ростом примордія. Прокамбіальний тяж формує бічні жилки першого порядку, які розвиваються від головної жилки в напрямку країв. У однодольних із широкими листками, більші жилки також розвиваються акропетально. Дрібні жилки різних порядків, як у дводольних, так і у однодольних диференціюються базипетально, таким чином верхівка листка першою закінчує розвиток прокамбіальної системи, тобто набуває повної системи жилкування, що відображає загальну послідовність розвитку цього органу «зверху вниз» (рис. 13.3).

Провідні елементи формуються тяжами прокамбію. Флоема остаточно диференціюється раніше ксилеми. На початкових стадіях диференціації першою акропетально розвивається протофлоема, за якою слідує протоксилема. Диференціація протофлоєми і протоксилеми відбувається в період росту листка в довжину. Після досягнення листком остаточного видовження починається базипетальна диференціація з



прокамбію метафлоєми і метаксилеми у великих жилках, і в дрібніших жилках, які, на відміну від великих жилок, не мають ні протофлоєми, ні протоксилеми.

**Анатомічна будова листка.** Пластинка листка складається з покривної, основної (паренхімної), провідної та механічної тканин (рис. 13.4).



**Рис. 13.3. Схема розвитку листка тютюна справжнього (*Nicotiana tabacum* L.) на поздовжніх та поперечних зрізах:**

а – листкова вісь без пластинки; б – з двох протилежних боків вісі листка поздовжніми валиками закладається *маргінальна (крайова)* меристема, яка починає формувати листову пластинку, а також крила черешка (результат короточасної активності цієї меристеми); в – у процесі росту пластинки стають помітними бічні жилки першого порядку, які відходять від середньої (головної) жилки та крила черешка; г – примордій видовжується, у процесі росту пластинки вздовж великих жилок з'являються вирости паренхімної тканини (гребені), дрібні жилки починають розвиватись біля верхівки листка (базипетальний напрям)

1 – маргінальна меристема, 2 – середня жилка, 3 – бічна жилка першого порядку, 4 – пластинка, 5 – виступ із середньою жилкою, 6 – крила черешка, 7 – дрібна жилка, 8 – гребінь, 9 – пазушна брунька

**Епідерма** – покривна тканина листка. Вона захищає листок від висихання, механічних впливів, проникнення мікроорганізмів. Разом із тим епідерма через наявність продихів є проникною для вуглекислого газу, кисню і води.

