Министерство сельского хозяйства Российской Федерации

Федеральное государственное бюджетное образовательное учреждение высшего образования
«Саратовский государственный аграрный университет имени Н.И. Вавилова»

ВОДНЫЕ РАСТЕНИЯ ПРЕСНЫХ ВОДОЕМОВ

краткий курс лекций

для студентов II курса

Направление подготовки
35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура

Профиль подготовки
Аквакультура

Саратов 2016

УДК 582.2
ББК 28.5
П44

Рецензенты:

Старший научный сотрудник СО ФГНУ ГОСНИОРХ, кандидат географических наук
Е.Э. Сонина
Доцент кафедры экологии, биологии и физиологии,
кандидат биологических наук ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ»
Л.В. Колпакова

Водные растения пресных водоемов: краткий курс лекций для студентов
П44 II курса направления подготовки 35.03.08 Водные биоресурсы и аквакультура / Сост.: И.В. Поддубная// ФГБОУ ВО «Саратовский ГАУ».-Саратов, 2016.

Краткий курс лекций по дисциплине «Водные растения пресных водоемов» составлен в соответствии с рабочей программой дисциплины и предназначен для студентов направления подготовки 35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура». Краткий курс лекций содержит теоретический материал по вопросам общей ботаники и гидроботаники. Направлен на формирование у студентов знаний определения роли водных растений в водоемах, их участия в самоочищении, использование в рыбохозяйственных целях.

УДК 582.2
ББК 28.5

© Поддубная И.В., 2011
© ФГБОУ ВПО «Саратовский ГАУ», 2016

Введение

«Водные растения пресных водоемов» является дисциплиной по выбору. Она основана на знаниях морфологии, систематического положения водных растений как неотъемлемых компонентов водных экосистем.

Краткий курс лекций по дисциплине «Водные растения пресных водоемов» предназначен для студентов II курса направления подготовки бакалавров 35.03.08 «Водные биоресурсы и аквакультура». Он раскрывает основные положения ботаники, рассматривает строение растительной клетки, растительных тканей, строение органов растений. В курсе лекций рассматриваются методы отбора, качественного и количественного учета фитопланктона и макрофитов, описания фитоценозов, методы расчета продукции; методы биоиндикации, гербаризации и картирования водных растений.

Курс нацелен на формирование профессиональной компетенции, необходимой для эффективного решения профессиональных задач и организации профессиональной деятельности.

Лекция 1

ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ БОТАНИКИ. РОЛЬ РАСТЕНИЙ В СИСТЕМЕ ЖИВОГО МИРА. СИСТЕМАТИКА. ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ, БИНАРНАЯ НОМЕНКЛАТУРА. СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

1.1. Общие понятия ботаники

Ботаника - от греч. "ботане" - растение, трава - комплекс биологических наук о растениях (развитии, строении, географическом распространении и др.). Она изучает особенности жизнедеятельности растений, их связь с условиями обитания, эволюцию растительного мира, закономерности формирования растительного покрова Земли и другие вопросы, связанные с царством растений.

В настоящее время ботаника разделилась на ряд самостоятельных, но взаимосвязанных дисциплин: ***морфология растений*** - наука о внешнем строении; ***анатомия растений*** - о внутреннем строении; цитология - изучает строение растительной клетки; ***эмбриология*** - наука, изучающая ранние стадии развития растительных организмов; ***физиология растений*** исследует процессы, происходящие внутри растительного организма, ***экология растений*** изучает взаимоотношения растительного организма с окружающей средой и приспособления растений к условиям произрастания***; палеоботаника*** - изучает ископаемые остатки растений, что позволяет восстановить историю развития растительного мира; ***геоботаника*** - наука о растительном покрове Земли и закономерностях размещения растительных сообществ и т.д.

1.2. Роль растений в системе живого мира. Систематика

Что же такое растения? Какие именно организмы мы можем отнести к растениям? Все известные на сегодняшний день живые организмы делятся на 2 империи (табл. 1.1):

Таблица 1.1 - Иерархическая схема животного мира

Империи	**1.Доклеточные**	**2.Клеточные**
надцарства	**Прокариоты**	**Эукариоты**
царства	Вирусы Дробянки	Растения Животные Грибы
подцарства	Архебактерии Эубактерии Цианобактерии	

Итак, ***растения*** - эукариотические организмы клеточного строения, обладающие рядом отличительных признаков:

- ***Автотрофность (фотоавтотрофность).*** Растения способны в процессе фотосинтеза самостоятельно синтезировать необходимые органические соединения, используя неорганические вещества и энергию солнечного света.

- ***Наличие клеточной оболочки*** (устаревшее - стенки). Оболочка растительной клетки является продуктом жизнедеятельности протопласта и преимущественно состоит из целлюлозы.

- ***Осмотический тип питания***. Растения получают необходимые для питания вещества в виде водных растворов (как и грибы, а животные пищу заглатывают активно). Они поступают через клеточную оболочку, поэтому растениям выгодно иметь большую площадь поверхности.

- ***Особенности роста.*** Растения обладают способностью к неограниченному или очень продолжительному верхушечному росту.

- ***Прикрепленный образ жизни***. Растения (как и грибы), безусловно, не обладают абсолютной неподвижностью, но их перемещения не сравнимы по скорости и эффективности с движениями животных.

- ***Особенности расселения***. В связи с прикрепленным образом жизни растения (как и грибы) приспособились расселяться при помощи семян, спор или специализированных частей вегетативного тела (луковицы, клубни, выводковые почки и т.д.)

1.3. Таксономические категории, бинарная номенклатура

Царство Растений включает в себя приблизительно 400 000 видов и условно делится на две большие группы: низшие растения (водоросли) и высшие растения (наземные). Основное отличие между ними заключается в строении их тела. Водоросли – это растения, живущие в воде. Вода обеспечивает однородность условий обитания, доступ к необходимым для жизни веществам получают в равной степени все клетки (у многоклеточных), нет необходимости в специализации клеток и органов. Тело водорослей представлено одной клеткой или нерасчлененным на органы слоевищем, то есть у водорослей клетки не дифференцированы. Тело высших растений в той или иной мере расчленено на органы – корень, стебель, лист, а клетки специализируются в связи с различием в выполняемых функциях и образуют ткани.

Таксономические категории и таксоны, бинарная номенклатура

Таксономические (систематические) категории и таксоны - важнейшие понятия систематики. Под таксономическими категориями подразумевают определенные ранги или уровни в иерархической классификации, полученные в результате последовательного подразделения множества на слагающие его подмножества.

Согласно правилам ботанической номенклатуры основными таксономическими категориями считают вид (*species*), род (*genus*), семейство (*familia*), порядок (*ordo*), класс (*classis*), отдел (*divisio*), царство (*regnum*). При необходимости используют и промежуточные таксономические категории, например подвид (*subspecies*), подрод (*subgenus*), подсемейство (*subfatnilia*), надпорядок (*superordo*), надцарство (*superregnum*) и некоторые другие.

В отличие от абстрактных таксономических категорий таксоны конкретны. Таксонами принято называть реально существующие или существовавшие группы организмов, отнесенные в процессе классификации к определенным таксономическим категориям. Например, ранги рода или вида являются таксономическими категориями,

а род крапива (*Urtica*) и вид крапива двудомная (*Urtica dioica*) - два конкретных таксона. Первый таксон охватывает все существующие виды рода крапива, второй - все особи, относимые к виду крапива двудомная.

Научные названия всех таксонов, относящиеся к таксономическим категориям выше вида, состоят из одного латинского слова, т. е. униноминальны. Для видов начиная с 1753 г. - даты выхода в свет основополагающей книги К. Линнея "Виды растений" - приняты биноминальные названия, состоящие из двух латинских слов. Первое обозначает род, к которому относится данный вид, второе - видовой эпитет: например, бузина черная - *Sambucus racemosa*, ольха серая -*Alnus incana*, ландыш майский - *Convallaria majalis*. Принятое в ботанике правило давать видам растений двойные названия известно как бинарная номенклатура. Введение бинарной номенклатуры - одна из заслуг К. Линнея.

Униноминальные названия обычно имеют определенные окончания, указывающие ранг данного таксона. Так, для семейств растений принято окончание "*aceae*", для порядков - "*ales*", для подклассов - "*idae*", для классов - "*psida*", для отделов - "*phyta*". Обычно в основу униноминального названия таксона рангом выше рода кладется название какого-либо рода, входящего в этот таксон: семейство, порядок, класс и т. д. Например, названия семейства *Magnoliaceae*порядка *Magnoliales* подкласса *Magnoliidae* класса *Magnoliopsida* и отдела *Magnoliophyta* происходят от названия рода *Magnolia*. Для таксонов высших категорий (класс, отдел и т. д.) допускается употребление давно установившихся традиционных названий с иными окончаниями. Например, классы покрытосеменных растений - двудольные - *Magnoliopsida* и однодольные - *Liliopsida* - могут называться *Dicotyledones* и *Monocotyledones*, а покрытосеменные - *Magnoliophyta* либо *Angiospermae*. В качестве исключения допускается также использование широко укоренившихся названий 7 семейств цветковых растений. Так, пальмы с равным правом могут называться и*Агесасеае* (от *Агеса*), и *Palmae*; крестоцветные -

и *Brassicaceae* (от *Brassica*), и *Cruciferae*; бобовые - и *Fabaceae* (от*Faba*), и *Leguminosae*; злаки - и *Poaceae* (от *Poa*), и *Gratnineae*; сложноцветные - и *Asteraceae* (*от Aster*), и *Cotnpositae*; губоцветные - и*Lamiaceae* (от *Lamium*), и *Labiatae*; зонтичные - и *Apiaceae* (от *Apium*), и*Utnbelliferae*. Строгих и общепринятых правил, регламентирующих русские названия видов и таксонов более высокого ранга, не существует. Ученый, впервые описавший таксон, является его автором. Фамилия автора помещается после латинского названия таксона, обычно в сокращенной форме. Например, буква *L*. указывает на авторство Линнея (*Linnaeus*), *DC*. - Декандолля (*De Can-dolle*), *Bge*.-Бунге (*Bunge*), *Kom*. - В. Л. Комарова и т. п. В научных работах указание авторства таксонов обязательно, а в учебниках и популярных изданиях их обычно опускают.

Таблица 1

Таксономические категории (ранги таксонов) и таксоны (на примере картофеля)

Таксономические категории	Таксоны
Царство	Растения (*Plantae*)
Отдел	Покрытосеменные (*Magnoliophyta*, или*Angiospermae*)
Класс	Двудольные (*Magnoliopsida*, или *Dicotyiedones*)
Подкласс	Губоцветные (*Lamiidae*)

Порядок	Пасленовые (*Solanales*)
Семейство	Пасленовые (*Solanaceae*)
Род	Паслен (*Solarium*)
Вид	Картофель, или паслен клубненосный (*Solatium tuberosum L.*)

1.4. Строение растительной клетки

Клетка — это простейшая и обязательная единица живого, это его элемент, основа строения, развития и всей жизнедеятельности организма.

Эукариотическая ***клетка растений*** состоит из двух основных частей: ***оболочки*** и ***протопласта***. В состав протопласта (живого содержимого клетки) входят: ***цитоплазматическая мембрана (плазмалемма), цитоплазма*** с многочисленными **органоидами** различного строения и функций и ***включениями, ядро.***

Строение клеток разных тканей в связи с их специализацией резко различается.

Рассматривая общие черты строения и жизнедеятельности растительных клеток, удобно говорить о некоей типовой клетке, вобравшей в себя общие черты разных специализированных клеток. Снаружи растительная клетка покрыта **оболочкой,** неодинаковой по толщине и строению у разных клеток. Образующие ее вещества вырабатываются в цитоплазме и откладываются снаружи от нее, постепенно создавая оболочку. Этими веществами прежде всего являются крупномолекулярные полисахариды — ***пектин, гемицеллюлоза*** и в небольших количествах **целлюлоза**. Они образуют так называемую ***первичную оболочку***. Она довольно эластична, по мере роста клетки растягивается и тоже растет, а потому не препятствует росту клетки. Однако она создает определенную прочность клетки и способна защитить ее от механических повреждений. Есть клетки, которые лишены такой первичной оболочки, — это некоторые клетки, служащие для бесполого и полового размножения (зооспоры и гаметы водорослей, мужские гаметы высших растений). У многих клеток имеется не только первичная, но еще и ***вторичная оболочка***. Она образуется под первичной и построена главным образом из целлюлозы (рис. 1.1).

Целлюлоза — это полисахарид, молекулы которого образуют тончайшие нити — микрофибриллы. В оболочке нити целлюлозы погружены в аморфное вещество, состоящее из пектиновых соединений.

В оболочке имеются неутолщенные места — ***поры*** (впервичной оболочке они называются поровыми полями), через которые осуществляется связь между соседними клетками. Сквозь поровые поля и поры проходят тонкие тяжи цитоплазмы. Это ***плазмодесмы,*** которые связывают цитоплазму соседних клеток. Во многих клетках клеточная оболочка с возрастом пропитывается веществами, еще более укрепляющими ее. Накопление в ней ***лигнина*** ведет к одревеснению оболочки. Оболочки некоторых других клеток — покровных тканей, а также на поверхностях поранений — опробковевают, пропитываясь ***суберином.*** Иногда покрываются ***кутином*** и ***воском***, и это сохраняет клетки от излишнего испарения воды, от проникновения инфекции. Оболочка может пропитываться и ***минеральными веществами***, преимущественно ***солями кальция.***

Под оболочкой находится поверхностная ***цитоплазматическая мембрана.*** Основу мембраны составляет ***липидный бислой***, образованный в основном фосфолипидами.

Кроме липидов, в состав мембран входят белки (в среднем 60%). Они определяют большинство специфических функций мембраны: транспорт определенных молекул, катализ реакций, получение и преобразование сигналов из окружающей среды др.

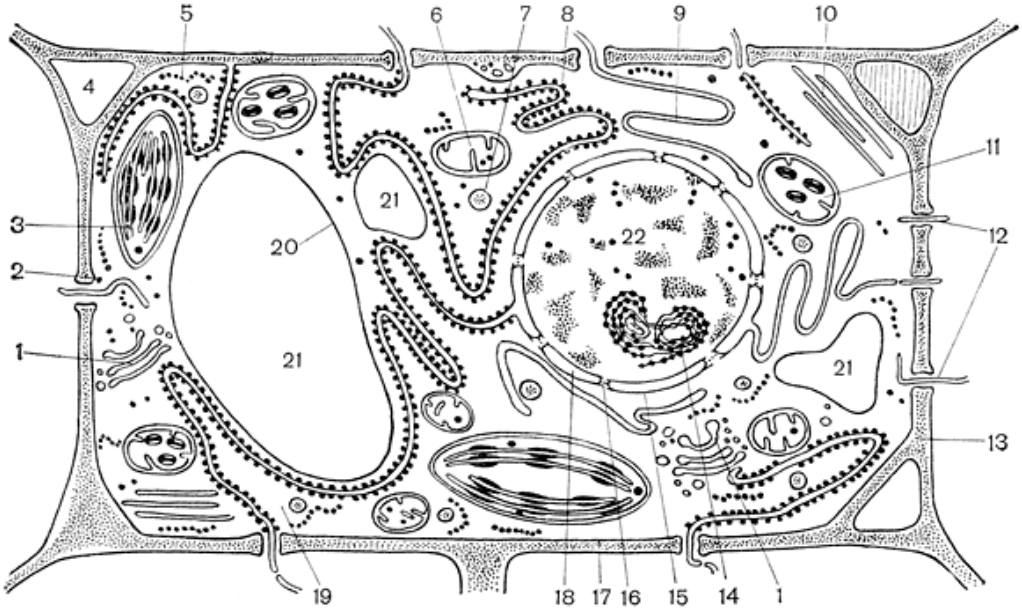

Рисунок 1.1. Современная (обобщенная) схема строения растительной клетки, составленная по данным электронно-микроскопического исследования разных растительных клеток: *1* — аппарат Гольджи; *2* — свободно расположенные рибосомы; *3* -хлоропласты; *4* - межклеточные пространства; *5* -полирибосомы (несколько связанных между собой рибосом); *6* -митохондрии; *7* -лизосомы; *8* -гранулированная эндоплазматическая сеть; *9* -гладкая эндоплазматическая сеть; *10* -микротрубочки; *11* — пластиды; *12* — плазмодесмы, проходящие сквозь оболочку; *13* — клеточная оболочка; 14 — ядрышко; *15, 18* — ядерная оболочка; *16* — поры в ядерной оболочке; *17* — плазмалемма; *19* — гиалоплазма; *20* — тонопласт; *21* — вакуоли; *22* — ядро.

Многие органоиды клетки построены из липопротеиновых мембран. Однако в каждом случае мембрана построена из липидов и белков, присущих именно данной мембране. Важнейшее свойство мембран - избирательная проницаемость, т.е. мембраны хорошо проницаемы для одних веществ или молекул и плохо проницаемы (непроницаемы) для других. Процесс прохождения веществ через клеточную мембрану называют ***транспортом веществ***. Различают: ***пассивный транспорт*** - процесс прохождения веществ, идущий без затрат энергии; ***активный транспорт*** - процесс прохождения веществ, идущий с затратами энергии.

Цитоплазма - обязательная часть клетки, заключенная между плазматической мембраной и ядром. В ней можно выделить ***гиалоплазму*** (основное вещество цитоплазмы), ***органоиды*** (постоянные компоненты цитоплазмы) и ***включения*** (временные компоненты цитоплазмы). Основную часть цитоплазмы (60-90%) составляет вода, различные органические и неорганические соединения. Цитоплазма имеет щелочную реакцию. Характерная особенность цитоплазмы эукариотической клетки (в отличие от прокариот) - ее постоянное движение (***циклоз***). Оно обнаруживается по перемещению органоидов клетки, например, хлоропластов. Если движение цитоплазмы прекращается, клетка погибает.

В цитоплазме расположены различные **органоиды** — структуры, каждая из которых выполняет определенные физиологические и биохимические функции. Важнейшими органоидами цитоплазмы являются ***митохондрии, эндоплазматический ретикулум*** *(эндоплазматическая сеть),* ***аппарат Гольджи, рибосомы, пластиды, лизосомы.***

Эндоплазматическая сеть или ретикулум (эпс или эпр) — одномембранный органоид цитоплазмы (рис.). Эндоплазматический ретикулум представляет собой систему каналов, которые пронизывают цитоплазму и которые в одних участках сужаются, в других расширяются, образуя то цистерны, то плоские мешки, то ветвящиеся трубки. Различают ***агранулярный (гладкий) и гранулярный эндоплазматический ретикулум***. На наружной поверхности каналов гранулярного ретикулума располагаются многочисленные мелкие органоиды — рибосомы, функцией которых является синтез белковых молекул. Агранулярный эндоплазматический ретикулум, который в растительной клетке количественно преобладает над гранулярным, не несет рибосом и участвует в синтезе углеводов и липидов.

Аппарат (или комплекс) Гольджи. Клетка и концентрирует вещества, поступающие в нее из других клеток. Эту работу выполняют ***диктиосомы.*** Обычно в растительной клетке имеется несколько (от 1 до нескольких сотен) диктиосом, и вся их совокупность называется ***аппаратом (или комплексом) Гольджи*** данной клетки. Каждая диктиосома представляет собой систему из 4-6 цистерн, сложенных стопкой.

Лизосомы — довольно мелкие (около 0,5 мкм в диаметре) одномембранные органоиды. Содержимое лизосом — ферменты, переваривающие белки, углеводы, нуклеиновые кислоты и липиды. Лизосомы являются продуктами деятельности аппарата Гольджи, оторвавшимися от него пузырьками, в которых этот органоид аккумулировал переваривающие ферменты. В типичной растительной клетке имеются ***вакуоли***, одномембранные органоиды, заполненные растворами органических и неорганических веществ. Часто вакуоль занимает почти весь (до 95%) объем клетки, так что цитоплазма составляет лишь тонкий слой, прилегающий к клеточной оболочке. Содержимое вакуоли — ***клеточный сок*** — это водный раствор очень многих веществ: сахаров, аминокислот, других органических кислот, пигментов (красящих веществ), витаминов, дубильных веществ, алкалоидов, гликозидов, неорганических солей (нитратов, фосфатов, хлоридов), иногда — белков. Все эти вещества — продукты жизнедеятельности клетки. Одни из них хранятся в вакуолярном (клеточном) соке в качестве запасных веществ и со временем вновь поступают в цитоплазму для использования.

Митохондрии. По форме могут быть округлой, продолговатой, палочковидной, спиральной, чашевидной формы, размером 0,5 — 10 мкм, т. е. величиной сбактерию. Митохондрия ограничена двумя мембранами. Наружная - гладкая, а внутренняя образует многочисленные складки - ***кристы***. Кристы увеличивают площадь поверхности внутренней мембраны, на которой размещаются мультиферментные системы, участвующие в синтезе АТФ.

Пластиды — органоиды, характерные только для растительных клеток. Различают 3 типа пластид: бесцветные — ***лейкопласты,*** зеленые — ***хлоропласты,*** окрашенные в другие цвета (обычно желтые, красные или оранжевые) — ***хромопласты***. Пластиды каждого типа имеют свое строение и несут свои, им присущие функции.

Рибосомы — очень мелкие органоиды, диаметр их около 250Å. По форме они почти шаровидны. Часть их прикреплена к наружным (гиалоплазматическим) поверхностям мембран, особенно много их в клетках, активно образующих белок, — в растущих клетках, в клетках, секретирующих белковые вещества. У подавляющего большинства растений (исключение составляют прокариотические организмы) в каждой живой клетке имеется ***ядро*** или ***несколько ядер***. Клетка, лишенная ядра, способна жить лишь короткое время. Ядро всегда лежит в цитоплазме. Форма ядра может быть различной — округлой, овальной, сильно вытянутой, неправильно-многолопастной. Снаружи ядро покрыто ***оболочкой***, состоящей из двух мембран. Содержимое ядра — зернистое основное вещество (ядерный сок, или нуклеоплазма), в котором помещаются более плотные структуры — ***хромосомы и ядрышко***. Ядрышко представляет собой аппарат синтеза материала рибосом и место их сборки из этого материала.

Вопросы для самоконтроля

1. Место растений в системе живого мира;
2. Отличительные признаки растений;
3. Строение эукариотической клетки;
4. Строение оболочки растительной клетки;
5. Цитоплазма: строение, функции;
6. Цитоплазматическая сеть, аппарат Гольджи: строение, функции;
7. Лизосомы, митохондрии, пластиды: строение, функции;
8. Ядро и ядрышки: значение и функции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Андреева, И. И.** Ботаника / И. И. Андреева, Л. С.Родман – М. : Изд. КолосС, 2010. - 528 с.

2. **Воронин, Н.С.** Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учебник Гриф МО РФ/ Н.С. Воронин.- М. : Изд. Академкнига, 2007. - 543 с

Дополнительная

1. **Полевой, В.В.** Физиология растений: Учебник для биол. спец. Вузов/ В.В.Полевой. - М. : Высшая школа. 1989. - 464с.

2. **Хржановский, В. Г.** Курс общей ботаники. 2-е изд., перераб. и доп./ В. Г. Хржановский - М. : Высш. шк., 1982. 520 с.

Лекция 2

РАСТИТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ: ПОКРОВНЫЕ ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ, ПРОВОДЯЩИЕ, ОСНОВНЫЕ, МЕХАНИЧЕСКИЕ, ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ. ПРОВОДЯЩИЕ ПУЧКИ

2.1. Растительные ткани

Это группы клеток, сходные по строению, форме и выполняемым функциям. Число тканей и степень их развития тесно связаны с систематическим положением растительного организма. Жизнь растения невозможна без системы специализированных тканей, обеспечивающих транспорт воды от корней к остальным частям тела, и перемещения продуктов фотосинтеза ко всем частям тела. Для прочности растения и обеспечения определенного положения в пространстве необходимы опорные, или механические ткани.

Ткани растений могут состоять из одного или нескольких типов клеток. По этому признаку их делят на *простые* и *сложные* ткани. Классификация тканей основана на их происхождении из той или иной меристемы, строении клеток и выполняемой ими функции. Согласно этой классификации, у растений выделяют шесть основных групп тканей: *образовательные (меристиматические), покровные, основные, механические, проводящие* и *выделительные.*

Образовательные ткани. Образовательные ткани, или меристемы, состоят из мелких тонкостенных крупноядерных клеток, содержащих пропластиды, митохондрии и мелкие, практически не различимые под световым микроскопом вакуоли. Меристемы обеспечивают рост растения и образование всех остальных типов тканей. Все образовательные ткани делят на две группы: *первичные* и *вторичные.*

Первичные меристемы. Происходят из меристем зародыша, они изначально способны к делению и дальнейшей дифференциации. К ним относят *апикальные (верхушечные) меристемы, прокамбий, вставочные меристемы.*

Вторичные меристемы. Образуются из первичных меристем или из клеток других тканей, вновь обретших способность к делению. Вторичными меристемами являются *камбий,* который образуется из прокамбия или из слабо дифференцированной основной ткани; *феллоген,* или *пробковый камбий,* который формируется из уже дифференцированных клеток паренхимы или эпидермы; *раневые меристемы,* обеспечивающие восстановление поврежденной части тела растения.

Верхушечные (апикальные) меристемы. Располагаются на верхушках осевых органов — стебля и корня, обеспечивая рост этих органов в длину (рис. 1). ***Боковые (латеральные) меристемы.*** Обеспечивают утолщение осевых органов. Это *камбий,* характерный для голосеменных и двудольных растений, и *феллоген,* образующий покровную ткань — пробку, или феллему.

Вставочные (интеркалярные) меристемы. Расположены в нижней части междоузлия стебля злаков и у основания молодых листьев, обеспечивая рост этих органов. По мере окончания роста листа или стеблевого участка вставочная меристема превращается в постоянные ткани (рис. 2.1)

Покровные ткани. Расположенные на границе с внешней средой покровные ткани выполняют роль барьера, отделяющего глубже лежащие ткани от окружающей среды.

Первичные покровные ткани. К первичным покровным тканям относят эпидерму и эпиблему.

Эпидерма, или *кожица,* образуется из апикальных меристем и покрывает молодые растущие стебли и листья. Снаружи эпидерма покрыта *кутикулой* — слоем кутина и растительных восков, предохраняющей растения от излишнего испарения. Иногда стенки эпидермальных клеток содержат кремнезем (хвощи, осоки, злаки). В эпидерме высших растений находятся специальные клетки, образующие *устьичный аппарат,* основная функция которого — регуляция газообмена и транспирации. Эпидерма относится к сложным тканям, так как состоит из нескольких типов клеток.

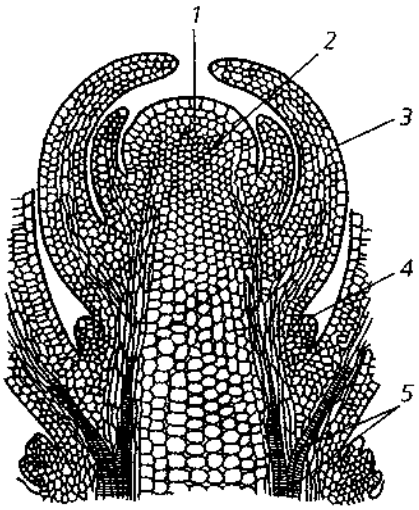

Рисунок 2.1. Конус нарастания стебля(продольный разрез): 1 – верхушечная меристема; 2 - основная меристема; 3 - зачаток листа; 4 – зачаток пазушной почки; 5 – образующая проводящая ткань молодого листа и стебля

Эпиблема (от греч. epiblema — покрытие), *или ризодерма* (от греч. rhiza — корень), — это первичная наружная ткань корня. Некоторые исследователи эпиблему относят к покровным тканям условно, только из-за расположения. Функционально эпиблему выделяют в отдельную группу – ткани поглощения. Состоит из тонкостенных клеток с густой цитоплазмой. Клетки ризодермы способны образовывать выросты — *корневые волоски,* основная функция которых — всасывание из почвы воды с растворенными минеральными солями. ***Вторичная покровная ткань (пробка),*** У многолетних растений поверхность стеблей уже к концу первого года жизни начинает приобретать буроватую окраску. Это свидетельствует о том, что эпидерму сменяет новая покровная ткань — *пробка,* или *феллема.* Пробка образуется в результате деятельности образовательной ткани — *пробкового камбия,* или *феллогена,* который закладывается в эпидерме или под ней.

Основные ткани (паренхимы). *Паренхима* — это ткань, которая заполняет пространство внутри тела растения между другими специализированными тканями. Клетки паренхимы живые крупные тонкостенные, обычно округлой формы.

В зависимости от выполняемой функции выделяют несколько видов основных тканей.

Ассимиляционная паренхима. Находится в основном в листьях и в молодых стеблях под эпидермой. Состоит из тонкостенных клеток, большую часть цитоплазмы которых занимают многочисленные хлоропласты, отсюда ее другое название — *хлоренхима.* Основная функция — фотосинтез. Хлоренхиму, расположенную в листе

между двумя слоями эпидермы, называют *мезофиллом.* Если пластинка листа расположена горизонтально и у листа можно различить верхнюю и нижнюю сторону, мезофилл дифференцируется на *губчатый* и *столбчатый* (рис. 2.2*).*

Запасающая паренхима. Широко распространена в корнях и стеблях растений, в корнеплодах, клубнях, луковицах, в мякоти плодов и семенах. Она состоит из крупных округлых или многоугольных клеток, накапливающих органические вещества (углеводы, белки, жиры).

Водоносная паренхима. Клетки этой паренхимы накапливают воду в вакуолях. Распространена у суккулентных растений, произрастающих в засушливых условиях, например кактусы накапливают влагу в стебле, а алоэ — в мясистых листьях.

Воздухоносная паренхима (аэренхима). Ткань с хорошо развитыми межклетниками, которые связаны с внешней средой через устьица и чечевички.

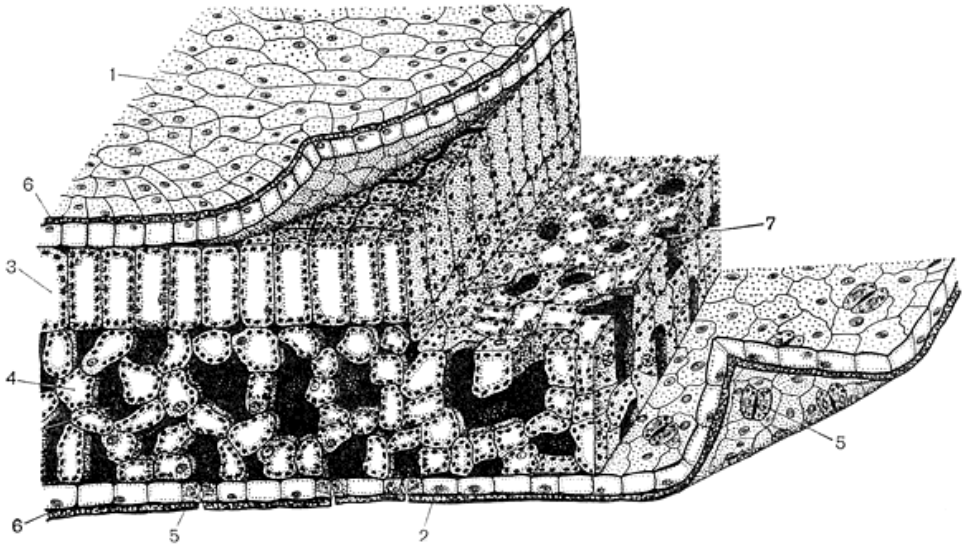

Рисунок 2.2. Клеточное строение части листа двудольного растения. 1 — клетки верхнего эпидермиса; 2 — клетки нижнего эпидермиса; 3— клетки столбчатой паренхимы; 4— клетки губчатой паренхимы; 5— замыкающие клетки устьиц, щель между каждой их парой — просвет устьица; 6 — кутикула, покрывающая слой как верхнего, так и нижнего эпидермиса; 7 — межклеточные пространства, т.е. полости между клетками, в данном случае — губчатой паренхимы (они заполнены воздухом, сообщаются между собой, а через просветы устьиц — и с внешней средой; на рисунке они изображены темным).

Ядра имеются во всех клетках эпидермиса и листовой паренхимы, но на срезах они видны не везде, так как во многих клетках срез проходит в стороне от ядра, выше или ниже его. В паренхимных и околоустьичных клетках видны хлоропласты. Цитоплазма во всех представленных на рисунке клетках расположена пристеночно (изображена пунктиром).

Механические (опорные) ткани. По мере роста у наземных растений возникает необходимость в развитии «арматуры», которая скрепляет ткани и обеспечивает прочность органов растения. Нужен «скелет», выполняющий опорную функцию. В качестве такой «арматуры» выступают специализированные механические ткани, клетки которых имеют утолщенные стенки. В зависимости от формы клеток и способа

утолщения их стенок различают два типа механической ткани: *колленхиму* и *склеренхиму.*

Колленхима. Это первая по времени образования механическая ткань, состоящая их живых клеток, округлых или вытянутых Встречается в растущих частях стебля, в черешках, плодоножках, листовых жилках. Располагается в виде сплошного цилиндра или отдельными тяжами непосредственно под эпидермой или отделена от нее несколькими слоями паренхимных клеток.

Склеренхима. Состоит из мертвых клеток: длинных с толстыми одревесневшими оболочками (волокон) и коротких (склереид).

Типичные волокна склеренхимы входят в состав перицикла стеблей. Имеются они и в проводящих тканях: в лубе (флоэме) — лубяные волокна, в древесине (ксилеме) — древесинные волокна.

Выделительные ткани. Целостная выделительная система у растительных организмов отсутствует. Существуют лишь специализированные структуры, которые в зависимости от расположения подразделяют на *наружные* и *внутренние.*

Ткани наружной секреции. К наружным выделительным структурам относят железистые волоски, нектарники, гидатоды, пищеварительные железки, солевые железы и волоски.

Ткани внутренней секреции. Внутренние выделительные ткани не выводят продукты метаболизма за пределы организма, а накапливают их в себе. Если вещество токсично, вокруг накопительной структуры образуются отложения суберина, который изолирует его от окружающих тканей. В зависимости от строения и происхождения различают несколько типов внутренних выделительных структур: идиобласты, схизогенные и лизогенные вместилища, млечники.

2.2. Проводящие ткани растений

Вода и минеральные вещества, поступающие через корень, должны достигать всех частей растения, в то же время вещества, образующиеся в листьях в процессе фотосинтеза, также предназначены для всех клеток. Таким образом, в теле растения должна существовать специальная система, обеспечивающая транспорт и перераспределение всех веществ. Эту функцию у растений выполняют *проводящие ткани.* Существует два типа проводящих тканей: *ксилема (древесина)* и *флоэма (луб)* (рис. 2.3). По ксилеме осуществляется *восходящий ток:* передвижение воды с минеральными солями из корня во все органы растения. По флоэме идет *нисходящий ток:* транспорт органических веществ, поступающих из листьев. Проводящие ткани являются сложными тканями, так как состоят из нескольких типов по-разному дифференцированных клеток.

Ксилема (древесина) состоит из проводящих элементов: *сосудов,* или *трахей,* и *трахеид,* а также из клеток, выполняющих механическую и запасающую функцию. ***Трахеиды.*** Это мертвые вытянутые клетки с косо срезанными заостренными концами. ***Сосуды (трахеи)*** образуют наиболее совершенную проводящую систему, характерную для покрытосеменных растений. Они представляют собой длинную полую трубку, состоящую из цепочки мертвых клеток.

Флоэма (луб) осуществляет нисходящий ток органических веществ — продуктов фотосинтеза. В состав флоэмы входят *ситовидные трубки, клетки-спутницы,* механические (лубяные) волокна и лубяная паренхима.

Ситовидные трубки. В отличие от проводящих элементов ксилемы, ситовидные трубки представляют собой цепочку живых клеток.

Клетки-спутницы (сопровождающие клетки) располагаются вдоль продольных стенок членика ситовидной трубки.

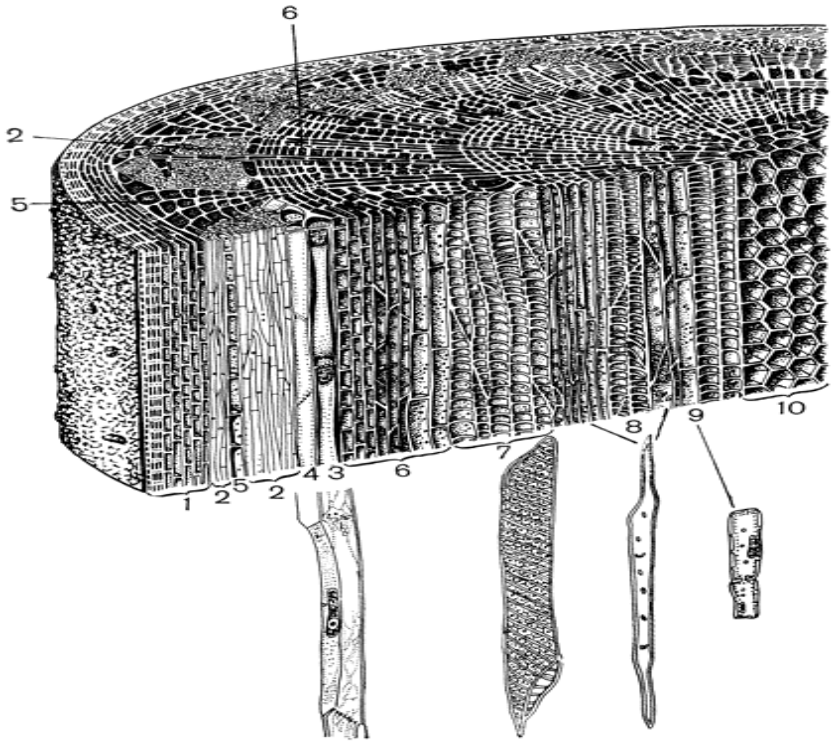

Рисунок 2.3. Клеточное строение однолетнего стебля липы. Продольный и поперечный срезы: 1 — система покровных тканей (снаружи внутрь; один слой эпидермиса, пробка, первичная кора); 2-5 — луб*:* 2 — лубяные волокна, 3 — ситовидные трубки, 4 — клетки-спутники, 5 — клетки лубяной паренхимы; 6 — клетки камбия, в крайних слоях растянутые, дифференцирующиеся; 7-9 клеточные элементы древесины: 7— клетки сосудов, 8 — древесные волокна, 9 — клетки древесной паренхимы (7*,* 8 и 9 показаны также крупно); 10 — клетки сердцевины.

Проводящие пучки. В растении проводящие ткани (ксилема и флоэма) образуют особые структуры — *проводящие пучки.* Если пучки частично или полностью окружены тяжами механической ткани, их называют *сосудисто-волокнистыми пучками.* Эти пучки пронизывают все тело растения, образуя единую проводящую систему.

Вопросы для самоконтроля

1. Понятие и классификация растительных тканей;
2. Образовательные ткани, классификация ;
3. Покровные ткани (первичные,вторичные) Строение, функции;
4. Основные ткани. Классификация, строение и функции;
5. Механические ткани. Строение, функции;
6. Функции выделительных тканей;

7. Проводящие ткани. Строение, функции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Андреева, И. И.** Ботаника / И. И. Андреева, Л. С.Родман – М.: Изд. КолосС, 2010.- 528 с.
2. **Воронин, Н.С.** Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учебник Гриф МО РФ/ Н.С Воронин**.-** М.: Изд. Академкнига, 2007. -543 с

Дополнительная

1. **Полевой, В.В.** Физиология растений: Учебник для биол. спец. Вузов/ В.В.Полевой. - М.: Высшая школа. 1989. - 464с.
2. **Хржановский, В. Г.** Курс общей ботаники. 2-е изд., перераб. и доп./ В. Г. Хржановский - М.: Высш. шк., 1982. 520 с.

Лекция 3

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ, ЭВОЛЮЦИЯ, ВИДОИЗМЕНЕНИЯ.

3.1. Вегетативные органы растений

Существование растений на границе двух сред — почвы и воздуха — привело к возникновению *полярности:* нижняя часть растения, погружаясь в почву, поглощала воду с растворенными в ней минеральными веществами, верхняя часть, оставаясь на поверхности, активно фотосинтезировала и обеспечивала все растение органическими веществами. Так появились два основных вегетативных органа современных высших растений — *корень* и *побег.*

Вегетативные и генеративные органы. У высших растений различают вегетативные и генеративные (репродуктивные) органы. *Вегетативными органами* высших растений являются *корень* и *побег,* состоящий из *стебля, листьев и почек.*

Генеративные органы — это спорангии, спороносные колоски, стробилы (шишки) и цветки, образующие плоды и семена.

Эволюция корня. Предшественником корня у древних примитивных наземных растений— *риниофитов,* или *псилофитов* служили подземные дихотомически разветвленные теломы с ризоидами(рис. 3.1) — тонкими нежными волоскообразными выростами, поглощающими из почвы воду. Ризоиды слабо прикрепляли растение к субстрату и механического значения практически не имели (в настоящее время ризоиды существуют у зеленых мхов). Теломы с ризоидами называют ризомоидами. Считают, что из ризоидов в процессе эволюции развились корневые волоски, а из ризомоидов — корневища и корни.

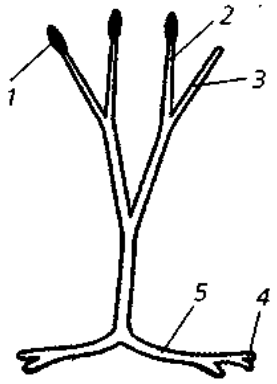

Рисунок 3.1.Строение и основные органы первого спорофитного растения:1 - спорангий, 2-фертильный телом, 3- стерильный телом, 4 – ризоиды, 5 – ризомоид

3.2. Морфологическое и анатомическое строение корня, эволюция, видоизменения

Корень — это осевой вегетативный орган высших растений, для которого характерны следующие признаки:

— радиально-симметричное анатомическое строение;

— неограниченный верхушечный рост, причем апикальная меристема расположена не на самом конце корня, а под корневым чехлихом;

— отсутствие листьев;

— боковое ветвление;

— наличие корневых волосков.

Классификация корней по происхождению. *Главный корень* - это ось первого порядка. Он развивается из зародышевого корешка и обладает выраженным положительным геотропизмом (растет вертикально вниз).

Боковые корни. Образуются на главном корне, формируя оси второго, третьего и прочих порядков, и на придаточных корнях. Развиваются из делящихся клеток перицикла на поверхности осевого цилиндра. Закладываются поочередно, поэтому выше расположенные корни старше и длиннее нижних (рис. 3.2).