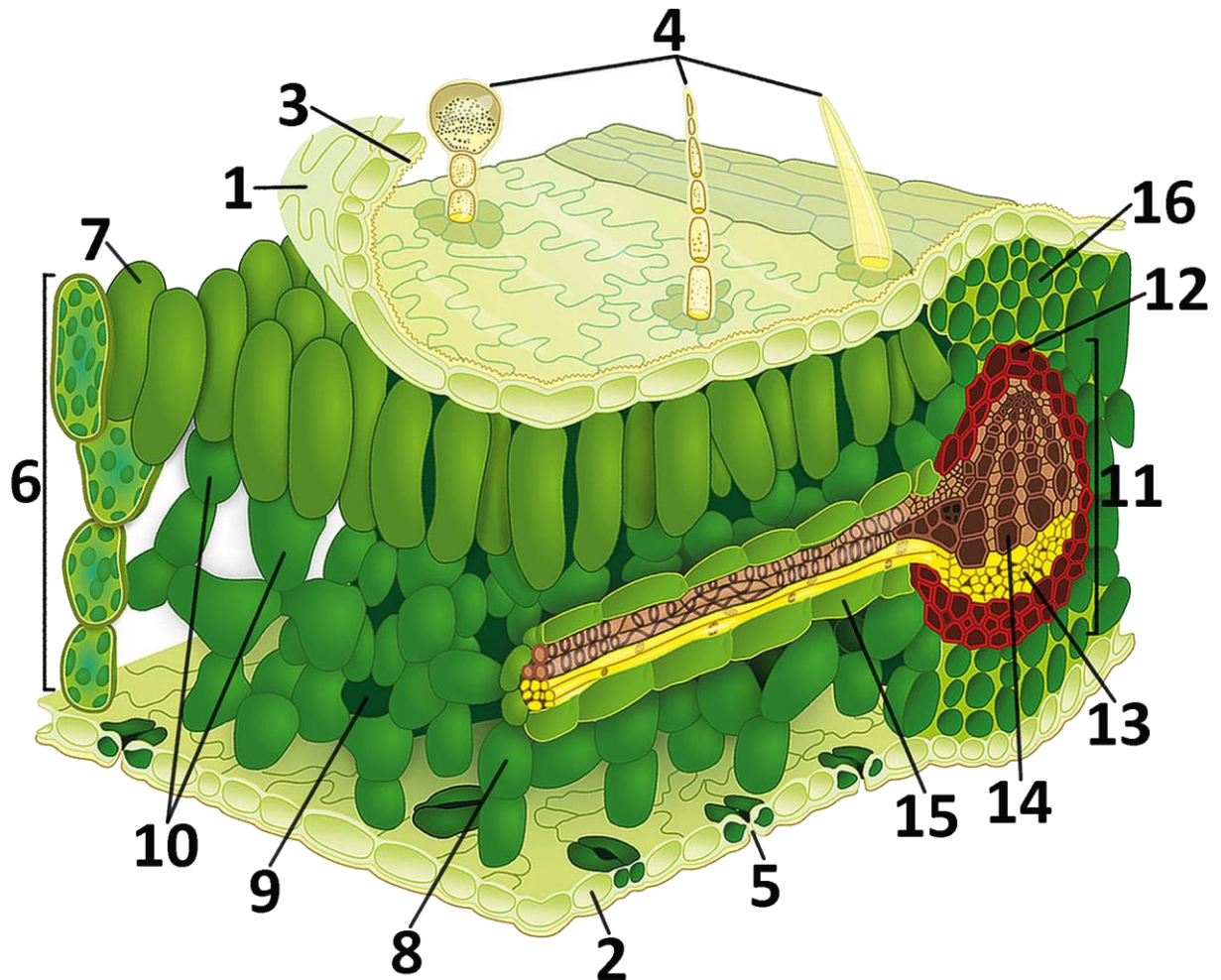
Епідерма складається з одного шару клітин (іноді двох-трьох), щільно з'єднаних між собою завдяки звивистій формі. Зовнішня оболонка верхньої епідерми листка, яка більше освітлюється і сильніше нагрівається, часто вкрита кутикулою, що зменшує втрати води. В епідермі наземних рослин хлоропласти здебільшого відсутні (але присутні у замикаючих клітинах продихів), тому вона прозора і добре пропускає сонячне проміння у фотосинтезуючі тканини листка.

Продихи зазвичай багаточисельні у епідермі нижнього боку листка. У рослин гідрофітів, листки яких плавають на поверхні води, продихи зустрічаються тільки у епідермі верхнього, контактуючого з повітрям, боку листка. У листків ксерофітів (рослин посушливих місцезростань), як правило, більше продихів, ніж у рослин-мезофітів. Вважають, що це забезпечує більш інтенсивний газообмін у нечасті періоди сприятливого водопостачання. У багатьох ксерофітів продихи занурені в заглибини, що сприяє зменшенню втрат води. Також на поверхні листків зустрічаються епідермальні волоски (трихоми), густий покрив яких також знижує витрати вологи.

У листків дводольних рослин продихи часто розсіяні на поверхні безладно, в однодольних вони розташовані рядами, паралельними осі листка та розвиваються від верхівки до основи.

У деяких рослин під епідермою утворюється особливий шар клітин (гіподерма), що посилює міцність листка. Часто оболонки клітин гіподерми потовщуються і виконують механічну функцію, а у рослин посушливих місцезростань захищають від надмірного випаровування.

**Основна паренхіма** – мезофіл (м'якуш) листка, або асиміляційна паренхіма (хлоренхіма) знаходиться між верхньою і нижньою епідермою. У типових дорзовентральних листків мезофіл диференційований на стовпчасту (палісадну) і губчасту (пухку) паренхіми. Зазвичай палісадна паренхіма розташована на верхньому боці листка, губчаста – на нижньому. У ксерофітів палісадна паренхіма часто знаходиться з обох боків листка, а у деяких рослин (кукурудзи та інших злакових) клітини мезофілу більш-менш однакові за формою і відмінності між типами паренхіми відсутні.



**Рис. 13.4. Об'ємне зображення внутрішньої будови листка дводольної рослини:**

1 – верхня епідерма, 2 – нижня епідерма, 3 – кутикула, 4 – волоски (трихоми), 5 – продих, 6 – мезофіл, 7 – палісадна (стовпчаста) паренхіма, 8 – губчаста паренхіма, 9 – міжклітинник, 10 – збираючі клітини, 11 – жилка (провідний пучок), 12 – склеренхіма, 13 – флоема, 14 – ксилема, 15 – клітини обкладки провідного пучка, 16 – коленхіма

Клітини *палісадної паренхіми* видовжені, циліндричні, розміщені перпендикулярно до поверхні листка і відповідно паралельно сонячним променям. У деяких рослин вона одношарова, іноді двошарова, зрідка (у світлолюбних рослин) багатшарова. Це головна асиміляційна тканина листка, тому вона багата на хлоропласти, які розташовуються у пристінному шарі цитоплазми. На поперечному зрізі клітини округлі, повного змикання між ними не відбувається, залишаються міжклітинники для вільного газообміну та транспірації. Хлоропласти вдень збираються біля тих ділянок клітинної оболонки, які прилягають до міжклітинників, тобто ближче до дифундуючого в клітину вуглекислого газу, який розчиняється у воді клітинної оболонки. Сонячні промені розсіюються в

цитоплазмі, що має велике значення, оскільки хлоропласти багатьох рослин уникають яскравого, прямого сонячного світла: у цьому випадку вони розташовуються уздовж антиклинальних оболонок, у результаті чого найближчі до поверхні органа хлоропласти екранують глибше розташовані. При слабкому освітленні хлоропласти знаходяться біля периклинальних оболонок клітини і максимально експоновані падаючим променям. Це має велике значення, оскільки паралельно з асиміляцією Карбону в циклі Кальвіна відбувається індуковане світлом окислення вуглеводів (фотодихання), причому зі збільшенням освітленості його інтенсивність росте швидше, ніж інтенсивність фотосинтезу.

Під палісадною паренхімою розташована *губчаста паренхіма*. Вона складається з клітин неправильної форми, які розташовуються пухко, утворюючи велику кількість міжклітинників. У губчастій паренхімі хлоропластів менше, ніж у палісадній, що свідчить про меншу її участь у фотосинтезі. Особлива будова губчастої паренхіми забезпечує випаровування води листком. Вода випаровується у міжклітинники, а потім через продихи в атмосферу. Крім того, через продихи по міжклітинниках губчастої паренхіми повітря надходить до палісадної паренхіми для здійснення процесів фотосинтезу та дихання.

Верхній шар губчастої паренхіми утворює ряд спеціальних *збираючих клітин*, які мають форму лійок і прилягають одночасно до кількох клітин палісадної паренхіми. У збираючі клітини надходять утворені в процесі фотосинтезу органічні речовини, що передаються в провідні пучки.

**Провідна тканина** листка представлена багаточисельними провідними пучками (жилками), які безпосередньо пов'язані з провідною системою стебла. У більшості дводольних вони формують розгалужену систему, у якій від великих жилок відгалужуються дрібніші. Таке жилкування називають *сітчастим*. В однодольних безліч жилок приблизно однакового розміру проходить уздовж листка паралельно одна одній. Таке жилкування називається *паралельним*. При цьому поздовжні жилки пов'язані між собою більш дрібними, утворюють складну сітку.

Провідні пучки листків колатеральні, здебільшого закриті. Ксилема в пучках обернена до верхнього боку листка, флоема – до нижнього. Великі пучки часто оточені **механічними тканинами** – склеренхімними волокнами (опорна функція) або коленхімою (надає міцності та еластичності листку). Крім того, великі пучки оточені паренхімою, що містить мало хлоропластів, а дрібні пучки – одним чи більше шарами компактно розміщених клітин, які утворюють *обкладку* провідного пучка (*пучкову ніхву*). Обкладка супроводжує пучок до самого закінчення, тому провідні тканини не контактують із міжклітинниками і всі речовини, які надходять у провідні тканини або виходять із них, неминуче проходять через клітини обкладки.