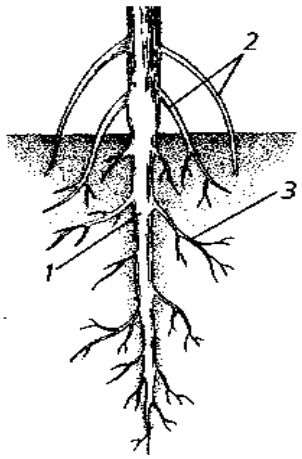

Рисунок 3.2. Виды корней: 1-главный корень, 2-придаточные корни, 3-боковые корни

.

Придаточные корни образуются на стеблях, листьях, старых корнях без строгой очередности, поэтому имеют разную длину. Развиваются из разных групп живых клеток (камбия, феллогена, коровой паренхимы и др.). В случае гибели основной корневой системы, возникшей из главного корня, растение образует новую корневую систему с помощью придаточных корней. Также придаточные корни обеспечивают возможность вегетативного размножения.

Типы корневых систем. По строению различают два типа корневых систем: стержневую и мочковатую. В *стержневой* корневой системе хорошо развит главный корень, который развивается из зародышевого корешка и сохраняется в течение всей жизни растения. От него отходят способные ветвиться боковые корни. *Мочковатая* корневая система состоит из придаточных корней, развивающихся на нижней части стебля. Они имеют приблизительно сходные размеры и могут ветвиться. В этой корневой системе главный корень рано отмирает или развивается слабо.

Анатомическое строение корня может быть первичным и вторичным. *Первичное строение* возникает в результате дифференциации клеток — производных апикальной меристемы. *Вторичное строение* — результат деятельности камбия.

Первичное строение характерно для молодых корней всех высших растений. На протяжении всей жизни такое строение сохраняется у плаунов, хвощей, папоротников и однодольных покрытосеменных растений.

Зоны молодого корня. У молодого корня выделяют несколько зон, которые отличаются своим строением и функциями (рис. 3.3).

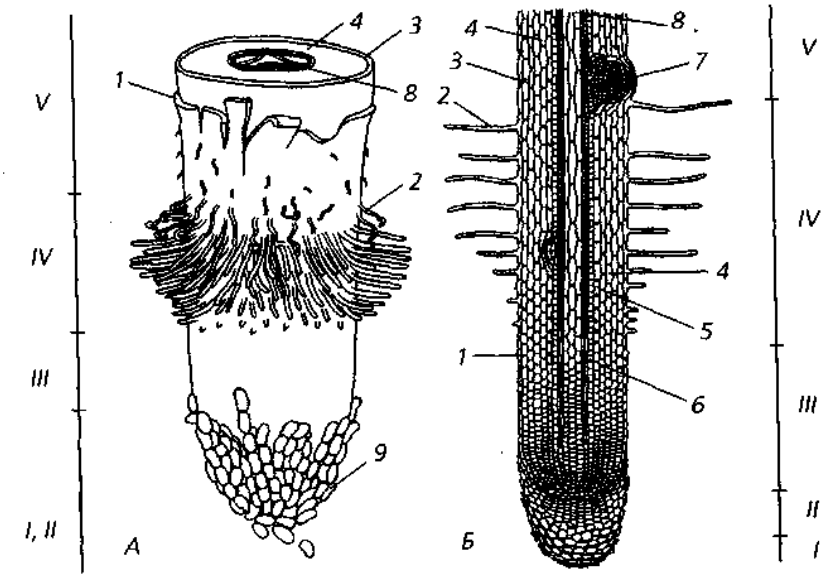

Рисунок 3.3. Зоны молодого корня: А – общий вид; Б – продольный разрез; I –корневой чехлик; II – зона деления; III- зона растяжения; IV – зона поглощения; V – зона проведения; 1 – эпиблема; 2 – корневые волоски; 3 – экзодерма; 4 – слой первичной коры; 5 – эндодерма; 6 – перицикл; 7 – закладка бокового корня; 8 – центральный корневой цилиндр; 9 – клетки корневого чехлика.

Корневой чехлик состоит из тонкостенных живых клеток, наружные из которых ослизняются и слущиваются. В средней части чехлика постоянно образуются новые клетки, которые, в свою очередь, смещаются к периферии. Ослизнение клеток облегчает рост и продвижение корня в почве. Функции зоны: защита апикальной меристемы; облегчение проникновения корня в почву.

Зона деления (по аналогии с побегом ее часто называют *конусом нарастания)* расположена непосредственно под корневым чехликом. Это апикальная меристема, в которой может быть одна или несколько так называемых инициальных клеток, которые активно делятся и дают начало всем другим клеткам корня.

Зона растяжения. В зоне растяжения клетки растут в длину, увеличивают свой объем, в них появляются вакуоли. В верхней части этой зоны начинает формироваться эпиблема — поглощающая ткань корня, т. е. начинается дифференциация клеток корня. Функции зоны: увеличение длины корня.

Зона поглощения. В этой зоне образуются многочисленные корневые волоски, всасывающие растворы минеральных веществ из почвы. Волоски — это выросты клеток эпиблемы. Оболочка корневого волоска очень тонкая и снаружи покрыта слизью, что облегчает процесс всасывания. В клетках эпиблемы находится много митохондрий, что свидетельствует об их высокой активности. Функции зоны:

всасывание; механическая опора верхушки корня и закрепление корневой системы в земле.

Зона проведения образуется по мере отмирания корневых волосков и составляет основную часть корня. В этой зоне полностью сформирована проводящая система. Здесь образуются боковые корни, и закладывается камбий, т. е. осуществляется рост корня в толщину и формируется его вторичное строение.

Первичное строение корня. Все ткани этой зоны образованы из первичной апикальной меристемы. В первичной структуре корня различают три слоя: наружный — *эпиблему,* средний — *первичную кору,* внутренний — *центральный осевой цилиндр* (рис. 3.4).

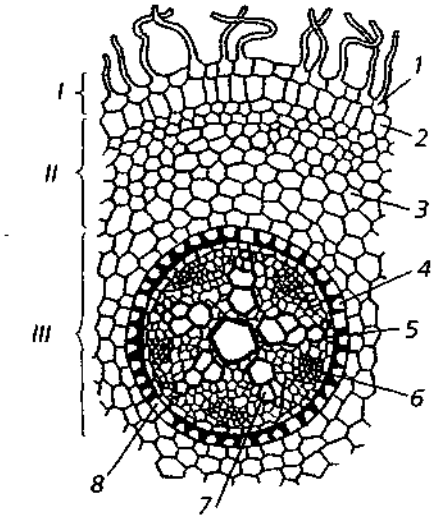

Рисунок 3.4. Первичное строение корня (поперечный разрез корня лука в зоне всасывания):
I – эпиблема; II – первичная кора; III– центральный осевой цилиндр;

Эпиблема образована одним слоем живых клеток, формирующих корневые волоски.

Первичная кора сложена живыми тонкостенными паренхимными клетками. Состоит из трех слоев: наружного (экзодермы), среднего и внутреннего (эндодермы).

Внутренний слой первичной коры — *эндодерма* — окружает центральный осевой цилиндр и состоит из плотно сомкнутых паренхимных клеток. Эндодерма контролирует горизонтальный транспорт веществ из коры в осевой цилиндр и обратно.

Центральный осевой цилиндр. Наружный слой осевого цилиндра, примыкающий к эндодерме, — *перицикл.* Обычно он состоит из одного слоя тонкостенных клеток, сохранивших способность к делению. В этом слое закладываются боковые корни, поэтому перицикл нередко называют корнеродным слоем. Внутрь от перицикла располагается проводящая система корня в виде *сложного радиального пучка.* В молодом корне в процессе дифференциации клеток сначала закладывается флоэма (луб), а затем ксилема (древесина).

Вторичное строение корня. Образование вторичного строения корня начинается с появления камбия между ксилемой и флоэмой. Камбий образуется из слабо дифференцированных клеток паренхимы под внутренними слоями флоэмы. При

делении камбия внутрь откладываются клетки, которые становятся вторичной ксилемой (древесиной), наружу — вторичной флоэмой (лубом). Вторичные изменения затрагивают и другие структуры корня. В перицикле закладывается пробковый камбий — феллоген, клетки которого откладывают наружу клетки пробки — феллемы, а внутрь — клетки феллодермы, так образуется перидерма. Итак, во вторичном строении корня выделяют следующие части:

— *перидерма,* большую часть которой составляет пробка;

— *вторичная кора,* состоящая из вторичной флоэмы, обеспечивающей нисходящий ток органических веществ, и паренхимы, запасающей питательные вещества (первичная флоэма постепенно разрушается);

— *камбий,* обеспечивающий рост корня в толщину;

— *центральная часть,* состоящая из вторичной ксилемы, по которой осуществляется восходящий ток воды с растворенными в ней минеральными веществами, остатков первичной ксилемы и лучей паренхимы.

Видоизменения корней: Клубеньки. На корнях бобовых растений поселяются клубеньковые бактерии, способные усваивать молекулярный азот. Проникая в корневую паренхиму, они стимулируют деление клеток. В результате происходит мощное разрастание коры и образуется опухоль — *клубенек*

Запасающие корни. Многие растения способны накапливать в клетках паренхимы корня запасные питательные вещества(*корнеплод, корневые шишки (клубни)*

Воздушные корни. Это придаточные корни, развивающиеся у многих тропических орхидей и лиан, живущих на стволах и ветвях деревьев.

Дыхательные корни (пневматофоры) характерны для древесных тропических растений, обитающих на заболоченных морских побережьях. Развиваются из подземных боковых корней. Растут вертикально вверх.

Ходульные корни (корни-подпорки). Эти придаточные корни растут от стволов вертикально вниз и служат опорой для растений со слабым стеблем. ***Корни-присоски.*** Характерны для растений-паразитов, например повилики. Служат для проникновения в тело растения-хозяина, откуда поглощают необходимые питательные вещества.

Втягивающиеся (контрактильные) корни. Придаточные корни многих покрытосеменных растений, способные к сокращению своей длины.

Корневые отпрыски. На корнях многих двудольных растений из перицикла могут образовываться придаточные почки.

Вопросы для самоконтроля

1. Эволюция корня;
2. Классификация корней;
3. Типы корневых систем;
4. Зоны корня;
5. Первичное строение корня;
6. Вторичное строение корня;
7. Видоизменения корней.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Андреева, И. И.** Ботаника / И. И. Андреева, Л. С.Родман – М. : Изд. КолосС, 2010. - 528 с.
2. **Воронин, Н.С.** Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учебник Гриф МО РФ/ Н.С Воронин.- М. : Изд. Академкнига, 2007. - 543 с.

Дополнительная

1. **Полевой, В.В.** Физиология растений: Учебник для биол. спец. Вузов/ В.В.Полевой. - М. : Высшая школа. 1989. - 464с.
2. **Хржановский, В. Г.** Курс общей ботаники. 2-е изд., перераб. и доп./ В. Г. Хржановский - М. : Высш. шк., 1982. - 520 с.

Лекция 4

ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ РАСТЕНИЙ. МОРФОЛОГИЧЕСКОЕ И АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ ПОБЕГА (СТЕБЛЯ, ЛИСТА, ПОЧКИ). ЭВОЛЮЦИЯ, ВИДОИЗМЕНЕНИЯ

4.1. Морфологическое и анатомическое строение побега (стебля, листа, почки)

Побег — это осевой орган высших растений, состоящий из стебля, листьев и почек.

В онтогенезе первый (главный) побег развивается из почечки зародыша семени. В зависимости от выполняемой функции различают вегетативные и цветоносные (генеративные) побеги. Основная функция *вегетативных побегов* — фотосинтез. В *генеративных побегах* синтез органических веществ из неорганических, как правило, не происходит, их основная задача — обеспечить размножение растения. Видоизмененным и укороченным генеративным побегом является цветок.

Вегетативный побег состоит из *стебля,* образующего ось побега, *листьев* и *почек* — зачаточных молодых побегов, обеспечивающих нарастание и ветвление побега (рис. 4.1).

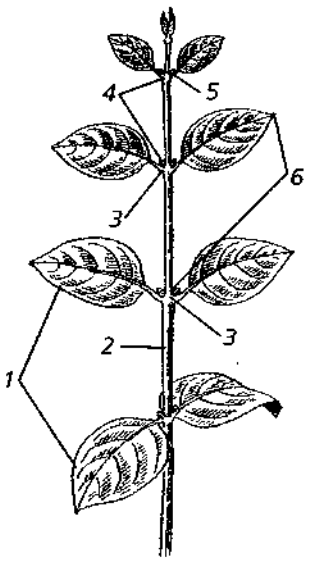

Рисунок 4.1. Строение побега: 1 – листья,2 – стебель, 3 – узлы, 4 – междоузлия, 5 – почка, 6 – метамер побега.

Участок стебля, от которого отходит лист (или нескольких листьев), называют *узлом,* отрезок стебля между двумя соседними узлами — *междоузлием,* а угол между листом и идущим вверх от него участком стебля — *пазухой листа.* Междоузлия могут быть длинными или короткими, соответственно побеги называют *удлиненными* или *укороченными*.

Для вегетативного побега характерна метамерность (от греч. meta — после и meros — часть, доля), т. е. чередование одинаковых фрагментов — метамеров. *Метамером* называют участок побега, состоящий из междоузлия и узла с листом и пазушной почкой.

Почка — это зачаточный побег, состоящий из осевой части, зачаточных листьев и почек. Большинство почек имеют конусовидную форму и снаружи покрыты плотными кожистыми чешуйками — видоизмененными листьями, защищающими почку от высыхания, механического повреждения и от резких перепадов температуры. Такие почки называют *закрытыми.* Почка без защитных чешуи — *открытая.* Такие почки нередко прикрыты прилистниками или листовыми влагалищами.

Внутреннее строение вегетативной почки (рис. 4.2).Средняя часть почки представляет собой зачаточный стебель, верхняя часть которого имеет вид конуса и называется *апексом* или *конусом нарастания.* Апекс состоит из верхушечной, или апикальной, меристемы, он обеспечивает рост и развитие побега. Ниже на зачаточном стебле в виде бугорков, плотно прилегающих друг к другу, располагаются зачатки будущих листьев. В пазухах зачаточных листьев, расположенных ближе к основанию почки, можно обнаружить зачаточные почки. В *цветочных,* или *генеративных, почках* на зачаточном стебле кроме листовых зачатков находятся зачатки цветков или соцветий. Такие почки у многих древесных растений даже внешне отличаются от вегетативных почек, они более крупные и округлые.

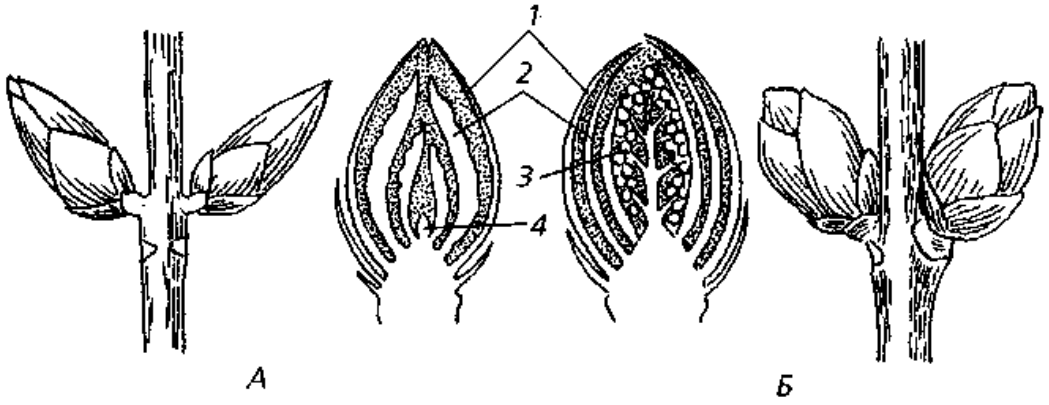

Рисунок 4.2. Почки, внешний вид,расположение на стебле и продольный разрез: А-активные; Б – генеративные; 1 – почечные чешуи; 2 – зачаточные листы; 3 – зачаточное соцветие; 4 – конус нарастания

По расположению почки могут быть верхушечными, пазушными и придаточными.

Верхушечные почки обеспечивают апикальное нарастание побега, т. е. рост побега в длину. Почечка зародыша — это самая первая верхушечная почка, из нее в дальнейшем образуются все части побега.

Пазушные почки расположены в пазухах листьев, поэтому их нахождение на стебле зависит от листорасположения данного растения. *Придаточные почки* в отличие от пазушных закладываются не из апикальных меристем, а из камбия, живых клеток паренхимы или эпидермы путем их дифференциации. Поэтому их можно обнаружить на самых разных частях растения: в междоузлиях стеблей, на корне, на листьях.

Ветвление. Довольно редко надземная часть высшего растения представлена только одним побегом. Обычно побегов бывает много. При этом главный стебель называют осью первого порядка, а боковые побеги, которые развиваются из его пазушных почек, — осями второго порядка и т. д. Различают два основных типа ветвления: *верхушечное* (оно же дихотомическое или вильчатое) и *боковое* (рис. 4.3).

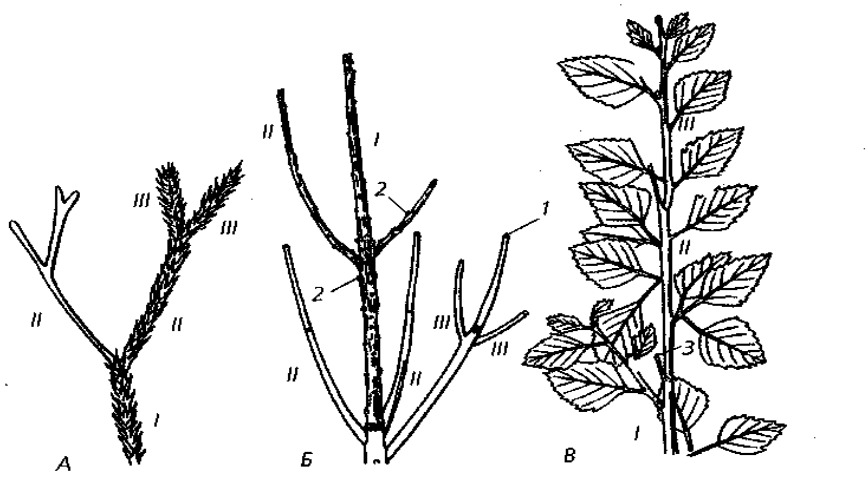

Рисунок 4.3. Типы ветвления (по Л.И. Лотовой) А – дихотомической (плавун); Б – моноподиальное (ель, листья удалены); В – симподиальное (береза); I – III – порядковые номера приростов; 1 – верхушечная почка;2 – боковые почки; 3 – отмершиеверхние части побегов.

Стебель — это осевой, обычно радиально симметричный вегетативный орган высших растений, для которого характерны следующие признаки:

— наличие листьев и почек;

— расчленение на узлы и междоузлия;

— продолжительный верхушечный рост;

— боковое и верхушечное ветвление.

Обычно стебель имеет более или менее цилиндрическую форму, однако иногда встречаются плоские (опунция), трехгранные (осоки), четырехгранные (губоцветные) и многогранные (зонтичные) стебли.

Стебель как элемент побега образуется из меристемы конуса нарастания, в нижней части которого закладываются бугорки будущих листьев. Под ними дифференцируются протодерма, прокамбий и основная меристема. Протодерма впоследствии превращается в покровную ткань — эпидерму, основная меристема дает начало паренхиме, прокамбий — проводящим тканям. Стебель приобретает *первичное строение.*

Первичное строение стебля однодольных растений. С поверхности стебель одет однослойной *эпидермой,* покрытой кутикулой. Под эпидермой расположен слой *паренхимных клеток* с утолщенными и одревесневшими стенками. Иногда в самых молодых стеблях под прозрачной эпидермой развивается тонкий слой *хлоренхимы* (ассимиляционной паренхимы).

Остальную часть стебля составляет паренхима, состоящая из тонкостенных живых клеток, в которой без какого-либо порядка расположены закрытые коллатеральные проводящие пучки, окруженные склеренхимой (рис. 4.4).

Первичное строение стебля двудольных растений. С поверхности стебель покрыт эпидермой. Под ней расположена первичная кора, а еще глубже — центральный осевой цилиндр.

Эпидерма. Имеет типичное строение и содержит небольшое число устьиц. Эпидерма выполняет функции защиты, газообмена и транспирации. У подсолнечника на небольших выростах эпидермиса расположены жесткие волоски, состоящие из одного ряда клеток.

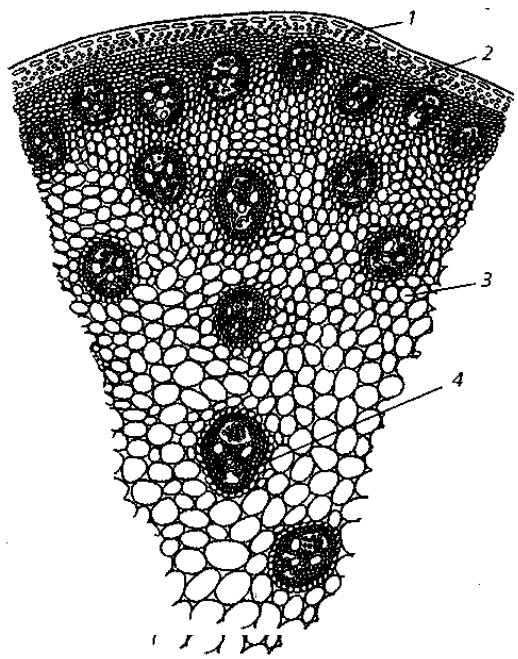

Рисунок 4.4. Строение стебля однодольного растения (кукуруза); 1 – эпидерма; 2 – склерифицированная паренхима; 3 – основная паренхима; 4 – проводящий пучок.