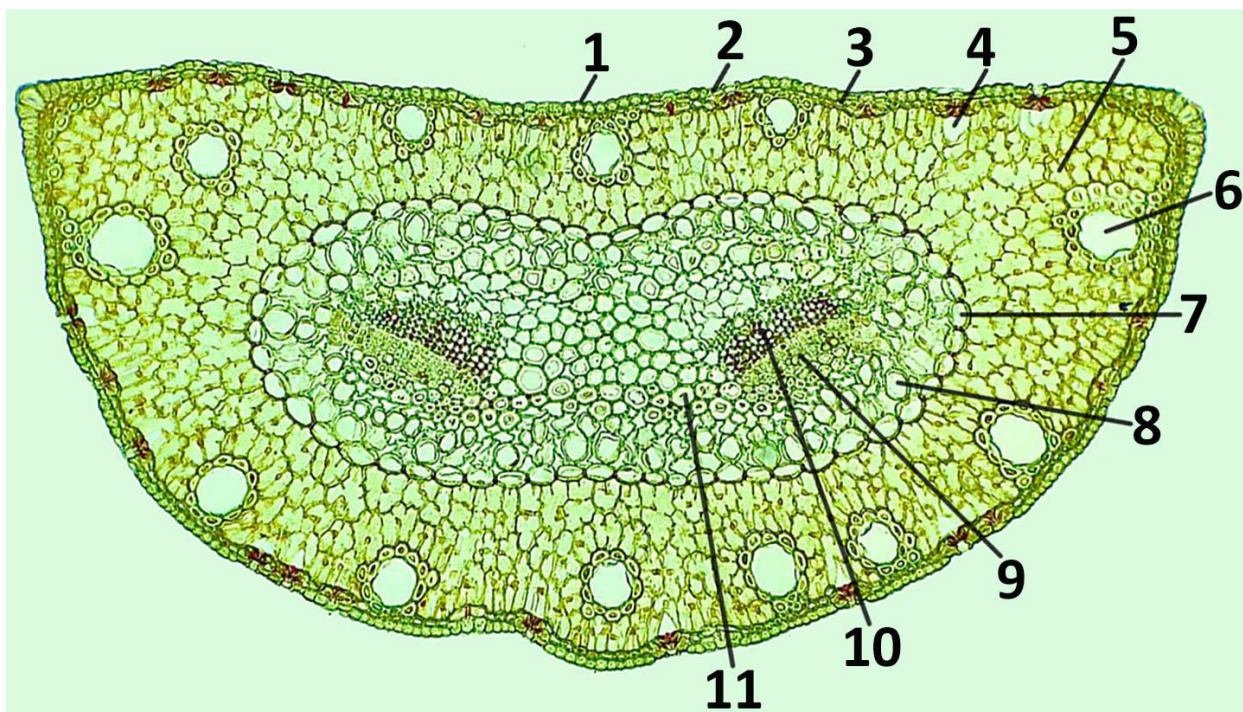
При розгалуженні великих провідних пучків відбувається спрощення їхньої будови: зникають механічні тканини, потім флоема, трахеї поступають трахеїдам.

**Особливості будови листків хвойних.** Анатомічна структура голкоподібних листків (хвоїнок) своєрідна (рис. 13.5). Хвоїнка вкрита **епідермою**, оболонки якої сильно кутинізовані. Під епідермою розташований шар клітин із потовщеними оболонками – **гіподерма**, яка поряд із механічною функцією захищає рослину від надмірного випаровування. Продихи розміщені по всій епідермі як із верхнього, так і з нижнього боку, в заглибинах епідерми – на рівні клітин гіподерми.