Первичная кора. Состоит из разнообразных элементов. Непосредственно под эпидермой находится *механическая ткань* (колленхима), в клетках которой имеются хлоропласты. Глубже расположена *паренхима,* состоящая из тонкостенных клеток. Причем по направлению к центру число хлоропластов в этих клетках постепенно уменьшается. Самый внутренний слой первичной коры называют *эндодермой* или *крахмалоносным влагалищем* (рис. 4.5).

Центральный осевой цилиндр. В центральной части стебля в один круг вокруг сердцевины расположены *проводящие пучки.* Перицикла центральный осевой цилиндр подсолнечника не имеет.

В отличие от однодольных растений, у которых весь прокамбий расходуется на образование проводящих элементов пучка, у двудольных прокамбий полностью не дифференцируется. Между первичными ксилемой и флоэмой сохраняется тоненькая прослойка прокамбия, клетки которого сохраняют способность делиться и превращаются в пучковый камбий. Проводящие пучки становятся открытыми. С момента начала деления камбиальных клеток начинается формирование вторичной структуры стебля.

Проводящие пучки разделены паренхимными *сердцевинными лучами.* Эти лучи играют важную роль в горизонтальном перемещении растворов по стеблю.

Паренхиму, расположенную в центральной части стебля внутри кольца проводящих пучков, называют *сердцевиной.* Лучи соединяют сердцевину с первичной корой.

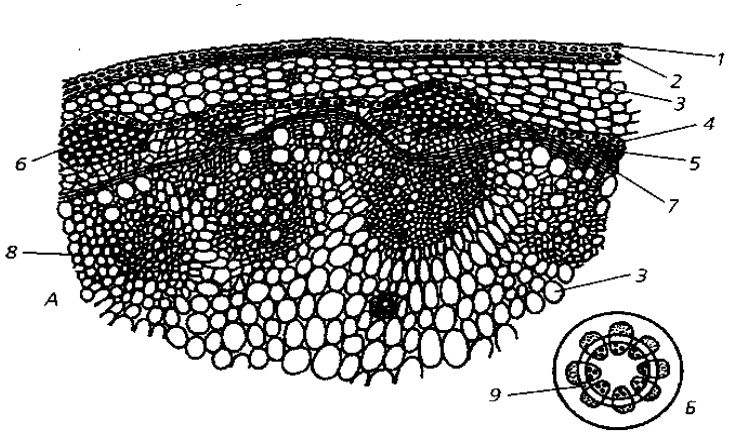

Рисунок 4.5. Стебель двудольногорастения (подсолнечника) на этапе перехода от первичного строения к вторичному: А – часть поперечного среза; Б – схема поперечного разреза; 1 – эпидерма; 2 – колленхима; 3 – основная паренхима; 4 – эндодерма; 5 – слеренхима; 6 – флоэма; 7 – камбий; 8 – ксилема; 9 – комбиальное кольцо

Вторичное строение стебля. В самом начале вторичных изменений стебля в участке сердцевинного луча, который расположен между камбиальными прослойками двух соседних проводящих пучков, клетки приобретают способность делиться. Образуется межпучковый камбий, который соединяется с участками пучкового камбия. Камбий, расположенный в пучках, сливается с межпучковым камбием, образуя общее *камбиальное кольцо.* Благодаря деятельности сплошного кольца камбия первоначальный осевой цилиндр, свойственный первичному строению, разделяется на два слоя: внутренний — *вторичную древесину* (ксилему) и наружный — *вторичную кору* (флоэму, или луб).

Активная деятельность камбия обеспечивает утолщение стебля. Под давлением вновь образующихся клеток эпидерма (кожица) разрывается, и под ней формируется пробковый камбий — *феллоген,* образующий вторичную покровную ткань — *феллему (пробку)* (рис. 4.6).

Основные функции вторичной коры: нисходящий транспорт органических веществ, запасание питательных веществ.

Древесину в радиальном направлении пересекают *паренхимные лучи,* выполняющие функции проведения воды и накопления запасных веществ. Основные функции древесины: восходящий ток водного раствора минеральных веществ и механическая опора.

Расположенная в центре стебля сердцевина состоит из паренхимы и выполняет функцию запаса питательных веществ.

Функции стебля. Основные функции типичных надземных стеблей:

— увеличивает поверхность растения путем ветвления и образования листьев;

— является посредником в перемещении веществ между корнями и листьями (функция проведения);

— является опорой, несущей листья, почки, цветки (механическая функция);

— запасает питательные вещества (запасающая функция);

— участвуя в фотосинтезе, функционально заменяет листья (камыш, кактусы);

— служит для защиты и лазанья (стеблевые колючки и усики);

— участвует в вегетативном размножении.

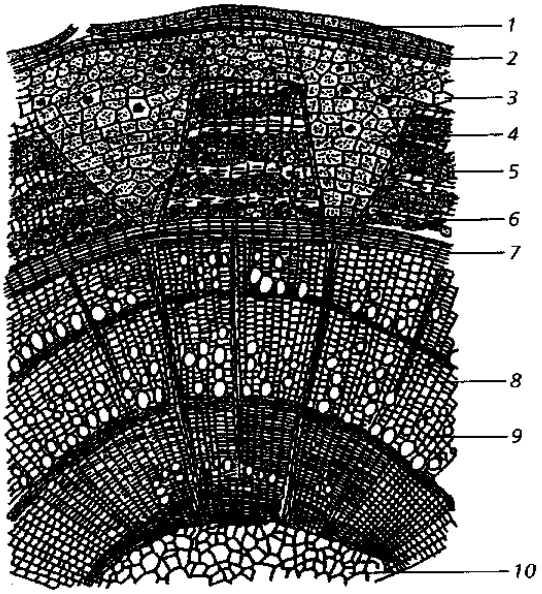

Рисунок 4.6. Строение трехлетней ветви липы(часть поперечного разреза: 1 – отмершая эпидерма; 2 – пробка; 3 – паренхима коры; 4 – флоэмный луч; 5 – лубяные волокна; 6 – флоэма; 7 – камбий; 8 – весенняя древесина; 9 – осенняя древесина; 10 – сердцевина; 4 – 6 вторичная кора; 8 – 9 древесина.

Лист — это боковой вегетативный орган высших растений, развивающийся на стебле, обладающий двусторонней симметрией и ограниченным ростом.

Эволюция листа. В процессе эволюции высших растений настоящие листья возникли из теломов древнейших растений в результате их уплощения. Это увеличило общую поверхность надземной части растения и способствовало наилучшему осуществлению фотосинтеза и транспирации — двух основных функций листьев. Стеблевое происхождение листьев прослеживается у папоротников: в отличие от всех остальных растений их листья (вайи) растут верхушкой подобно стеблю.

Строение листа. Листья покрытосеменных растений образуются из апикальной меристемы конуса нарастания побега. По мере роста они приобретают характерную плоскую форму. Листья имеют ограниченный рост, поэтому, достигнув определенных размеров, они до конца жизни остаются без изменений. При всем разнообразии листья имеют некоторые общие черты строения.

Типичный лист состоит из листовой пластинки, основания, черешка и прилистников (рис. 4.7).

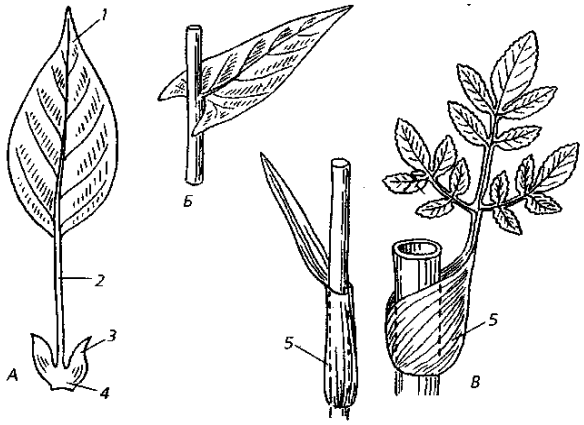

Рисунок 4.7. Внешнее строениелиста: А – черешковый лист; Б – сидячий лист; В – листья с влагалищем; 1 – листовая пластинка; 2 – черешок; 3 – прилистник; 4 – основание; 5 – влагалище

Пластинка — это плоская и обычно расширенная часть листа. У большинства растений между пластинкой листа и стеблем находится *черешок,* похожий на стебель, но по происхождению являющийся частью листа. Листья, соединенные со стеблем основанием черешка, называют *черешковыми,* а листья, не имеющие черешка, — *сидячими.*

Жилкование листа. Пластинки листа обладают значительной прочностью, которую обеспечивают находящиеся в них механические ткани. Как правило, эти ткани располагаются вдоль проводящих пучков листа, образуя вместе с ними сосудисто-волокнистые пучки — *жилки.* Распределение жилок в листе называют *жилкованием* (рис. 4.8).

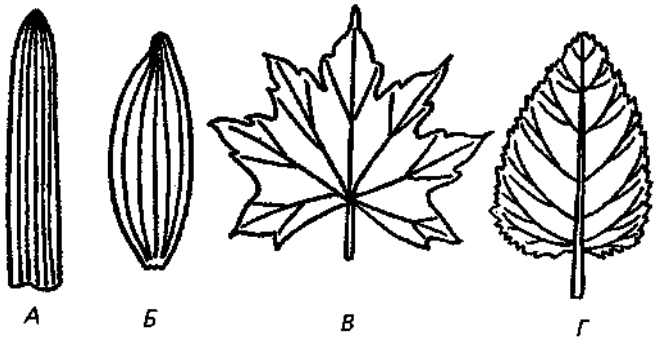

Рисунок 4.8. Основные типы жилкования листьев: А – параллельное; Б – дуговидное; В – пальчатое; Г – перистое.

Форма листовой пластинки бывает удивительно разнообразной и причудливой, при этом она является важным систематическим признаком и определяется соотношением длины и ширины пластинки. Листовые пластинки бывают *округлыми* (осина), *овальными* (орешник), *продолговатыми, ланцетными* (ива), *линейными* (рожь), *игольчатыми, яйцевидными* (подорожник), *обратнояйцевидными* (вяз) и др.

Листья, у которых край изрезан глубже, чем на $^1/_4$ полупластинки, называют *расчлененными.* В зависимости от глубины разрезов выделяют *лопастные, раздельные* и *рассеченные* листья.

Простые и сложные листья. *Простой* лист имеет одну листовую пластинку и при листопаде отпадает целиком. Лист, состоящий из нескольких листовых пластинок, каждая из которых имеет собственный черешок, называют *сложным.* Как правило, у такого листа листовые пластинки опадают независимо друг от друга. В зависимости от расположения листовых пластинок на рахисе различают *тройчатосложные, пальчатосложные* и *перистосложные* листья. Перистосложные листья, имеющие нечетную верхнюю пластинку, называют *непарноперистыми,* а с четным числом листовых пластинок — *парноперистыми.*

Листорасположение. Листья располагаются на стебле в определенном порядке. Эта закономерность, названная *листорасположением,* была впервые описана еще в первой половине XIX в. Различают три основных типа листорасположения: очередное, супротивное и мутовчатое (рис. 4.9).

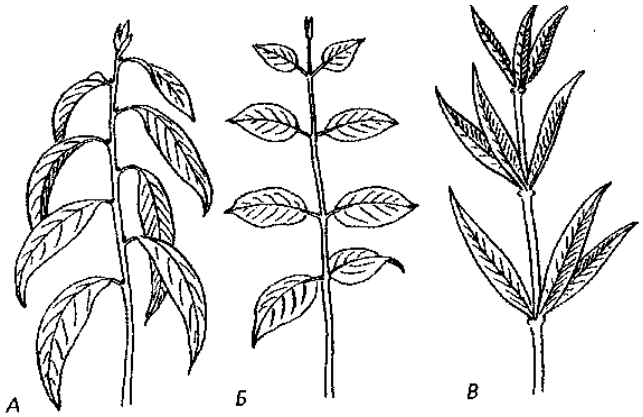

Рисунок 4.9. Листорасположение: А – очередное; Б – супротивное; В – мутовчатое

Внутреннее строение листа. Даже при помощи простой лупы в пластинке листа можно различить четыре типа тканей: *покровную* (кожицу), *основную, проводящую, механическую*.

Эпидерма (кожица). Снаружи лист покрыт *эпидермой,* или кожицей. Эта покровная ткань состоит из одного ряда живых плотно сомкнутых клеток без межклетников. Эпидерма хорошо защищает внутренние ткани листа от высыхания, механических повреждений, проникновения микроорганизмов. Большинство клеток эпидермиса не содержат хлорофилла, исключение составляют лишь клетки, образующие *устьица.*

Основная ткань (мезофилл). Между двумя слоями эпидермы находится *мезофилл* (от греч. mesos — средний и phyllon — лист) — основная ассимилирующая ткань (паренхима), образующая мякоть листа. У многих листьев мезофилл дифференцирован на палисадную (столбчатую) и губчатую (рыхлую) ткань.

Сосудисто-волокнистый {проводящий) пучок. Среди фотосинтезирующих клеток листа располагается сеть разветвленных проводящих пучков. Как правило, проводящие пучки листа не имеют камбия, т. е. являются закрытыми. Ксилема в пучке расположена ближе к верхней стороне листа, а флоэма—к нижней (рис. 4.10).

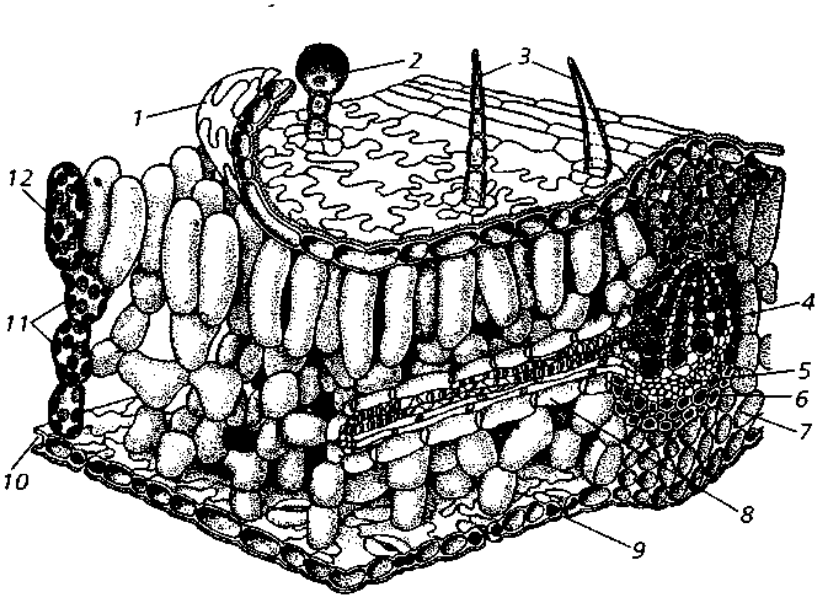

Рисунок 4.10. Внутреннее строение листа: 1 – верхняя эпидерма; 2 – железистый волосок; 3 – кроющие волоски; 4 – ксилема; 5 – флоэма; 6 – механические волокна; 7 – колленхима; 8 – обкладочные клетки пучка; 9 – устьице; 10 – нижняя эпидерма; 11 – губчатый мезофилл; 12 – столбчатый мезофилл

Устьица растений выполняют две основные функции: осуществляют газообмен между внутренними тканями растений и внешней средой; обеспечивают транспирацию (испарение).Устьице состоит из двух специализированных *замыкающих клеток* и щелевидного отверстия между ними — *устьичной щели* (рис. 4.11).

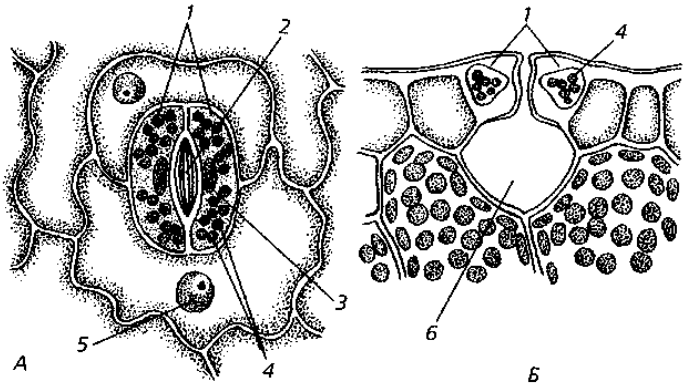

Рисунок 4.11. Строение устьичного аппарата: А – вид сверху; Б – поперечный разрез; 1 – замыкающие клетки; 2 – устьичная щель; 3 – ядро замыкающей клетки; 4 – хлоропласты; 5 – ядро клетки эпидермиса; 6 – воздушная полость

К замыкающим клеткам примыкают так называемые побочные (околоустьичные) клетки. Под устьицем в мякоти листа расположена воздушная полость. Устьица способны автоматически закрываться или открываться регулируя интенсивность испарения. Изменение размера устьичной щели обусловлено тургорными явлениями.

4.2. Видоизменения побегов и листьев

Метаморфозы (от греч. metamorphosis — превращение) побегов возникали в процессе эволюции в связи с выполнением дополнительных функций. Видоизменения побегов могут быть подземными и надземными (рис. 4.12).

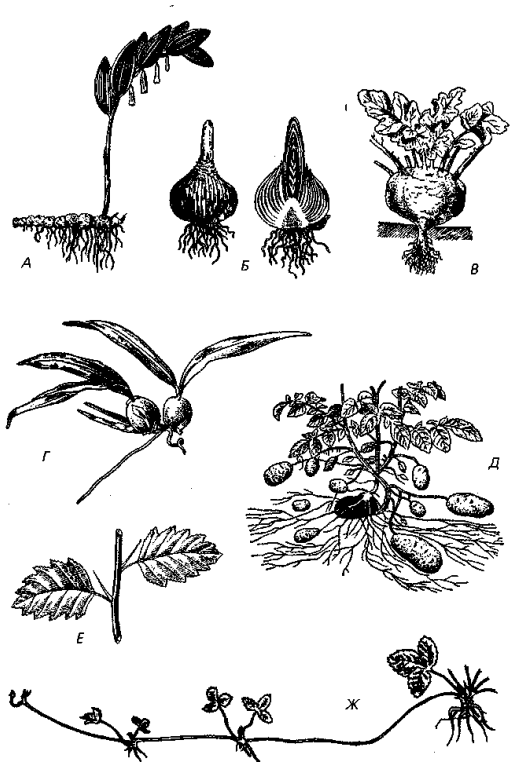

Рисунок 4.12. Видоизменения побегов: А – корневище купены; Б – луковица гиацинта и ее продольный разрез;В – надземный стеблевой клубень кольраби; Г – надземные клубни орхидеи; Д – подземные клубни картофеля; Е – колючки боярышника; Ж – ус земляники

Столон. Надземный или подземный, обычно недолговечный побег с длинными тонкими междоузлиями и чешуевидными, бесцветными, реже зелеными листьями.

Функции: вегетативное размножение и расселение.

Корневище. Подземный горизонтальный (папоротник, злаки), косо растущий (земляника) и даже вертикальный (вех) побег многолетних травянистых растений, внешне напоминающий корень. В отличие от корня, корневище не имеет корневого чехлика, несет верхушечную и пазушные почки, обладает метамерностью (расчленение на узлы и междоузлия). Из почек развиваются надземные побеги и новые корневища, а в узлах образуются придаточные корни.

Луковица. Подземный (реже надземный) укороченный побег, имеющий уплощенный стебель — донце, от которого отходят придаточные корни. На донце располагаются чешуевидные сочные мясистые листья. Луковичные широко распространены в степях и полупустынях (тюльпаны), но встречаются и в лесной зоне (подснежники).

Клубень. Видоизмененный побег, стебель которого, прекративший верхушечный рост, сильно разрастается в толщину и накапливает запасные вещества (крахмал, реже

масла). Подземные клубни часто развиваются на столонах и несут недоразвитые листья («бровки»), пазушные почки которых называют «глазками» (картофель). У капусты кольраби надземные клубни формируются на главном побеге и несут зеленые листья.

Функции корневищ, луковиц и клубней: запас питательных веществ, вегетативное размножение, переживание неблагоприятных для роста растений сезонов.

Другими метаморфозами надземных побегов являются *колючки* стеблевого происхождения (боярышник, дикая яблоня, дикая груша); *кладодии* — уплощенные стебли, способные к фотосинтезу; ползучие стебли — *усы* (с длинными междоузлиями) и *плети* (с укороченными междоузлиями), служащие для вегетативного размножения.

Видоизменения листьев. В ходе эволюции у многих растений наряду с настоящими листьями возникали их разнообразные видоизменения (рис. 4.13).

Колючки. Наиболее распространенное видоизменение листьев — колючки. У барбариса острые 3—7-раздельные колючки — это бывшие листья, в которых не развивается мезофилл, а у белой акации колючки образовались из прилистников. Листовое происхождение имеют и колючки кактусов. Колючки играют защитную роль, предохраняя растения от поедания животными, и снижают испарение, уменьшая площадь поверхности листьев.

Усики. Превращение листа в усики характерно для растений семейства бобовых. У многих видов гороха, вики, чины усики образуются из центральной жилки верхнего листочка (простые усики) или нескольких листочков (ветвистые усики). У чины прилистниковой в усик превращен весь лист, а функции листа выполняют крупные прилистники. Усики могут также образовываться из прилистников или из черешка листа.

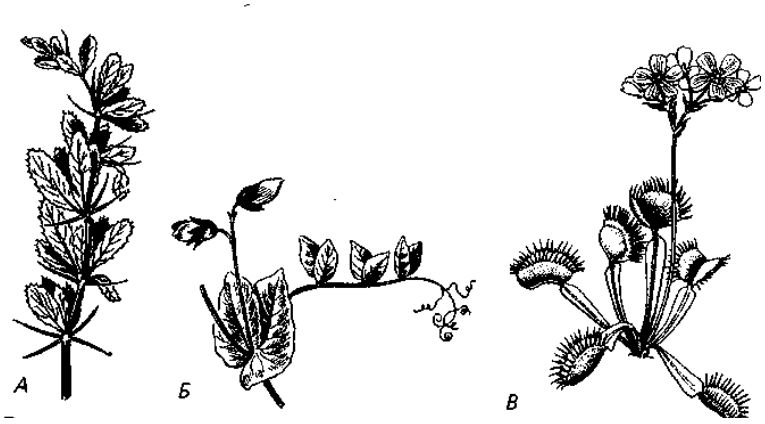

Рисунок 4.13. Видоизменения листьев: А колючки барбариса; Б – усики гороха; В – листья насекомоядного растения

Чешуйки. У многих растений листья видоизменяются в чешуйки. Толстые сочные чешуи луковицы запасают питательные вещества. Чешуйки, покрывающие почки, выполняют защитную функцию, а листья-чешуйки саксаула способствуют снижению транспирации.

Листья насекомоядных (хищных) растений. Известно около 450 видов преимущественно тропических растений, чьи листья превратились в особые ловчие

аппараты. При нехватке в почве азота и минеральных веществ насекомые являются хорошим дополнительным питанием этим удивительным растениям.

Филлодии. У растений засушливых областей, например австралийских акаций, в процессе развития листовые пластинки редуцируются, а черешки листа превращаются в филлодии — уплощенные пластинки. Филлодии являются основным органом фотосинтеза таких растений.

Вопросы для самоконтроля

1. Определения побега и почки;
2. Характеристика и функции стебля;
3. Первичное строение однодольных;
4. Вторичное строение стебля двудольных;
5. Эволюция и строение листа;
6. Жилкование и форма листа;
7. Внутренне строение листа;
8. Видоизменения стеблей и листьев.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Андреева, И. И.** Ботаника / И. И. Андреева, Л. С. Родман – М. : Изд. КолосС, 2010. - 528 с.
2. **Воронин, Н.С.** Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учебник Гриф МО РФ/ Н.С. Воронин**.-** М. : Изд. Академкнига, 2007. - 543 с.

Дополнительная

1. **Полевой, В.В.** Физиология растений: Учебник для биол. спец. Вузов/ В.В.Полевой. - М. : Высшая школа, 1989. - 464с.
2. **Хржановский, В. Г.** Курс общей ботаники. 2-е изд., перераб. и доп./ В. Г. Хржановский - М. : Высш. шк., 1982. - 520 с.

Лекция 5

ФИЗИОЛОГИЯ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ. ПИГМЕНТЫ РАСТЕНИЙ: ХЛОРОФИЛЛЫ, ФИКОБИЛИНЫ, КАРОТИНОИДЫ. ФОТОСИНТЕЗ: СВЕТОВАЯ И ТЕМНОВАЯ ФАЗЫ. ФАКТОРЫ, ВЛИЯЮЩИЕ НА ИНТЕНСИВНОСТЬ ФОТОСИНТЕЗА

5.1. Пигменты

Это важнейший компонент аппарата фотосинтеза. Пигменты пластид относятся к трем классам веществ: хлорофиллам, фикобилинам и каротиноидам.

Хлорофиллы. Существует несколько разных типов хлорофилла (*a, b, c, d*). Все фотосинтезирующие растения, включая все группы водорослей, а также цианобактерии, содержат хлорофиллы группы *a*. Хлорофилл *b* представлен у высших растений, у зеленых водорослей и эвгленовых. У бурых и диатомовых присутствует хлорофилл *c*, а у многих красных - *d*.

Молекула хлорофилла благодаря структурным и физико-химическим особенностям способна выполнять три важнейшие функции:

1. избирательно поглощать энергию света;
2. запасать ее в виде энергии электронного возбуждения;
3. фотохимически преобразовывать энергию возбужденного состояния в химическую энергию соединений.

Фикобилины. По структуре фикобилины (от греч. "phycos" - водоросль и лат. bilis - желчь) относятся к группе желчных пигментов - билинов (у животных представитель этой группы - билирубин).

Фикобилины делятся на 3 основные группы:

1. фикоэритрины - белки красного цвета (преобладают у красных водорослей)
2. фикоцианины - сине-голубые белки (у синезелых водорослей)
3. аллофикоцианины - синие белки

Все эти пигменты способны к флуоресценции. У водорослей фикобилины - дополнительные пигменты, выполняющие вместо хлорофилла *b* функции светособирающего комплекса.

Каротиноиды - жирорастворимые пигменты желтого, оранжевого, красного цвета - присутствуют в хлоропластах всех растений. Они входят в состав хромопластов в незеленых частях растений, например, в корнеплодах моркови.

К каротиноидам относятся три группы соединений:

1. оранжевые или красные пигменты каротины ($C_{40}H_{56}$);
2. желтые ксантофиллы ($C_{40}H_{56}O_2$ и $C_{40}H_{56}O_4$);
3. каротиноидные кислоты.

Каротиноиды - обязательные компоненты пигментных систем всех фотосинтезирующих организмов. Они выполняют ряд функций:

1. участие в поглощении света в качестве дополнительных пигментов;
2. защита молекул хлорофиллов от необратимого фотоокисления.

5.2. Фотосинтез

Фотосинтез — синтез органических веществ из углекислого газа и воды с обязательным использованием энергии света:

$$6CO_2 + 6H_2O + Q_{света} \rightarrow C_6H_{12}O_6 + 6O_2$$

У высших растений органом фотосинтеза является лист, органоидами фотосинтеза — хлоропласты. В мембраны тилакоидов хлоропластов встроены фотосинтетические пигменты: хлорофиллы и каротиноиды. Хлорофиллы поглощают красный и сине-фиолетовый свет, отражают зеленый и поэтому придают растениям характерную зеленую окраску. Молекулы хлорофилла в мембранах тилакоидов организованы в ***фотосистемы.*** У растений и синезеленых водорослей имеются ***фотосистема-1 и фотосистема-2.*** Только ***фотосистема-2*** может разлагать воду с выделением кислорода и отбирать электроны у водорода воды.

Фотосинтез — сложный многоступенчатый процесс; реакции фотосинтеза подразделяют на две группы: реакции ***световой фазы*** и реакции ***темновой фазы.***

Световая фаза. Эта фаза происходит только в присутствии света в мембранах тилакоидов при участии хлорофилла, белков-переносчиков электронов и фермента — АТФ-синтетазы. Под действием кванта света электроны хлорофилла возбуждаются, покидают молекулу и попадают на внешнюю сторону мембраны тилакоида, которая в итоге заряжается отрицательно. Окисленные молекулы хлорофилла восстанавливаются, отбирая электроны у воды, находящейся во внутритилакоидном пространстве. Это приводит к распаду или фотолизу воды:

$$H_2O + Q_{света} \rightarrow H^+ + OH^-$$

Ионы гидроксила отдают свои электроны, превращаясь в реакционноспособные радикалы *OH:

$$OH^- \rightarrow *OH + e^-$$

Радикалы *OH объединяются, образуя воду и свободный кислород:

$$4HO* \rightarrow 2H_2O + O_2$$

Кислород при этом удаляется во внешнюю среду, а протоны накапливаются внутри тилакоида в «протонном резервуаре». В результате мембрана тилакоида с одной стороны за счет H^+ заряжается положительно, с другой за счет электронов — отрицательно. Когда разность потенциалов между наружной и внутренней сторонами мембраны тилакоида достигает 200 мВ, протоны проталкиваются через каналы АТФ-синтетазы и происходит фосфорилирование АДФ до АТФ; атомарный водород идет на восстановление специфического переносчика $НАДФ^+$ (никотинамидадениндинуклеотидфосфат) до $НАДФ*H_2$:

$$2H^+ + 2e^- + НАДФ \rightarrow НАДФ*H_2$$

Таким образом, в световую фазу происходит фотолиз воды, который сопровождается тремя важнейшими процессами: 1) синтезом АТФ; 2) образованием $НАДФ*H_2$; 3) образованием кислорода. Кислород диффундирует в атмосферу, АТФ и $НАДФ*H_2$ транспортируются в строму хлоропласта и участвуют в процессах темновой фазы.

Темновая фаза. Эта фаза протекает в строме хлоропласта. Для ее реакций не нужна энергия света, поэтому они происходят не только на свету, но и в темноте. Реакции темновой фазы представляют собой цепочку последовательных преобразований углекислого газа (поступает из воздуха), приводящую к образованию глюкозы и других органических веществ. Первая реакция в этой цепочке — фиксация углекислого газа; акцептором углекислого газа является пятиуглеродный сахар ***рибулозобифосфат (РиБФ);*** катализирует реакцию фермент ***рибулозобифосфат-карбоксилаза (РиБФ-карбоксилаза).*** В результате карбоксилирования рибулозобисфосфата образуется неустойчивое шестиуглеродное соединение, которое сразу же распадается на две молекулы ***фосфоглицериновой кислоты (ФГК).*** Затем происходит цикл реакций, в которых через ряд промежуточных продуктов фосфоглицериновая кислота преобразуется в глюкозу. В этих реакциях используются энергии АТФ и НАДФ*H_2, образованных в световую фазу; цикл этих реакций получил название «цикл Кальвина»:

$$6CO_2 + 24H^+ + АТФ \rightarrow C_6H_{12}0_6 + 6H_2O$$

Кроме глюкозы, в процессе фотосинтеза образуются другие мономеры сложных органических соединений — аминокислоты, глицерин и жирные кислоты, нуклеотиды. В настоящее время различают два типа фотосинтеза: C_3- и C_4-фотосинтез.

Фотодыхание. Это светозависимое поглощение кислорода и выделение углекислого газа. Еще в начале прошлого века было установлено, что кислород подавляет фотосинтез. Как оказалось, для РиБФ-карбоксилазы субстратом может быть не только углекислый газ, но и кислород:

$$O_2 + РиБФ \rightarrow фосфогликолат\ (2С) + ФГК\ (3С)$$

Фермент при этом называется РиБФ-оксигеназой. Кислород является конкурентным ингибитором фиксации углекислого газа. Фосфатная группа отщепляется, и фосфогликолат становится гликолатом, затем окисляется до глицина. Глицин поступает в митохондрии, где окисляется до серина, при этом происходит потеря уже фиксированного углерода в виде CO_2.

5.3. Факторы, влияющие на интенсивность фотосинтеза

Экология фотосинтеза.

Под экологией фотосинтеза понимают зависимость продуктивности фотосинтеза от факторов внешней среды: интенсивности и качества света; концентрации CO_2, температуры, водного режима тканей листа, минерального питания и т.д.

Интенсивность и спектральный состав света. В среднем, листья поглощают 80-85 % энергии фотосинтетически активных лучей солнечного спектра (400-700 нм) и 25% энергии инфракрасных лучей, что составляет около 55% от энергии общей радиации. На фотосинтез расходуется 1,5-2 % поглощенной энергии.

Фотосинтез начинается при очень слабом освещении. Впервые это было показано Фаминцыным в 1880 г. Света керосиновой лампы хватало для начала фотосинтеза и образования крахмала в растительных клетках.

У многих светолюбивых растений максимальная (насыщающая) интенсивность фотосинтеза наблюдается при освещенности, достигающей половины от полной

солнечной. Дальнейшее возрастание освещенности не увеличивает фотосинтез, а затем и снижает его.

При световом насыщении интенсивность фотосинтеза значительно выше интенсивности дыхания. При снижении освещенности до определенной величины интенсивности фотосинтеза и дыхания уравниваются. Уровень освещения, при котором поглощение CO_2 в процессе фотосинтеза уравновешивается выделением CO_2 в процессе дыхания, называется световым компенсационным пунктом или точкой компенсации.

Помимо интенсивности, для процесса фотосинтеза важен и качественный состав света. Наиболее высока интенсивность фотосинтеза в красных лучах:

Скорость фотосинтеза быстро и значительно увеличивается при добавке небольшого количества (20% от насыщения красного света) синего света к красному. По-видимому, это связано с тем, что фотохимическая стадия фотосинтеза регулируется синим светом.

Концентрация CO_2. Углекислый газ является основным субстратом фотосинтеза, его содержание определяет интенсивность процесса. Концентрация CO_2 в атмосфере составляет 0,03%. При концентрации 0,03% интенсивность фотосинтеза составляет лишь 50% от максимальной, которая достигается при 0,3% CO_2. Интенсивность ассимиляции CO_2 зависит от скорости его поступления из атмосферы в хлоропласты, которая определяется скоростью диффузии CO_2 через устьица, межклетники.

Температура. Первичные фотофизические процессы фотосинтеза (поглощение и миграция энергии, возбужденные состояния) не зависят от температуры. Очень чувствительны к температуре процессы фотосинтетического фосфорилирования. Скорость комплекса энзиматических реакций, сопряженных с восстановлением углерода, при повышении температуры на 10^oC возрастает в 2-3 раза.

Водный режим. Вода непосредственно участвует в фотосинтезе как субстрат окисления и источник кислорода. Кроме того, величина оводненности листьев определяет степень открывания устьиц и, следовательно, поступления CO_2 в лист. Максимальный фотосинтез наблюдается при небольшом водном дефиците (5-20% от полного насыщения) и при открытых устьицах.

Минеральное питание. Для нормального функционирования фотосинтетического аппарата растение должно быть обеспечено всем комплексом макро- и микроэлементов.

Кислород. Процесс фотосинтеза обычно осуществляется в аэробных условиях при концентрации кислорода 21%. Обычная концентрация O_2 превышает оптимальную для фотосинтеза величину. Увеличение содержания или отсутствие кислорода для фотосинтеза неблагоприятны.

Вопросы для самоконтроля

1. Характеристика пигментов пластид;
2. Характеристика и сущность фотосинтеза;
3. Химизм световой фазы;
4. Химизм темновой фазы и фотодыхания;
5. Зависимость фотосинтеза от интенсивности спектрального состава света;
6. Зависимость фотосинтеза от концентрации углекислого газа, кислорода, минеральных веществ;
7. Зависимость фотосинтеза от температуры и наличия воды.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Андреева, И. И.** Ботаника / И. И. Андреева, Л. С. Родман – М.: Изд. КолосС, 2010.- 528 с.
2. **Воронин, Н.С.** Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учебник Гриф МО РФ / Н.С. Воронин.- М.: Изд. Академкнига, 2007. -543 с.

Дополнительная

1. **Полевой, В.В.** Физиология растений: Учебник для биол. спец. Вузов / В.В.Полевой. - М.: Высшая школа. 1989. - 464с.
2. **Садчиков, А.П., Кудряшов М.А.** Гидроботаника: Прибрежно-водная растительность: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / А.П. Садчиков, М.А. Кудряшов. - М.: Изд. центр "Академия", 2005. - 240 с.

Лекция 6

ОБЩАЯ МОРФОЛОГИЯ ВОДОРОСЛЕЙ. РАЗМНОЖЕНИЕ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ ГРУППИРОВКИ ВОДОРОСЛЕЙ. ВЛИЯНИЕ РАЗЛИЧНЫХ ФАКТОРОВ СРЕДЫ НА РАЗВИТИЕ ВОДОРОСЛЕЙ. СИСТЕМАТИКА ВОДОРОСЛЕЙ. ОСНОВНЫЕ ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ ГРУППЫ ПРЕСНОВОДНЫХ ВОДОРОСЛЕЙ

6.1. Общая морфология водорослей

Водоросли - самые многочисленные, самые важные для планеты и шире всего распространенные фотосинтезирующие организмы. Их много повсюду - в пресных водах, на суше и в морях, чего нельзя сказать, например, о высших растениях.

Водоросли, как и говорит само название этой группы организмов, - растения, обитающие в воде. Однако обычно к водорослям относят все растения, живущие в воде, т.е. и семенные растения (ряска, элодея, рдест, уруть и др.), и высшие споровые растения (мхи, папоротникообразные) и, конечно, типичные водоросли.

В ботанике термин «водоросли» используют в более узком смысле. Наука, изучающая водоросли, - альгология (от лат. «альга» - водоросли, «логос» - наука) - рассматривает вопросы систематики, морфологии, физиологии, экологии водорослей и их практическое значение. Альгология является одним из разделов ботаники, тесно связана с микробиологией и гидробиологией.

Водоросли - это низшие, лишенные расчленения на стебель и листья, обычно водные фотосинтезирующие растения.

Тело водорослей - слоевище или таллом (от греч. «таллос» - молодая ветка, побег) - по своему строению значительно проще, чем наземных растений; часто отсутствует дифференциация клеток на ткани.

Клеточная оболочка водорослей состоит из целлюлозы, пектиновых веществ, кремнийорганических соединений (у диатомовых); альгина и фуцина (у бурых водорослей). Иногда оболочка интенсивно пропитывается (инкрустируется) солями железа (у вольвоксовых, десмидиевых) или кальция (у красных водорослей), что нередко создает структуры в виде панциря (рис. 6.1).

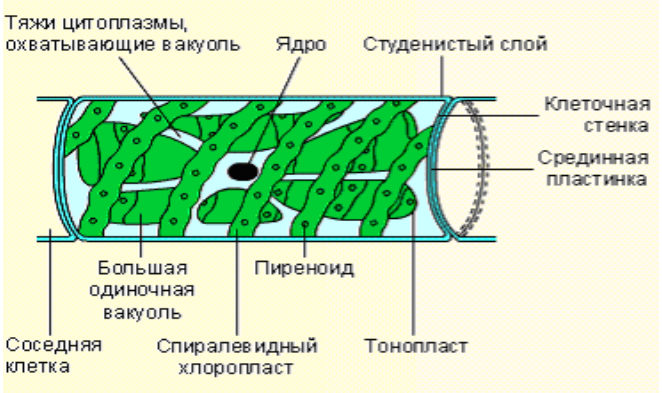

Рисунок 6.1. Строение клетки водоросли

В качестве запасных веществ представлены липиды, гликоген, крахмал, волютин, различные полисахариды.

Споры - органы размножения водорослей, - как правило, лишены твердой оболочки.

На основании различий в строении клетки (ядерного аппарата, набора пигментов, клеточной оболочки, запасных веществ и др.) различают прокариотические и эукариотические водоросли.

У прокариотов клетки не имеют ограниченного мембраной ядра. К ним относятся все бактерии и синезеленые водоросли (или же Cyanobacteria - цианобактерии).

У эукариотов клетки содержат оформленное ядро. К эукариотам относятся высшие растения, а также одноклеточные и многоклеточные водоросли, грибы и простейшие.

Строение водорослей чрезвычайно разнообразно.

Для водорослей характерно одноклеточное, колониальное, многоклеточное и неклеточное строение. Размеры в пределах каждой из этих форм могут варьировать в широких пределах. Так, например, некоторые виды одноклеточных синезеленых и зеленых водорослей (хлорелла) - могут быть размером 1-5 мкм. В то же время длина отдельных клеток зеленой колониальной водоросли гидродиктион достигает 1,5 см, а клеток, образующих междоузлия в стеблевидных талломах харовых водорослей - 15-20 см. Однако самыми крупными размерами обладают многоклеточные морские бурые водоросли, в частности макроцистис (Macrocystis sp.), мощные слоевища которого иногда достигают длины 60-80 м.

В настоящее время различают 9 основных типов морфологической структуры тела водорослей. Из них 4 относятся к одноклеточным формам, 1- к неклеточным, а остальные 4 - к многоклеточным.

1. Монадная (жгутиковая) (от греч. «монас» - одинокий) структура широко распространена среди водорослей (рис. 6.2.).

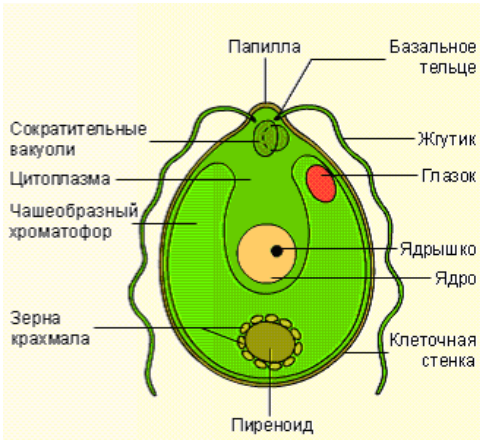

Рисунок 6.2. Монадная структура у водорослей

Она свойственна одноклеточным и колониальным организмам с плотной клеточной оболочкой и характеризуется наличием одного, двух, трех, четырех или многих жгутиков, с помощью которых они довольно быстро передвигаются в толще воды. У многих водорослей во всех отделах, за исключением Cyanophyta и Rhodophyta, монадным строением обладают подвижные клетки, служащие для бесполого (зооспоры) и полового (гаметы) размножения.