**Основна паренхіма** – мезофіл, складається з однотипних паренхімних клітин. Оболонки цих клітин мають особливі складки, обернені всередину клітини. Оскільки цитоплазма з хлоропластами прилягає до оболонок клітини, то завдяки складкам збільшується площа розміщення і кількість хлоропластів, а відповідно збільшується і фотосинтезуюча поверхня. Таким чином, мезофіл хвої називається *складчастою хлоренхімою*. У мезофілі хвої розташовані смоляні ходи.



За складчастою хлоренхімою знаходиться шар клітин *ендодерми*, який оточує центральний циліндр (стелу) листка. Два провідні пучки в центрі хвоїнки оточені *провідною (трансфузійною) паренхімою*. Мертві клітини трансфузійної паренхіми здійснюють транспорт води і мінеральних речовин із трахеїд у клітини мезофілу, а живі клітини – пластичних речовин із клітин мезофілу у флоему.



**Рис. 13.5. Хвоїнка сосни звичайної (*Pinus sylvestris*) на поперечному зрізі:**

1 – кутикула, 2 – епідерма, 3 – гіподерма, 4 – продих, 5 – складчаста хлоренхіма, 6 – смоляний хід, 7 – ендодерма, 8 – трансфузійна паренхіма, 9 – флоема провідного пучка, 10 – ксилема провідного пучка, 11 – механічна тканина – склеренхіма

У центрі хвоїнки іноді розташований тяж зі склеренхімних волокон, які щільно прилягають до провідних пучків та з'єднують їх в єдине ціле. Завдяки цьому в центрі пучка створюється механічна опора, яка надає міцності хвоїнці. Провідні пучки колатерального типу. Ксилема у пучках представлена трахеїдами, у флоемі відсутні клітини-супутники.

**Листопад.** Рослини, особливо дерева і чагарники, поділяють на листопадні та вічнозелені (вкриті листям упродовж усього року, кожен листок яких зберігається більше 12 місяців, зрідка – понад 5 років). До вічнозелених відноситься більшість хвойних. Тривалість життя листків-хвоїнок сосни – три-п'ять років, тису – шість-десять, ялиці – три-десять, рекордсменом є сосна остиста (*Pinus longaeva* D.K.Bailey), хвоїнки якої тримаються до 45 років.

Листопадні багаторічні рослини відрізняються тим, що щорічно, з настанням несприятливого для вегетації сезону, всі їхні листки мертвіють і опадають. Навіть у тропіках, де відсутні низькі температури, листопад – закономірне явище на тих територіях, де чергуються дощовий і посушливий сезони.

У помірних широтах осінній листопад пов'язаний зі зниження температури ґрунту. При цьому листки продовжують випаровувати воду, але корінь із холодного ґрунту починає гірше її поглинати, тому рослина терпить фізіологічну посуху. При низькій температурі порушується і фотосинтез. Осінні листки поступово жовтіють або червоніють внаслідок руйнування хлорофілу (при пониженні температури), на відміну від інших пігментів (каротиноїдів, антоціанів), які зберігаються довше.