2. Амебоидная (ризоподиальная) структура представлена у одноклеточных и колониальных водорослей, лишенных плотной оболочки, постоянной формы тела и жгутиков. Эти организмы передвигаются как амебы, при помощи псевдоподий (от греч. «псеудос» - ложный, «подиос» - нога), которые бывают разной формы. Если они длинные и тонкие, тогда их называют ризоподиями (от греч. «риза» - корень, «подиос» - нога). Иногда несколько клеток подобного строения соедяняются своими ризоподиями и даже сливаются в плазмодии (рис. 6.3).

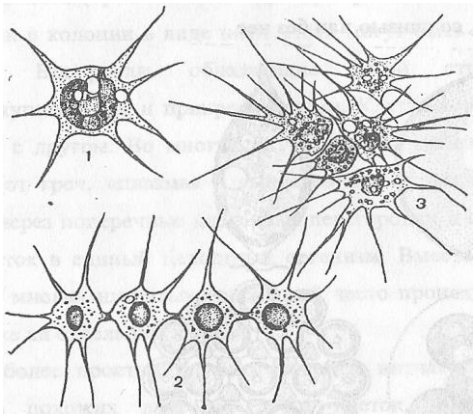

Рисунок 6.3. Амебоидная структура у водорослей: 1 - одиночные клетки Chrysamoeba; 2 - рядовое объединение клеток Chrysidiastrum; 3 - групповое объединение клеток Rhizochrysis

3. Коккоидная структура (от греч. «коккос» - зерно) наблюдается у одноклеточных и колониальных водорослей, характеризуется наличием у клеток в вегетативном состоянии плотной оболочки. Водоросли коккоидной структуры неподвижны в вегетативном состоянии, лишены жгутиков и псевдоподий. Исключение составляют диатомовые и десмидиевые, обладающие способностью к активному передвижению благодаря выделению слизи протопластами их клеток (рис. 6.4).

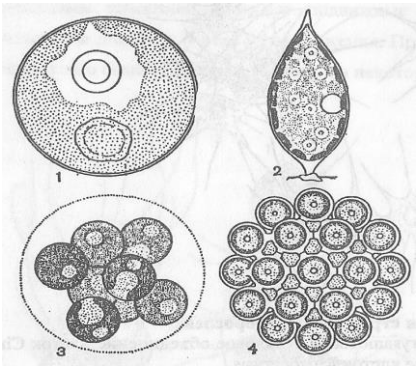

Рисунок 6.4. Коккоидная структура у водорослей1- одиночная клетка Chlorococcum; 2- одиночная клетка Characium; 3- колония Sphaerocystis, образованная слизью; 4- колония Coelastrum, образованная срастанием клеток.

4. Пальмеллоидная (капсальная) структура представлена колониальными и одноклеточными неподвижными водорослями, погруженными в общую слизь

определенной формы, чаще всего прикрепленными к субстрату. Клетки объединяются в этой слизи чисто механически и плазматических связей не имеют. В пальмеллоидное состояние могут временно переходить многие одноклеточные водоросли и чаще всего при неблагоприятных условиях. Образующиеся при этом слизистые тела не достигают крупных размеров и не имеют определенной формы (рис. 6.5).

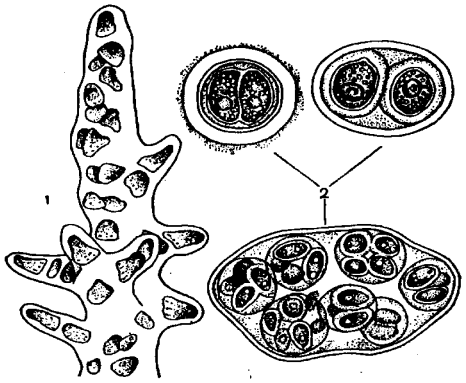

Рисунок 6.5. Пальмеллоидная структура и пальмеллоидное состояние

5. Нитчатая (трихальная) структура представлена клетками водорослей, соединенных в колонии в виде нити. Нити могут быть простыми и разнообразно ветвящимися. Водоросли, обладающие такой структурой, бывают как свободнодвижущими, так и прикрепленными (рис. 6.6).

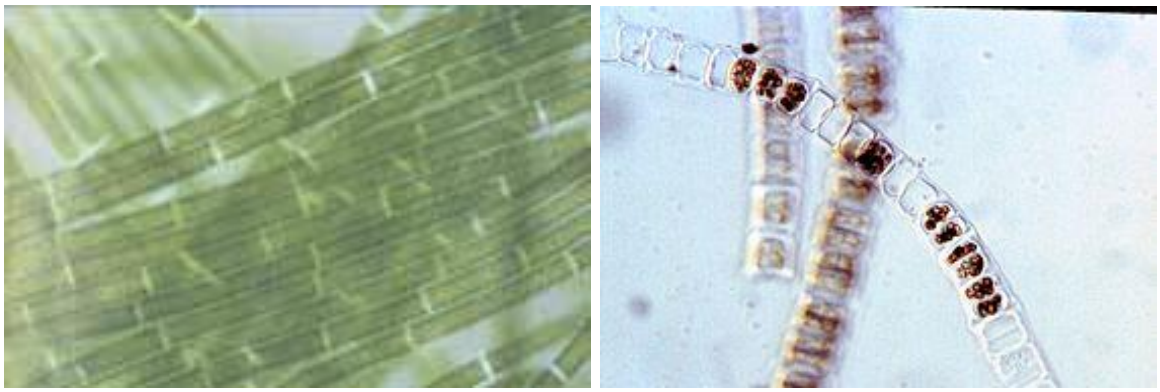

Рисунок 6.6. Нитчатая структура у водорослей

Клетки в нитчатых слоевищах тесно связаны друг с другом. Во многих случаях у них доказано существование пор и плазмодесм (от греч. «плазма» - вылепленное, оформленное, «десмос» - связь), проходящих через поперечные клеточные перегородки и связывающие протопласты соседних клеток в единый целостный организм.

6. Разнонитчатая (гетеротрихальная) структура (от греч. «гетерос» - другой) представляет собой усложненный вариант нитчатого строения. Для нее характерны две системы нитей: стелющиеся по субстрату и отходящие от них вертикальные нити. Последние - обычно выполняют ассимиляторную функцию. В некоторых случаях

горизонтальная часть состоит из ветвящихся нитей, обычно тесно расположенных или полностью смыкающихся в сплошную псевдопаренхиматическую («паренхима» - налитое рядом) клеточную пластинку, нарастающую по периферии и уже не имеющую следов нитчатого строения.

Вертикальную часть образуют одна или многие, часто ветвящиеся нити, на которых обычно развиваются органы размножения (рис. 6.7).

Рисунок 6.7. Разнонитчатая структура у синезеленой водоросли Fischerella

7. Тканевая (паренхимная) структура характеризуется наличием многоклеточных слоевищ в форме пластинок, состоящих из одного, двух или нескольких слоев клеток. Образование их происходит из нити в результате деления клеток в поперечном и продольном направлениях, в результате чего образуются талломы в виде паренхимных пластинок (часто достигающие нескольких метров). У этих водорослей может наблюдаться функциональная дифференциация слоевища на ассимиляторную, запасающую, механическую, проводящую ткани.

Такая структура встречается среди водорослей, свободно растущих распростертыми по субстрату, либо прикрепленных к нему одним концом (рис. 6.8).

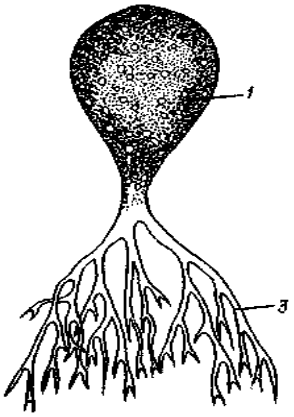

Рисунок 6.8. Тканевая (паренхимная) структура

8. Сифональная (неклеточная) структура представляет собой особый тип строения, отличительной чертой которого является отсутствие внутри слоевищ клеточных перегородок при наличии большого количества ядер. Такие слоевища иногда достигают крупных размеров (до нескольких десятков сантиметров). Внешне расчленение может быть сложным и разнообразным. Талломы сифональной (от греч. «сифон» - трубка) структуры имеют значительную внешнюю расчлененность формально представляя собой одну клетку с большим количеством ядер.

9. Харофитная структура свойственна только харовым водорослям. Наиболее обычны роды хара (Chara) и нителла (Nitella). Харофитная структура характеризуется крупным многоклеточным слоевищем линейно-членистого строения. Он состоит нз главного «побега» с сидящими на нем мутовками членистых «боковых побегов», у некоторых форм ветвящихся. Снизу отходят ризоиды.

6.2. Размножение

Почти все одноклеточные водоросли способны размножаться простым делением. Клетка делится надвое, обе дочерние клетки - тоже, и этот процесс в принципе может идти до бесконечности. Поскольку клетка погибает только в результате "несчастного случая", можно говорить о своего рода бессмертии. Особый случай - клеточное деление у диатомовых. Их панцирь состоит из двух половинок (створок), входящих друг в друга, как две части мыльницы. Каждая дочерняя клетка получает одну родительскую створку, а вторую достраивает сама. В результате у диатомеи одна створка может быть новой, а вторая - полученной в наследство от далекого предка.

Протопласт некоторых вегетативных клеток способен разделяться с образованием подвижных или неподвижных спор. Из них после длительного или короткого периода покоя развивается зрелая водоросль. Это одна из форм бесполого размножения.

При половом размножении у водорослей формируются мужские и женские половые клетки (гаметы). Мужская гамета сливается с женской, т.е. происходит оплодотворение, и образуется зигота. Последняя, обычно после периода покоя, длящегося в зависимости от вида водорослей от нескольких недель до нескольких лет, начинает расти и дает в конечном итоге взрослую особь. Гаметы сильно варьируют по размерам, форме и подвижности. У некоторых водорослей мужская и женская гаметы структурно сходны, а у других четко различаются, т.е. представляют собой спермии и яйцеклетки. Таким образом, половое размножение водорослей имеет множество форм и уровней сложности. Некоторые водоросли в неблагоприятных условиях сохраняются и воспроизводятся благодаря образованию цист (золотистые, желтозеленые, диатомовые, эвгленовые и динофитовые).

6.3. Экологические группировки водорослей

Почвенные водоросли. Несмотря на свое название, водоросли встречаются не только в воде. Например, их очень много в почве. В 1 г хорошо унавоженной почвы можно обнаружить ок. 1 млн. их отдельных экземпляров. Те, что сосредоточены на поверхности почвы и непосредственно под ней, питаются путем фотосинтеза. Прочие живут в темноте, бесцветны и поглощают растворенную пищу из окружающей среды, т.е. являются сапрофитами. Основная группа почвенных водорослей - диатомовые, хотя

местами в этой среде обитания обильны также зеленые, желто-зеленые и золотистые водоросли.

Водные водоросли. Обычно их считают водными организмами, и, действительно, подавляющее большинство водорослей обитает в лужах и прудах, реках и озерах, морях и океанах, причем в определенные сезоны они могут становиться там очень обильными. Водоросли прикрепляются к скалам, камням, кускам древесины, к водным растениям или же свободно плавают, составляя часть планктона.

Для рыбного хозяйства наибольшее значение имеют водоросли, обитающие в толще воды – фитопланктон.

К планктонным организмам (от греч. «планктос» - парящий, блуждающий) относятся виды, обитающие в толще воды во взвешенном состоянии. Под фитопланктоном обычно понимают совокупность свободноплавающих в толще воды мелких, преимущественно микроскопических водорослей. Пелагический образ жизни ведут большинство видов диатомовых, динофитовых, зеленых, золотистых, синезеленых (рис. 6.9).

Приспособления организмов к планктонному образу жизни прежде всего сводятся к обеспечению плавучести, поскольку их удельная масса обычно несколько больше 1.

Некоторые водоросли, такие, например, как синезеленые и зеленые, образуют вокруг клетки богатые водой мощные слизистые оболочки. По своим размерам эта слизь нередко превосходит сам организм.

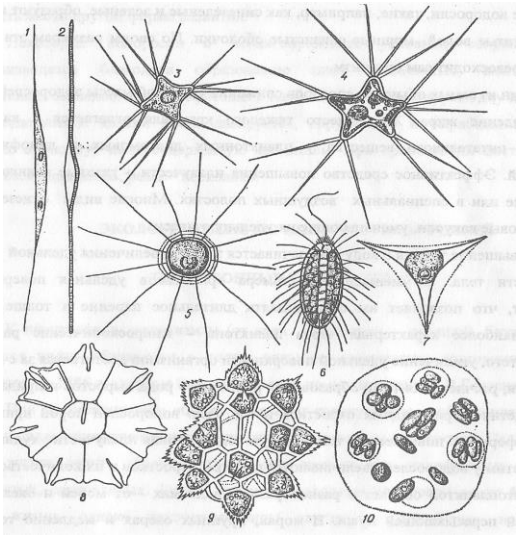

Рисунок 6.9. Планктонные водоросли. 1 - Schroederia setigera, 2 - Nitzschia longissima, 3 - Polyedriopsis spinulosa, 4 - Pseudopolyedriopsis skujae, 5 - Golenkinia radiata, 6 - Mallomonas eleganas, 7 - Treubaria triappendiculata, 8 - Pediastrum tetras, 9 - Ducellieria chodatii, 10 - Coenocystis subcylindrica.

Один из самых обычных способов снижения удельной массы водорослей - это накопление жира. Жир вместо тяжелого крахмала отлагается в качестве запасного питательного вещества у планктонных диатомовых и динофитовых водорослей. Эффективное средство повышения плавучести - газовые включения в цитоплазме или в специальных воздушных полостях. Многие виды синезеленых имеют газовые вакуоли, уменьшающие их удельную массу.Отдельные группы водорослей из ряда отделов (к

примеру, синезеленых, диатомовых, зеленых) в больших количествах встречаются в биоценозе бентоса и обрастаний.

Небольшая часть водорослей обитает у самой поверхностной пленки. Это сообщество получило название нейстон (от греч. «нейн» - плавать). Жизнь нейстонных организмов связана с поверхностной пленкой воды, причем одни из них находятся над пленкой (эпинейстон), другие - под пленкой (гипонейстон).

Большие концентрации нейстонных водорослей вначале были обнаружены в мелких водоемах - в прудах, а затем уже и в заливах крупных озер (особенно в тихую погоду при спокойной поверхности воды).

6.4. Факторы, влияющие на развитие водорослей.

На распределение и состав фитопланктона в водоемах влияет большой комплекс факторов - световой режим, температура воды, соленость, содержание биогенных элементов (азот, фосфор), а для некоторых видов - кремний, железо и др.

При общей зависимости фитопланктона ***от освещенности***, оптимальные световые условия у отдельных видов водорослей варьируют в широких пределах. Наиболее требовательны к освещенности - это зеленые и синезеленые водоросли, тогда как диатомовые относятся к тенелюбивым видам.

Температура воды является важным фактором развития водорослей; она определяет географическое их распространение и сезонную динамику. Температурный оптимум у разных видов сильно различается, чем и определяется смена видового состава в течение вегетационного сезона.

Из ***химических факторов***, влияющих на распределение фитопланктона, на первое место следует поставить ***солевой состав воды***. Концентрация солей определяет тип водоема и, в конечном счете, влияет на видовой состав фитопланктона. Продуктивность водорослей в большой степени зависит от концентрации в воде ***биогенных элементов***, и в первую очередь, от соединений азота и фосфора.

6.5. Систематика водорослей

Водоросли объединены в 13 отделов, названия которых, в основном, совпадают с характером их окраски, а у некоторых - и с особенностями строения:

Прокариотические водоросли (Procaryota):

1. Синезеленые водоросли (Cyanophyta);
2. Прокариотические (первичные) зеленые водоросли (Prochlorophyta).

Эукариотические водоросли (Eucaryota):

1. Эвгленовые водоросли (Euglenophyta);
2. Динофитовые водоросли (Dinophyta);
3. Криптофитовые водоросли (Cryptophyta);
4. Рафидофитовые водоросли (Raphidophyta);
5. Золотистые водоросли (Chrysophyta);
6. Диатомовые водоросли (Bacillariophyta);
7. Желтозеленые водоросли (Xanthophyta);
8. Красные водоросли (Rhodophyta);
9. Бурые водоросли (Phaeophyta);
10. Зеленые водоросли (Chlorophyta);
11. Харовые водоросли (Charophyta).

Прокариотические водоросл:

1. Сине-зеленые водоросли вместе с отделом бактерий относят к группе прокариотов, т.е. организмов, лишенных типичного ядра (рис. 6.10).

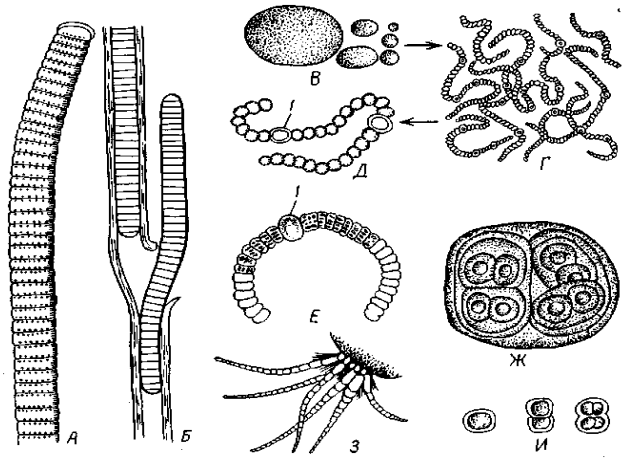

Рисунок 6.10. Сине-зеленые водоросли (отд.Cyanophyta):
А - осциллатория (p.Oscillatoria), Б - лингбия (p.Lyngbya), В-Д - носток (p.Nostoc), (В - общий вид, Г - при малом увеличении, Д - нить при большом увеличении), Е - анабена (p.Anabaena), Ж - глеокапса (p.Gleocapsa), З - ривулярия (p.Rivularia), И - хроококк (h.Chroococcus) (1 - гетероциста)

Это древнейшая форма организмов. Водоросли этой группы могут иметь сине-зеленую окраску, темно-синюю, иногда почти черную, а также красноватую и оливково-желтую. Такое разнообразие тонов связано с набором пигментов, из которых в сине-зеленых водорослей обязательно присутствует *хлорофилл*а, каротиноиды, синий пигмент *фикоцианин* и красный *фикоэритрин*.

Эукариотические водоросли:

1. Эвгленовые водоросли Euglenophyceae. Отдел микроскопических водорослей. Одноклеточные, подвижные, реже колониальные формы (рис. 6.11).

Рисунок 6.11. Строение эвглены зелёной

Имеют ясно выраженное ядро, зелёные (редко бесцветные) хлоропласты с пиреноидами или без них, плазматическую оболочку (перипласт), поверх которой некоторые эвгленовые водоросли имеют твёрдые, инкрустированные железом домики.

Клетки этих водорослей не имеют никакого панциря, никакой твердой защиты, только слизевую оболочку - появляются иногда в прибрежных водах, когда создаются благоприятные для них условия - опреснение, избыток питательных веществ - размножаются во множестве, и быстро исчезают – их съедают. Но выжившие - покрываются твердой оболочкой и ложатся на дно. Размножаются эвгленовые водоросли продольным делением.

Питание у зелёных эвгленовых водорослей преимущественно фототрофное.

2. Пирофитовые водоросли (Pyrrophyta), отдел низших растений, объединяет динофитовые и криптофитовые водоросли. Это микроскопические подвижные (с 2, реже с 1 жгутиком в 1 или 2 пересекающихся бороздах), иногда неподвижные одноклеточные, колониальные, редко нитчатые организмы; большинство голые или с оболочкой в виде панциря из двух половинок, образованных угловатыми пластинками. Хлоропласты бурые, содержат хлорофиллы а и с и бурые пигменты. Пирофитовые водоросли живут в пресных водах и морях, где служат пищей беспозвоночным животным; могут быть причиной цветения воды и гибели рыб.

Подвижные пирофитовые водоросли размножаются делением, неподвижные — спорами и зооспорами; половой процесс (изогамия) наблюдается редко.

У динофлагеллят есть по 2 жгутика, расположенных в бороздках панциря: один жгутик извивается вокруг тела, другой направлен вперед. Эти жгутики закручены штопором и работают, как пропеллеры: в результате, клетка водоросли крутится вокруг своей оси, и одновременно плывет вперед - по спирали, ввинчивается в воду (рис. 6.12).

Рисунок 6.12. Формы динофлагеллят бывают очень причудливы

3. Золотистые водоросли (Chrysophyta).Одноклеточные, колониальные, реже многоклеточные (дисковидные, нитевидные, кустистые), преимущественно пресноводные организмы длиной до 2 см , свободно плавающие и прикрепленные. Хлоропласты золотисто-жёлтого или бурого цвета, что обусловлено присутствием, кроме хлорофилла, жёлтых пигментов. Большинство одноклеточных золотистых водорослей подвижно, обладает 1—2, реже 3-4 жгутиками или псевдоподиями, сократительными вакуолями и глазком, некоторые одеты панцирем из чешуек или заключены в домик. Размножаются золотистые водоросли делением клетки надвое и зооспорами; половой процесс известен только у нескольких видов. Способны

образовывать окремнелые цисты. В пресных водах стран бывшего СССР около 70 родов, включающих свыше 300 видов золотистых водорослей.