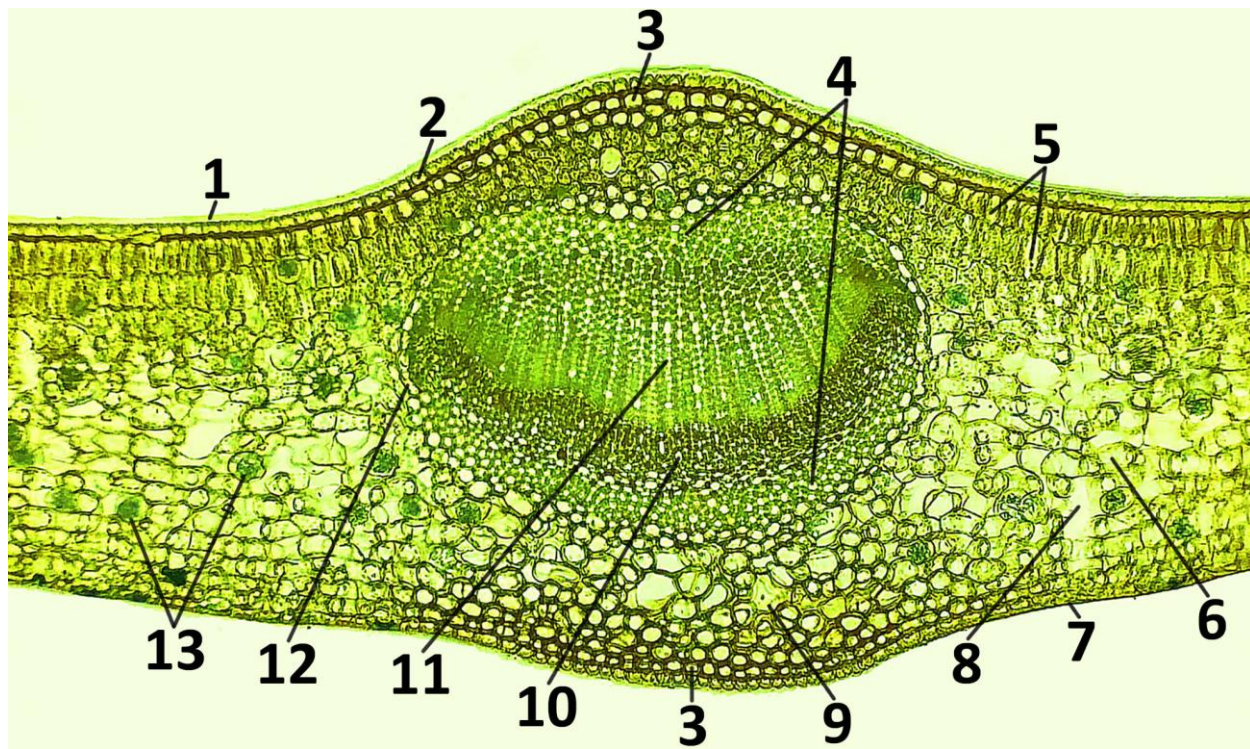
Для більшості листопадних рослин процес опадання листків супроводжується ефективним захистом травматичних зон відділення від висихання і проникнення патогенів. У основі черешка, незадовго до листопаду (у деяких видів на початку вегетаційного сезону) з'являється тонкий поперечний прошарок клітин – *відокремлюючий шар*, який пронизує всі тканини, окрім провідних пучків. У місці розвитку відокремлюючого шару механічні тканини розвинуті слабо або зовсім відсутні. До моменту опадання листка трахеальні елементи пучків у цій зоні заповнюються тилами, камедями, слизами, а ситовидні трубки закупорюються кальозою. Клітини відокремлюючого шару зазнають природної мацерації – роз'єднання клітин внаслідок руйнування міжклітинної речовини. Після цього під впливом власної ваги та різних зовнішніх факторів (дощ, вітер) провідні тканини розриваються і листок відпадає. Опадання листків завершується ізоляцією ран (листового рубця) на поверхні пагонів. Під віддільним шаром із клітин камбію утворюється *ізолюючий шар* у вигляді перидерми.

## ХІД РОБОТИ

### 1. Вивчити анатомічну будову поперечного зрізу листка камелії (*Camelia japonica*) (рис. 13.6).

Поперечний зріз листка камелії має проходити через середню жилку. Одні зрізи покладіть у краплю води, інші – обробіть флороглюцином із хлоридною кислотою та розгляньте препарати під мікроскопом.

На зрізі видно, що зовні листок вкритий одношаровою епідермою з потужною кутикулою. Під епідермою розташовані два ряди палисадної паренхіми, за ними глибше губчаста паренхіма. У клітинах губчастої паренхіми є друзи кальцій щавлевокислого. В мезофілі зустрічаються склереїди. Провідні пучки закриті колатеральні (ксилема обернена до верхнього боку листка, флоема – до нижнього), оточені склеренхімою. Паренхімна обкладка, утворена шаром тонкостінних клітин, які не містять хлоропластів, відділяє провідний пучок зі склеренхімою від мезофілу.