4. Диатомовые (диатома, по-гречески - состоящая из двух частей)водоросли.

К диатомовым относятся микроскопически мелкие водоросли, обитающие в бентосе и планктоне пресных или морских водоемов. Это исключительно одноклеточные организмы, живущие одиночно или объединенные в колонии различного типа: цепочки, звездочки, кустики и т.д. Клетки диатомей покрыты панцирем из кремнезема, состоящем из двух половинок. Большая половинка - эпитека - покрывает меньшую - гипотеку, как крышка покрывает коробку. Твердая поверхность створок часто покрыта характерным для вида сложным узором из штрихов, бугорков, ямок и гребней (рис. 6.13).

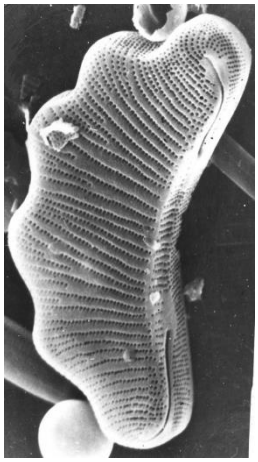

Рисунок 6.13**.** Диатомовые водоросли (мастоглора голубая).

5. Жёлтозелёные водоросли. Одноклеточные, колониальные и многоклеточные организмы, свободноплавающие и прикрепленные, с желтовато-зелёными хроматофорами, содержащими, кроме хлорофилла, большое количество жёлтых пигментов — ксантофилла и b-каротина. Обитают главным образом в пресных водах, иногда в почве и морской воде. Большинство желтозеленых водорослей — автотрофные организмы (рис. 6.14).

Рисунок 6.14. Микротамнион, харациопсис периформис

Размножаются желтозеленые водоросли делением надвое, зооспорами и неподвижными спорами. Сейчас их принято объединять с золотистыми в отдел (тип)

Chrysophyta, но можно считать их и самостоятельным отделом (типом) Xanthophyta царства протистов. По форме они сходны с зелеными водорослями.

6. Красные водоросли. Некоторые багрянки встречаются в пресной воде, главным образом в ручьях и прозрачных быстрых речках.

Талломы, за редким исключением, многоклеточные, нитчатой или пластинчатой структуры. Они имеют относительно небольшие размеры, не более 1-2 м. Багрянки иногда обитают на большой глубине, что связано со способностью фикоэритрина использовать для фотосинтеза зелёные и синие лучи, глубже других проникающие в толщу воды (максимальная глубина 285 м, на которой обнаружены красные водоросли, – рекорд для фотосинтезирующих растений) (рис. 6.15).

Бесполое размножение происходит при помощи неподвижных голых спор.

Рисунок 6.15. Пресноводные красные водоросли

7. Бурые водоросли. К этому отделу относятся наиболее высокоорганизованные водоросли.

Это почти исключительно морские организмы, обитающие главным образом в холодных морях северного и южного полушария.

8. Зеленые водоросли. Водоросли этого большого отдела, как правило, цвета зеленой травы (хотя окраска может варьировать от бледно-желтой до почти черной), а фотосинтетические пигменты у них такие же, как у обычных растений.

Это самый обширный отдел водорослей, насчитывающий 13000-20000 видов. В этой группе представлено все разнообразие структур морфологической дифференциации талломов, известных для водорослей: монадная, пальмеллоидная, коккоидная, нитчатая, пластинчатая, сифональная (рис. 6.16). Клетки зеленых водорослей могут быть одноядерными или многоядерными, хроматофоры имеют самую различную форму. Размножение вегетативное, бесполое и половое. Зеленые водоросли обитают чаще в пресных водоемах, реже в морских.

Широко распространен род Spirogyra - нитчатые водоросли, образующие длинные волокна тины в ручьях и холодных речках. Весной они плавают в виде липких желтовато-зеленых скоплений на поверхности прудов.

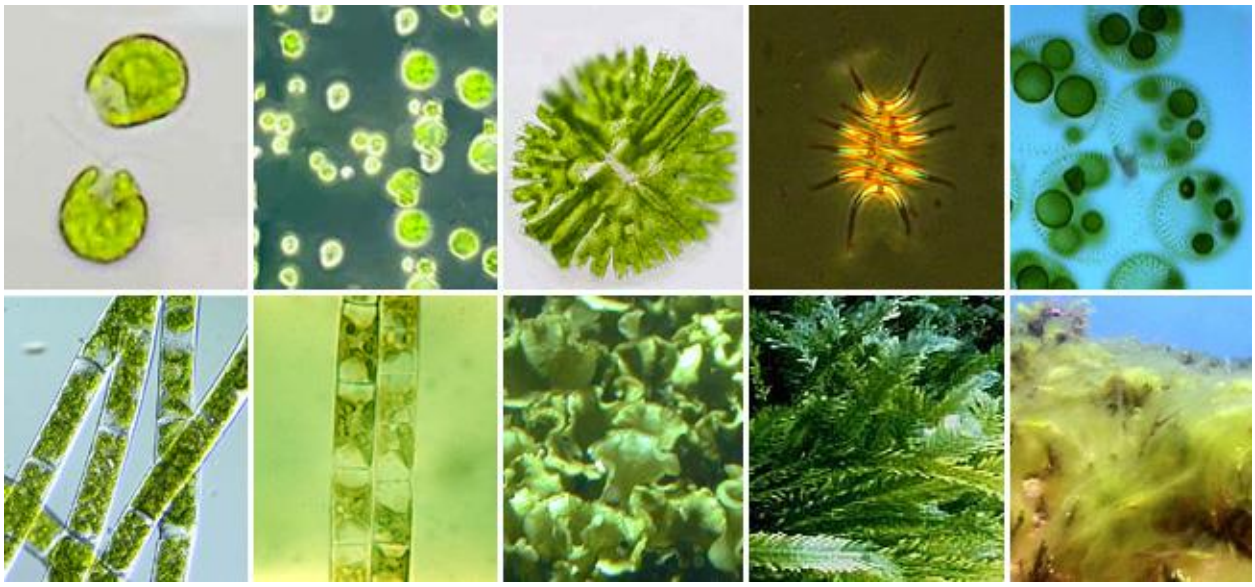

Рисунок 6.16. Зеленые водоросли слева направо: хламидомонада, хлорелла, микрастериас, сценедесмус двуформенный, вольвокс

9. Харовые водоросли. Харовые водоросли внешне похожи на хвощи. 300 видов (6 родов). Обитают в пресных водоемах и опресненных участках морей.

Это - многоклеточные водоросли. Окраска их варьирует от серовато-зеленой до серой. Клеточные стенки часто инкрустированы карбонатом кальция, поэтому отмершие остатки харовых участвуют в образовании отложений мергеля. У этих водорослей есть цилиндрическая, напоминающая стебель главная ось, от которой мутовками отходят боковые отростки, похожие на листья растений. Растут харовые вертикально на мелководье, достигая в высоту 2,5-10 см (рис. 6.17). Размножение половое.

Рисунок 6.17. Хара, нителла

Вопросы для самоконтроля

1. Общая характеристика водорослей;
2. Морфологические структуры формы тела водорослей, их характеристика;
3. Размножение водорослей;
4. Экологические группировки водорослей;
5. Факторы, влияющие на развитие водорослей;
6. Систематика водорослей;
7. Прокариотические водоросли. Сине - зеленые водоросли;
8. Эукариотические водоросли. Характеристика эвгленовых, пировитовых, золотистых, желто-зеленых, диатомовых водорослей;
9. Характеристика красных, бурых и зеленых водорослей.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Воронин, Н.С.** Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учебник Гриф МО РФ / Н.С. Воронин**.-** М.: Изд. Академкнига, 2007. - 543 с.
2. **Мухин, В.А.**Биологическое разнообразие Водоросли и грибы/ В.А.Мухин, А.С.Третьякова. - М.: Изд. Феникс, 2013.- 272с.

Дополнительная

1. **Полевой, В.В.** Физиология растений: Учебник для биол. спец. Вузов / В.В.Полевой. - М.: Высшая школа. 1989. - 464с.
2. **Садчиков, А.П., Кудряшов М.А.** Гидроботаника: Прибрежно-водная растительность: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / А.П. Садчиков, М.А. Кудряшов. - М.: Изд. центр "Академия", 2005. - 240 с.
3. **Горбунова, Н.П.** Альгология: Учебное пособие для вузов по спец. "Ботаника" / Н.П. Горбунова. - М.: Высш. школа, 1991. – 256 с.
4. **Матвеев, В.И.** Экология водных растений. Учебное пособие / В.И.Матвеев В.В. Соловьева, С.В. Саксонов. - Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. - 231 с.

Лекция 7

МЕТОДЫ ИЗУЧЕНИЯ ПРЕСНОВОДНОГО ФИТОПЛАНКТОНА. ОТБОР, ХРАНЕНИЕ, КОНЦЕНТРИРОВАНИЕ ПРОБ. ПРИГОТОВЛЕНИЕ ПРЕПАРАТОВ. МЕТОДЫ КОЛИЧЕСТВЕННОГО УЧЕТА ВОДОРОСЛЕЙ. ОПРЕДЕЛЕНИЕ БИОМАССЫ ВОДОРОСЛЕЙ ПО ИХ ЧИСЛЕННОСТИ, СОДЕРЖАНИЮ В НИХ ХЛОРОФИЛЛА. МЕТОДЫ ОПРЕДЕЛЕНИЯ ПРОДУКЦИИ ФИТОПЛАНКТОНА.

7.1. Выбор станций отбора проб

Вполне естественно, что обследовать всю водную массу водоема совершенно невозможно. Поэтому всегда применяют метод выборочного обследования, при котором отбирают пробы на станциях, расположенных в разных частях водоема.

Количество точек для взятия проб и их расположение по акватории, а также частота сборов во времени должны определяться каждый раз в соответствии с целью и задачами комплексного гидробиологического исследования.

1. При первом, общем знакомстве с водоемом необходимо брать максимально возможное число точек, приуроченных к биотопам, имеющим наибольший удельный вес в водоеме (что определяется по батиметрической карте). При определении числа точек взятия проб следует учитывать, что фитопланктон пелагиали гораздо более однороден, чем в литорали.

2. При продолжающихся многолетних исследованиях с целью оценки состояния кормовой базы водоема (обычно на крупных озерах и водохранилищах) устанавливаются стационарные станции или разрезы в наиболее характерных и значимых биотопах. Пробы берутся в фиксированные даты не реже трех раз в летний период и одного раза в остальные сезоны.

3. При исследовании влияния того или иного динамического фактора на водоем в целом или какую-то его часть устанавливается минимальное количество стационарных станций, пробы берутся предельно часто:

а) в случае изучения влияния сброса теплых вод на фитопланктон достаточно установить три-четыре станции по их течению (для определения зоны распространения сбросных вод) и одну контрольную станцию в зоне, не подверженной влиянию теплых вод.

б) в случае внесения ядохимикатов или биогенов устанавливаются две-три станции (одна - в пелагиали и одна-две - в литорали). Берется исходная проба до начала воздействия и через 1, 3, 6, 12 и 24 суток после него.

При работе на озерах и водохранилищах необходимо исследовать впадающие в них реки и основные заливы. На остальной акватории, если она невелика достаточно наметить 5-7 станций, расположенных равномерно по водоему.

Выбор метода отбора проб фитопланктона зависит от типа водоема, степени развития водорослей, имеющихся в наличии приборов и оборудования, а также - от экспериментальных задач.

Для количественного учета фитопланктона отбор проб производится специальными приборами – батометрами разнообразных конструкций (Рутнера, Мейера-Францева, Кожевникова, Дьяченко и др.)(рис. 7.1).

Батометр опускают в воду и при достижении необходимой глубины сильным встряхиванием троса (или же посредством специального «посыльного груза») закрывают крышки отверстий одного или двух цилиндров (в зависимости от

конструкции батометров). Затем батометр в закрытом виде извлекают на поверхность. Поскольку объем его довольно велик (при диаметре 8 см - 5 л), то из каждых двух слитых в чистое эмалированное ведро батометров, после тщательного перемешивания, отбирают вторичную пробу объемом 1 л и переносят во второе ведро. Так, отбирая метр за метром, облавливают всю водную толщу до дна. Из второго ведра, также после тщательного перемешивания, отбирают пробу для концентрирования фитопланктона.

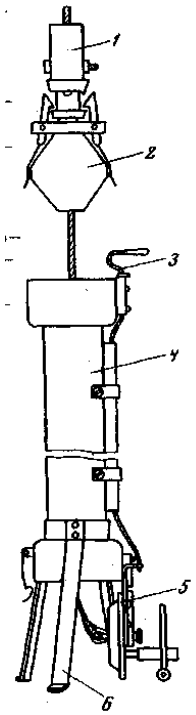

Рисунок 7.1. Батометр конструкции А.В. Францева:1 –сбрасывающее приспособление; 2 – чечевицеобразный груз; 3 – сбрасывающий крючокмеханизма закрывания нижней крышки; 4 – корпус батометра однометровой длины; 5 – нижняя крышка с патрубком для слива воды; 6 – тренога, препятствующая захвату грунта

Разновидностью батометрического метода может служить "бутылочный". Лучше применять бутылки большого объема (1-2 л) и работать на глубине до 10 м, так как глубже выдернуть пробку из горла бутыли очень трудно. Таким прибором при соответствующем навыке можно с успехом отбирать усредненную по глубине пробу фитопланктона. Пробка применяется резиновая и перед закрыванием смачивается водой. Чем слабее закрыта пробка, тем легче она будет выдергиваться под водой, поэтому для уменьшения удельного веса прибор погружают в воду, оставляя над поверхностью только горлышко бутыли. Пробка вставляется в горлышко, и прибор быстро опускается до дна водоема, затем энергичным рывком за линь выдергивается пробка и прибор поднимается к поверхности. Сначала быстро, а по мере приближения к поверхности медленнее с тем, чтобы с уменьшением давления сохранить постоянство притока воды в бутыль. Время подъема определяется эмпирически, так, чтобы поднятая на поверхность бутыль была немного не заполнена. Вода выливается в ведро, и операция повторяется еще не менее двух раз. После перемешивания отбирают пробу для концентрирования планктона. При изучении фитопланктона поверхностных слоев водоема пробы отбирают, зачерпывая воду в сосуд определенного объема.

Для работы на пресных водоемах чаще всего используются 1-2-литровые батометры, а в морях - 2 и 5-литровые. В водоемах, бедных фитопланктоном, отбирают пробы объемом не менее 1 л. В водоемах, богатых фитопланктоном - 0,5 л, а при "цветении" воды - даже 0,25 л. Отбор проб батометрами позволяет отбирать водоросли всех размерных групп, как для качественного, так и для количественного учета.

Для обнаружения малочисленных видов фитопланктона (к примеру, для флористико-систематических целей) проводят качественный лов планктона. Для этих целей используют планктонную сеть (рис. 7.2).

Рисунок 7.2. Планктонная сеть

Такая сеть состоит из металлического кольца и пришитого к нему мешка конической формы из мельничного шелкового или капронового сита №77. Внизу сеть заканчивается стаканчиком, в который собирается планктон при фильтрации воды через сеть. При сетном сборе фитопланктона в планктонную сеть попадают только колонии и крупные клетки водорослей, тогда как клетки небольших размеров "проскакивают" через фильтрационную поверхность сита (размер ячеи около 70 мкм). Планктонная сеть используется только для качественного лова водорослей; она облавливает большие объемы воды, что позволяет выявлять виды, встречающиеся в водоеме в незначительных количествах. Поэтому обловы фитопланктона сетью должны сочетаться с пробами, собранными с помощью батометра. Это позволяет более полно исследовать фитопланктон. Для количественного учета водорослей планктонная сеть непригодна.

В мелководных водоемах глубина нижнего горизонта отбора проб - это их максимальная глубина. В глубоководных водоемах - это нижняя граница фотического слоя (глубина видимости диска Секки, умноженная на 2).

Консервация и хранение проб фитопланктона. Для консервирования и предохранения фитопланктона от разрушения при длительном хранении используются разнообразные химические соединения и их смеси.

Консервацию осуществляют сразу же после отбора проб добавлением к ним фиксирующего реагента. Поскольку ни один из применяемых фиксаторов не может быть предпочтен всем прочим, важно учитывать достоинства и недостатки каждого при использовании их в повседневной работе.

Наиболее распространенным консервантом является ***формалин***, но действие его на клетку очень "жесткое", что приводит или к ее деформации, отбрасыванию жгутов,

выскакиванию монад из домиков, или, в случае "голых" форм, к полному разрушению организма.

"Мягко" фиксирует клетки ***раствор Люголя***, но действие его непродолжительно, и проба загнивает, несмотря на увеличение концентрации раствора. Его используют, если количественная обработка проб осуществляется не позже трех месяцев с момента проб. При его употреблении в пробах хорошо сохраняются нежные формы планктона. Кроме того, использование этого фиксатора позволяет (благодаря контрастированию препарата йодом) обнаруживать пиреноиды, жгутики, слизь и чехлы вокруг клеток. Фиксированные пробы необходимо хранить в темноте.

Фиксатор Утермеля: Водный раствор йодистого калия + CH_3COONa. При использовании на водоеме добавляют 15 капель фиксатора + 40% формалин.

На основе раствора Люголя был разработан следующий ***фиксатор***:

Первый раствор: йодистый калий, вода и кристаллический йод;

Второй раствор: хромовая кислота, ледяная уксусная кислота и формалин.

Оба раствора сливаются и хранятся в темной склянке. Этот фиксатор не растворяет слизистой оболочки водорослей, сохраняет и оттеняет жгуты и пиреноиды и незначительно деформирует нежные формы.

Этикетирование проб. Вместо бумажных этикеток применяются кусочки медицинского лейкопластыря. Записи на нем ведутся мягким черным грифелем или шариковой ручкой. При условии хранения проб в темном прохладном месте (это обязательное правило хранения альгологического материала) этикетки сохраняются более двух десятков лет.

Концентрирование проб фитопланктона. В водоеме (в том числе и в отобранной пробе воды) концентрация отдельных видов водорослей различается на несколько порядков величин. Кроме того, сама численностъ водорослей, за исключением отдельных видов во время их «цветения», очень низка. Поэтому подавляющее число видов водорослей практически невозможно учесть без их предварительного концентрирования.

В настоящее время в гидробиологической практике широко используются несколько методов концентрирования проб фитопланктона:

1. осаждение водорослей в сосудах
2. фильтрация через сита или мембранные фильтры
3. центрифугирование собранного материала.

Первые два метода дают примерно одинаковые результаты. У каждого из этих методов имеются свои достоинства и недостатки.

В гидробиологической практике широко используется наиболее простой ***осадочный метод*** (метод отстаивания проб в сосудах). Он не требует сложного оборудования. Фиксированные пробы отстаивают в сосудах (бутылках или цилиндрах) в неподвижном состоянии в темном месте.

После осаждения пробу концентрируют путем сливания среднего слоя воды, при скорости падения уровня в пробе менее 3 см/ч, до объема 30-80 мл (из первоначального объема 0.5-1 л). Необходимо быть крайне осторожным, чтобы не нарушить осадка и не допустить засасывания водорослей из поверхностного слоя. Для этого используют тонкий стеклянный сифон с загнутым на 2 см вверх концом. Один конец трубки затянут мельничным ситом (№№70-77) в несколько слоев; второй – соединен с резиновым шлангом. Сгущенную таким способом пробу взбалтывают и, замерив ее объем, переносят в сосуд меньшего объема.

Далее пипеткой с широким носиком часть концентрированного материала, переносят в счетную камеру. Чтобы достичь равномерного распределения водорослей в пробе, ее необходимо осторожно и в то же время тщательно перемешать (вращением «восьмеркой» или продуванием воздуха).

Метод фильтрации проб через мембранные фильтры. Наиболее пригодным при длительных экспедиционных работах, является метод фильтрации пробы воды через мелкопористые мембранные фильтры. К неоспоримым преимуществам этого метода относятся его простота и возможность концентрирования пробы в 200 раз и более. Кроме того, этот метод обладает достаточной точностью и, в отличие от отстойного, позволяет подсчитывать пробу без фиксации. Кроме того, он удобен для концентрирования водорослей с твердыми и жесткими створками и оболочкой (диатомовых, динофитовых и др.). Фильтрация воды осуществляется под давлением или под вакуумом в специальной воронке, укрепленной на колбе Бунзена, которая соединяется с насосом Комовского.

Фильтрацию живой пробы лучше всего осуществлять таким образом, чтобы можно было, не доводя процес фильтрации до конца, ресуспензировать концентрируемый материал в небольшом объеме оставшейся пробы. Эту пробу в дальнейшем просматривают в живом виде или консервируют фиксирующим раствором. Хранят пробы в темном и прохладном месте.

Метод центрифугирования применяется для концентрирования живого материала, чаще всего пустых проб фитопланктона или при работе с культурами водорослей. В таком сконцентрированном материале возможен учет жгутиковых и других мелких и подвижных водорослей.