**Рис. 13.6. Листок камелії (*Camelia japonica*) на поперечному зрізі:**

1 – кутикула, 2 – епідерма, 3 – коленхіма, 4 – склеренхіма, 5 – палисадна паренхіма, 6 – губчаста паренхіма, 7 – продих, 8 – повітряна порожнина, 9 – астросклереїда, 10 – флоема, 11 – ксилема, 12 – паренхімна обкладка, 13 – клітини з друзами

**Зарисувати** поперечний зріз листка камелії, зазначити епідерму, кутикулу, палисадну паренхіму, губчасту паренхіму, тканини закритого колатерального пучка (ксилему, флоему), склеренхімну обкладку пучка, склерейди, продихи, повітряну порожнину.

**2. Вивчити анатомічну будову поперечного зрізу хвої сосни звичайної (*Pinus sylvestris*) (рис. 13.5).**

Хвоїнки для виготовлення зрізів мають бути витримані у спирті для видалення смоли, яка утруднює роботи з лезом бритви. Зробіть кілька тонких поперечних зрізів хвоїнки, частину з яких обробіть флороглюцином і хлоридною кислотою, інші – розчином Люголя та розгляньте під мікроскопом.

Зовні хвоїнка вкрита епідермою з товстим шаром кутикули. Клітини епідерми квадратні, оболонки їх потовщені, нездерев'янілі. Під епідермою розташована гіподерма, яка складається з одного, а в кутках хвоїнки – із двох-трьох шарів волокон із менш потовщеними здерев'янілими оболонками. У заглибинах епідерми на одному рівні з гіподермою розміщені продихи. Під гіподермою знаходиться мезофіл, який складається з кількох шарів паренхімних клітин однорідної будови. Оболонки клітин мезофілу місцями врастають усередину порожнини клітини, утворюючи складки. У мезофілі листка проходять смоляні ходи. Центральна частина листка оточена однорядним шаром паренхімних клітин – ендодермою, клітини якої на радіальних оболонках мають потовщення – пояски Каспарі.

Провідна система представлена двома колатеральними провідними пучками. Їх ксилемна частина, утворена трахеїдами, спрямована до плоского боку листка, флоема – до випуклого. Між пучками розташовуються групи товстостінних механічних волокон (склеренхіма). Простір навколо пучків у центральній частині хвоїнки зайнятий паренхімними клітинами (трансфузійна паренхіма). Вони бувають двох типів: одні – зі здерев'янілими оболонками, мертві (проводять воду та мінеральні речовини з трахеїд у клітини мезофілу), інші – живі (транспортують пластичні речовини з клітин мезофілу у флоему).

**Зарисувати** поперечний зріз хвої сосни, зазначити епідерму, кутикулу, занурений продих, гіподерму, складчасту паренхіму, смоляні ходи (канал, епітеліальні клітини, склеренхімні клітини), ендодерму, трансфузійну паренхіму, склеренхіму, провідні пучки (ксилему, флоему).

## СПИСОК ВИКОРИСТАНИХ ДЖЕРЕЛ

1. Атлас з анатомії рослин (рослинна клітина, тканини, органи) / Сербін А.Г., Карتماзова Л.С., Руденко В.П., Гонтова Т.М. Х. : Колорит, 2006. 86 с.: іл.
2. Барна М.М. Ботаніка. Практикум з анатомії та морфології рослин : навчальний посібник / М.М. Барна. Тернопіль : ТзОВ «Терно-граф», 2014. 304 с.: іл.
3. Брайон О.В., Чикаленко В.Г. Анатомія рослин : Підручник. К. : Вища шк., 1992. 272 с.: іл.
4. Войтюк Ю.О., Кучерява Л.Ф., Баданіна В.А., Брайон О.В. Морфологія рослин з основами анатомії та цитоембріології / Під ред. проф. О.В. Брайона. К. : Фітосоціоцентр, 1998. 216 с.
5. Григора І.М., Якубенко Б.Є., Алейніков І.М. та ін. Ботаніка. Практикум : навчальний посібник. 5-е вид., перероблене та доповнене. К. : Арістей, 2006. 340 с.
6. Красільнікова Л.О., Авксентьєва О.О., Садовниченко Ю.О. Анатомія рослин. Рослинна клітина, тканини, вегетативні органи : Навч. посіб. Х. : ХНУ імені В.Н. Каразіна, 2013. 260 с.
7. Красільнікова Л.О., Садовниченко Ю.О. Анатомія рослин. Рослинна клітина, тканини, вегетативні органи : Навч. посіб. Х. : Вид. група «Основа», 2007. 237 с.: іл.
8. Лазарєв О.В. Анатомія рослин. Лабораторний практикум. К. : Видавничий дім «КМ Academia», 1997. 176 с.
9. Нечитайло В.А., Кучерява Л.Ф. Ботаніка. Вищі рослини. К. : Фітосоціоцентр, 2001. 432 с.
10. Петрус Ю.Ю., Мезев-Крічфалушій Г.М. Анатомія рослин : навчально-методичний посібник. Ужгород : Ужгородський університет, 1995. 88 с.
11. Потульніцький П.М., Первова Ю.О., Сакало Г.О. Ботаніка (анатомія і морфологія рослин). К. : Вища школа, 1971. 356 с.
12. Проценко Д.П., Брайон О.В. Анатомія рослин. 4-те вид., перер. й доповн. : Підручник для вузів. К. : Вища школа, 1981. 280 с.
13. Стеблянка М.І. та ін. Ботаніка: Анатомія і морфологія рослин : Навч. посібник / М.І. Стеблянка, К.Д. Гончарова, Н.Г. Закорко. К. : Вища школа, 1995. 384 с.: іл.
14. Boubetra K., Amirouche N., Amirouche R. Morpho-anatomical diversity of five species of the genus *Asparagus* (Asparagaceae) from Algeria. *Acta Botanica Croatica*. 2022. Vol. 81, № 2. P. 168-176.
15. Evert R.F. Esau's Plant Anatomy, Meristems, Cells, and Tissues of the Plant Body: their Structure, Function, and Development / Ray F. Evert. – 3rd ed. – New Jersey: John Wiley and Sons, Inc, 2006. – 601 pp.
16. Lee J.-Y., Lu H. Plasmodesmata: the battleground against intruders. *Trends in Plant Science*. 2011. Vol. 16, Issue 4. P. 201-210.
17. Mullendore D.L. Windt C.W., Van As H., Knoblauch M. Sieve tube geometry in Relation to phloem flow. *The Plant Cell*. 2010. Vol. 22, Issue 3. P. 579-593.
18. Sanchez P., Nehlin L., Greb T. From thin to thick: major transitions during stem development. *Trends in Plant Science*. 2012. Vol. 17, Issue 2. P. 113-121.
19. Strasburger E., Noll F., Schenck H., Schimper A.F.W. *Lehrbuch der Botanik für Hochschulen*. – Stuttgart; Jena; Lübeck; Ulm: G. Fischer, 1998. – 1007 pp.
20. Wiemer A.P., Moré M., Benitez-Vieyra S., Cocucci A.A., Raguso R.A., Sérsic A.N. A simple floral fragrance and unusual osmophore structure in *Cyclopogon elatus* (Orchidaceae). *Plant Biology*. 2009. Vol. 11, Issue 4. P. 506-514.

*Навчальне видання*

**Я.С. Гасинець, Р.Я. Кіш, М.М. Вакерич**

# **АНАТОМІЯ РОСЛИН ЛАБОРАТОРНИЙ ПРАКТИКУМ**

**Навчальний посібник**

Гарнітура Times New Roman.  
Формат 60х84/16.  
Ум.друк.арк. 9,9. Обл.вид.арк. 8,5.  
Зам. № 47. Наклад 100 прим.

Оригінал-макет виготовлено  
у редакційно-видавничому відділі ДВНЗ «УжНУ».  
88000, м.Ужгород, вул. Заньковецької, 89.  
E-mail: dep-editors@uzhnu.edu.ua

Видавництво УжНУ «Говерла».  
88000, м. Ужгород, вул. Капітульна, 18.  
*Свідоцтво про внесення до державного реєстру  
видавців, виготівників і розповсюджувачів видавничої продукції  
Серія 3т № 32 від 31 травня 2006 року*