Концентрирование достигается центрифугированнем 20-50 мл пробы (в зависимости от объема центрифужных пробирок и концентрации водорослей в течение 20-30 мин при 1000-2000 об/мин)

7.2. Микроскопирование проб водорослей

Методы количественной обработки фитопланктона весьма разнообразны, однако для познания биологии организмов, структуры популяций и фитоценозов, для прогнозирования режима водоема применим лишь метод прямого микроскопирования с точной идентификацией видов, с учетом их размерных характеристик, жизненного состояния, стадий развития и подсчетом средней численности. Счетный метод наиболее старый и, пожалуй, самый трудоемкий, но при биологическом анализе он всегда будет сохранять свою ценность. Данные о численности водорослей являются исходным материалом для вычисления их биомассы и для пересчета других количественных показателей (содержание пигментов, белков, интенсивности дыхания, фотосинтеза и др.) на одну или единицу биомассы.

Подсчет численности водорослей осуществляется в специальных счетных камерах определенного объема: Нажотта (0,01 $см^3$), Учинская (0,02 $см^3$), Горяева (1$мм^3$) Фукса-Розенталя и др. Перед счетом проба тщательно перемешивается продуванием воздухом через чистую трубочку с входным отверстием не менее 2 мм, и затем одна капля пробы этой же трубочкой вносится в счетную камеру.

В целом, численность пресноводного планктона довольно высока, и при концентрировании пробы в 100-200 раз (0,5-1 л до 5 мл) в счетной камере объемом 10 $мм^3$ может находиться от пяти до нескольких десятков тысяч клеток. Детальные исследования показали, что объем минимальной выборки определяется

необходимостью тотального просчета не менее 3000 особей независимо от исходной плотности фитопланктона в отобранной пробе.

Поэтому необходимо просчитывать каждую пятую полосу камеры, а при высокой численности - каждую десятую (в камерах Нажотта, Учинская). Водоросли в камере Горяеева пр осчитываются полностью.

Каждую выборку следует просматривать при двух различных увеличениях - большом и малом - для раздельного учета крупных и мелких форм фитопланктона. Исследуя содержимое полос, просчет особей в счетной камере следует вести челноком.

При исследованни ***количественных проб фитопланктона*** просчет численности организмов на 1 л воды проводят по следующей формуле:

$$N = K\, n\, (A/a)\, v\, (1000/V),$$

где: **N**- количество организмов в 1 л воды исследуемого водоема; **К**- коэффициент, показывающий во сколько раз объем счетной камеры меньше 1 см; **n** - количество организмов, обнаруженных на просмотренных дорожках (квадратах, полосах) счетной камеры; **A** - количество дорожек (квадратов, полос) в счетной камере; **a** - количество дорожек (квадратов, полос), на которых производился подсчет водорослей; **V**- первоначальный объем отобранной пробы ($см^3$); **v** - объем сгущенной пробы ($см^3$).

7.3. **Методы определения биомассы фитопланктона**

Биомасса выражается массой особей популяции или сообщества, отнесенной к единице площади ($м^2$, га, $км^2$) или к единице объема ($см^3$, л, $м^3$). Биомассу фитопланктона выражают в весовых единицах сырого, сухого, сухого обеззоленного вещества или органического углерода.

Для вычисления биомассы популяции необходимо определить средний объем клетки или, в зависимости от целей исследования, всех встреченных в камере клеток. Удельный вес водорослей условно принимается равным 1,0. Форма клеток приравнивается к близкому геометрическому телу. Поскольку подавляющее большинство обильных видов имеет форму шара, цилиндра, эллипсоида или двух конусов, то каждый исследователь может составить себе таблицы объемов этих тел и постоянно пользоваться ими, причем по таблице, составленной для определения объемов эллипсоидов, можно определять объемы шаров и двух конусов (объем двух конусов равен половине объема эллипсоида). В случае более сложной формы клетки приходится вычислять объем индивидуально. Найденный для каждой клетки объем (в $мкм^3$) умножается на ее численность (в тыс.кл/л), и биомасса выражается в граммах в 1 $м^3$ воды с точностью до 0,1 или 0,01 г/$м^3$ (212 тыс.кл.х 1272 $мкм^3$ = 0,27 г/$м^3$).

Если была обработана тотальная проба, то полученная биомасса будет отражать среднюю для всей глубины. Перемножением ее на глубину станции (в м) находят биомассу под 1 $м^2$ поверхности. Если была отобрана серия проб по вертикали с промежутком в 1 м, то среднюю биомассу находят как среднюю арифметическую, если промежутки были неодинаковы, то - как взвешенную среднюю арифметическую:

$$M = \frac{v_1 p_1 + v_2 p_2 + \ldots + v_n p_n}{p_1 + p_2 + \ldots + p_n} = \frac{\Sigma vp}{\Sigma p},$$

где v - биомасса (в г/м^3) $_c$ определенного горизонта; p - 1/2 промежутка (в м) между отобранными пробами (рис. 2); Σvp - биомасса фитопланктона под 1 м^3 поверхности; M - взвешенная средняя арифметическая биомасса.

7.4. Методы определения продукции фитопланктона

Мерой первичной продукции служит скорость образования органического вещества автотрофными организмами, отнесенная к единице площади или объему водоема. Ее выражают в единицах массы, энергии или в эквивалентных показателях, в единицу времени.

Различают ***валовую и чистую (= эффективную) первичную продукцию***. Термин ***«валовая продукция»*** относится ко всему вновь созданному фототрофными организмами органическому веществу. Она представляет собой результат истинного фотосинтеза, т.е. скорость образования при фотосинтезе органического вещества. Однако часть образованных продуктов фотосинтеза сразу же используется в процессе дыхания самих фотосинтезирующих организмов. Оставшаяся часть, которая представляет собой разность между валовой продукцией фитопланктона и тратами на обмен, идущая на прирост массы фотосинтезирующих организмов, называется **чистая *или эффективная*** продукция.

В настоящее время измерения первичной продукции основаны в основном на двух различных подходах. Одним из основных является ***метод определения первичной продукции в изолированных объемах воды с естественным сообществом фитопланктона.*** Это скляночный метод в двух модификациях - кислородной и радиоуглеродной. Пробы экспонируются на тех же глубинах, где они были отобраны (так называемые измерения in situ)

Другой метод основан ***на измерении содержания в водорослях фотоактивных пигментов.*** В этом случае принимается наличие прямой зависимости между интенсивностью фотосинтеза и концентрацией некоторых пигментов (обычно хлорофилла а). Однако необходимо иметь в виду, что расчет на основании определения концентрации хлорофилла дает достаточно грубую оценку первичной продукции, поскольку количество ассимилируемой в ходе фотосинтеза углекислоты одной весовой единицей хлорофилла в единицу времени (так называемое ассимиляционное число - АЧ) варьирует весьма существенно в зависимости от факторов среды, физиологического состояния и состава фитопланктона.

Отбор проб для определения первичной продукции проводится так же, как и при изучении видового состава и биомассы фитопланктона. Для этих целей в пресных водоемах рекомендуется использовать 1-, 3-, 5-литровые пластиковые батометры из непрозрачного материала.

Для изучения продукционных процессов используют округлые или плоские склянки с притертыми пробками объемом 100-300 мл. «Темные» склянки изготавливают из темного стекла или заворачивают их в темную изоляционную ленту, алюминиевую фольгу, мешочки из темной ткани. Можно помещать обычные кислородные склянки в темные баки с плотно закрытыми крышками.

Скляночный метод в кислородной модификации. В пресных водоемах широко используется кислородный метод определения первичной продукции. Этот метод предложен Г.Г.Винбергом в 1934 г Кислородный метод позволяет определять валовую и чистую продукцию и дыхание планктонного сообщества.

Процедура склянки с притертыми пробками. Склянки заполняют водой доверху; при притирании

пробок следят, чтобы в склянке не оставалось пузырьков воздуха. Для определения продукции необходимо иметь не менее 6-9 склянок. В двух-трех из них фиксируют кислород сразу же после заполнения (для определения его начального количества). Оставшиеся - экспонируют на свету (2-3 склянки) и в темноте (2-3 склянки) в течение определенного периода времени (4-8 ч) в зависимости от интенсивности выделения кислорода фитопланктоном.

По убыли содержания кислорода в темной склянке (по сравнению с исходной) судят о скорости потребления кислорода планктоном, который соответствует скорости минерализации или деструкции органического вещества в процессе дыхания. Разность между концентрацией кислорода в светлой склянке и начальной - это активностъ чистого фотосинтеза (т.е., чистая продукция). Сумма чистой продукции и дыхания - является валовой продукцией (разница между содержанием кислорода в светлой и темной склянках после времени экспозиции).

Хлорофильный метод определения первичной продукции. Измерение концентрации хлорофилла позволяет не только получать сведения о биомассе водорослей, но и примерно оценить нх фотосинтетическую активность.

Существует определенная связь между количеством пигментов фитопланктона и скоростью образования органического вещества (то есть, величиной его продукции). Для расчета первичной продукции по содержанию в водорослях хлорофилла *а* необходимо знать так называемое ассимиляционное число хлорофилла (АЧ). Это число показывает, какое количество углерода углекислоты ассимилируется в единицу времени одной весовой единицей хлорофилла в процессе фотосинтеза при световом насыщении. Обычно АЧ выражают в мг С/мг хлорофилла за сутки или 1 час.

Максимальные значения АЧ для озер разных широт находятся в пределах 1-10 мг С/(мг ч) или 3,3-33 мг кислорода/(мг ч). А содержание хлорофилла а (мг/м^3) в озерах и водохранилищах находится в следующих пределах: олиготрофные - 1; мезотрофные - 1-10; эвтрофные- 10-100; высокотрофные - 100 и более.

Поэтому, зная АЧ и концентрацию хлорофилла в воде, можно орнентировочно судить о величине первичной продукции в водоеме.

Вопросы для самоконтроля

1. Выбор станций отбора проб. Приборы для отбора проб;
2. Консервация и хранение проб фитопланктона;
3. Концентрирование проб фитопланктона;
4. Микроскопирование проб фитопланктона;
5. Методы определения биомассы фитопланктона;
6. Методы определения продукции фитопланктона.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Садчиков, А.П., Кудряшов М.А.** Гидроботаника: Прибрежно-водная растительность: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / А.П. Садчиков, М.А. Кудряшов. - М.: Изд. центр "Академия", 2005. - 240 с.

2. **Белякова, Г.А.** Ботаника: в 4 томах, Том 2, Водоросли и грибы / Г.А.Белякова**,** Ю.Т.Дьяков, К.Л.Тарасов. – М.: Изд. центр «Академия», 2006. - 320 с.

3. **Воронин, Н.С.** Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учебник Гриф МО РФ / Н.С. Воронин**.-** М.: Изд. Академкнига, 2007. - 543 с.

4. **Сонина, Е.Э.** Методические указания к лабораторному практикуму по курсу «Водные растения» (Фотосинтез, водоросли, методы изучения пресноводного фитопланктона) / Е.Э. Сонина. - Саратов: Изд-во ГАУ, 2009. - 24 с.

Дополнительная

1. **Горбунова, Н.П.** Альгология: Учебное пособие для вузов по спец. "Ботаника" / Н.П. Горбунова. - М.: Высш. школа, 1991. – 256 с.

2. **Матвеев, В.И.** Экология водных растений. Учебное пособие / В.И.Матвеев, В.В. Соловьева, С.В. Саксонов. - Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. - 231 с.

3. **Барсукова, Т.Н.** Малый практикум по ботанике. Водоросли и грибы / Т.Н. Барсукова, Г.А.Белякова, В.П.Прохоров, К.Л.Тарасов. - М.: Изд. центр "Академия," 2005. - 240 с.

4. **Садчиков, А.П**. Методы изучения пресноводного фитопланктона: Методич. Руководство / А.П. Садчиков. - М.: Изд-во "Университет и школа", 2003. - 157с.

Лекция 8

РАЗМНОЖЕНИЕ РАСТЕНИЙ (БЕСПОЛОЕ И ПОЛОВОЕ). ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ В ЦИКЛЕ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ. ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ. СТРОЕНИЕ ЦВЕТКА. СОЦВЕТИЯ. СЕМЯ. КЛАССИФИКАЦИЯ ПЛОДОВ.

8.1. Размножение

Это общее свойство всех живых организмов. Размножение, т. е. воспроизведение себе подобных, обеспечивает непрерывность и преемственность жизни.

Все разнообразные типы размножения можно объединить в два основных — *бесполое* и *половое.*

Бесполое размножение. Бесполое размножение осуществляется без участия половых клеток и является наиболее древним типом размножения.

Существует несколько вариантов бесполого размножения растений.

Спорообразование. При спорообразовании в особых органах растения — *спорангиях* — образуются одноклеточные *споры* или *зооспоры.* Спорами размножается большинство водорослей, а из высших растений — моховидные, плауны, хвощи и папоротники, которые так и называют — высшие споровые растения. Зооспоры, в отличие от обычных спор, подвижны, имеют жгутики и характерны в основном для организмов, живущих в воде (водорослей).

Вегетативное размножение. Размножение, при котором новое растение может возникнуть из вегетативного органа или его части, называют *вегетативным размножением.* Оно основано на способности растений к регенерации и свойственно не только высшим, но и низшим растениям.

Среди многолетников почти все травянистые и многие деревянистые растения способны так или иначе к вегетативному размножению. Различают *естественное* и *искусственное* вегетативное размножение, между которыми нельзя провести резкую границу.

Естественное вегетативное размножение. В естественных природных условиях вегетативное размножение, как правило, происходит с помощью специализированных частей тела растения.

Выводковые почки. Некоторые растения способны образовывать почки, которые, опадая в воду или на благоприятную почву, дают начало новому растению. Почка является зачаточным побегом, следовательно, такое размножение можно считать одной из форм размножения при помощи побегов.

Надземные ползучие укореняющиеся побеги. Многие растения образуют специализированные побеги: усы (земляника), плети (живучка), столоны (костяника). В узлах этих побегов при соприкосновении с влажной почвой развивается собственная корневая система, и формируются вертикальные надземные побеги.

Корневища. В узлах подземных корневищ на некотором расстоянии от материнского растения формируются придаточные корни и надземные побеги. В дальнейшем, когда старые корневища перегнивают, образуются несколько самостоятельных растений.

Корневая поросль, или *корневые отпрыски.* Многие растения образуют надземные побеги из горизонтально растущих под землей корней. Такой способностью обладают слива, малина, вишня, ежевика, осина, тополь, сирень и др.

Клубни, луковицы. Клубни, служащие для вегетативного размножения, могут быть стеблевого и корневого происхождения, подземными и надземными. Корневые клубни обычно называют корневыми шишками (орхидные, георгины). При размножении клубнями из глазков образуются новые побеги (картофель, топинамбур). Луковицами размножаются многие травянистые, в основном однодольные растения из семейств лилейных и амариллисовых (лилии, тюльпаны, гиацинты, нарциссы, лук, чеснок и др.). Размножение луковицами заключается в том, что взамен отмирающей материнской луковицы образуются несколько дочерних, каждая из которых дает начало новому растению.

Черенки. У многих видов побеги, отделенные от материнского растения, могут укореняться и давать начало новому растению. В естественных условиях это свойственно, например, иве ломкой, ветви которой легко обламываются ветром, падают на влажную почву, образуют корни и прорастают в новое растение.

Искусственное вегетативное размножение. При искусственном размножении человек использует все виды вегетативного размножения, встречающиеся в природе. Однако существуют и специальные дополнительные методы(*листовые черенк, деление куст, отводки, прививка, окулировка, копулировка, аблактировка,* или *метод сближения).*

Половое размножение. *Половое размножение* — это процесс образования дочернего организма при участии половых клеток — *гамет.* В большинстве случаев новое поколение возникает в результате слияния двух специализированных половых клеток разных организмов. Существуют различные типы гамет, что и определяет различные типы полового процесса. Если гаметы морфологически сходны между собой, их называют *изогаметами,* а половой процесс — *изогамией.* Слияние различных по размеру гамет *(гетерогамет),* из которых обычно женская гамета крупнее и менее подвижна, нежели мужская, называют *гетерогамией.* У многих низших и у всех высших растений существует *оогамия* — слияние больших и неподвижных женских гамет *(яйцеклеток)* с мелкими и подвижными мужскими *(сперматозоидами).* У большинства растений гаметы формируются в особых органах — *гаметангиях.* Гаметангий высших растений, в котором образуется яйцеклетка, называют *архегонием.* Сперматозоиды образуются в *антеридиях.* У большинства семенных растений мужские гаметы в процессе эволюции утратили жгутики и способны только к пассивному передвижению. Такие мужские гаметы называют *спермиями.*

8.2. Чередование поколений

В жизненном цикле каждого растения, имеющего половое размножение, происходит смена ядерных фаз — гаплоидной и диплоидной. Если органы полового и бесполого размножения образуются на разных растениях, имеет место чередование поколений — полового и бесполого. Происходит последовательная смена двух типов организмов: гаплоидное поколение *(гаметофит)* и диплоидное поколение *(спорофит)* поочередно сменяют друг друга. Половое гаплоидное поколение, образующее в половых органах гаметы, называют гаметофитом, так как оно способно к половому размножению. На гаметофитах образуются половые органы — *гаметангии,* в которых в процессе митоза формируются гаплоидные *гаметы.* Сливаясь, гаметы образуют диплоидную зиготу, из которой вырастает бесполое диплоидное поколение — спорофит. На спорофите в спорангиях в результате мейоза образуются гаплоидные споры. Из спор вырастают гаплоидные гаметофиты, т. е. происходит возврат к

гаплоидному поколению. Таким образом, чередование поколений сопровождается также чередованием плоидности.

8.3. Семенные растения: общая характеристика

Появление семенных растений привело к довольно быстрому вымиранию преобладавших ранее крупных папоротникообразных, которые не выдержали конкуренции в новых климатических условиях. Среди современных растений только два отдела характеризуются наличием семян: *Голосеменные* и *Покрытосеменные.*

Особенности семенных растений. Основная особенность семенных растений — размножение при помощи семян. Спора содержит минимум питательных веществ и требует для дальнейшего развития сочетания многих благоприятных условий. По сравнению с ней семя содержит значительный запас питательных веществ, а зародыш спорофита внутри семени надежно защищен плотными покровами. У семенных растений *внутреннее оплодотворение.* Это важнейшая адаптация, поскольку такой тип оплодотворения не зависит от наличия воды. Однако в таком случае исчезает необходимость в подвижных сперматозоидах, снабженных жгутиками. Действительно, за исключением некоторых голосеменных, мужские гаметы семенных растений не имеют жгутиков и не способны к самостоятельному передвижению. Такие неподвижные мужские гаметы растений называют спермиями. Каким же образом неподвижные спермии проникают к яйцеклетке?

Еще одним ароморфозом семенных растений является развитие *пыльцевой трубки,* с помощью которой спермии транспортируются к яйцеклетке. Через отверстие в интегументе — микропиле — они проникают в семязачаток.

Основные признаки семенных растений как наиболее приспособленных к существованию на суше.

1. Распространение семенных растений по всему земному шару и заселение ими всех существующих сред обитания.
2. Современные семенные растения представлены всеми жизненными формами.
3. Наличие высокоспециализированных проводящих тканей.
4. Семенные растения разноспоровые, они имеют два типа спор. Мегаспоры развиваются в мегаспорангии (нуцеллусе), микроспоры формируются в микроспорангиях, образующихся в пыльнике.
5. Размножение осуществляется семенами, внутри которых находятся зародыш нового спорофита и запас питательных веществ для его развития.
6. Процесс оплодотворения не зависит от наличия воды. Мужские гаметы (спермии) проникают к яйцеклетке через пыльцевую трубку.
7. В жизненном цикле семенных растений полностью доминирует спорофит и происходит дальнейшая редукция не только мужского, но и женского гаметофита, существование которого полностью зависит от спорофита.

Отдел покрытосеменные, или цветковые растения. Прогрессивные черты организации покрытосеменных растений.

Появление цветка. Главной и уникальной особенностью покрытосеменных является наличие цветка. Цветок — это видоизмененный укороченный спороносный побег, все части которого, кроме цветоложа, имеют листовую природу. Мегаспорофиллы превратились в плодолистики, которые, срастаясь между собой, сформировали пестик (пестики), микроспорофиллы преобразовались в тычинки, а окружающие их стерильные листья образовали околоцветник. Цветок — это орган

размножения (бесполого и полового), в котором возникают микро- и мегаспоры, формируются заростки, происходит опыление и оплодотворение, развивается зародыш спорофита и запасающая ткань, и в итоге образуются семя и плод.

Наличие завязи. Семязачатки покрытосеменных развиваются во влажной камере — завязи. Это предохраняет их от неблагоприятных воздействий среды, в первую очередь от высыхания, что очень важно в условиях жизни на суше. Из завязи образуется плод, внутри которого заключены семена.

Редукция гаметофитов. Покрытосеменным свойственна дальнейшая редукция мужского и женского гаметофитов. Заростки не имеют не только вегетативных частей, но и половых органов — гаметангиев. Мужской гаметофит цветковых растений — это пыльцевое зерно, а женский гаметофит представлен зародышевым мешком.

Двойное оплодотворение. У покрытосеменных растений в оплодотворении участвуют два спермия, т. е. осуществляется двойное оплодотворение. В результате образуются диплоидный зародыш и триплоидный эндосперм — питательная ткань для зародыша.

Развитие проводящих тканей. У цветковых растений прекрасно развита проводящая система. В древесине (ксилеме) транспорт воды и растворенных в ней минеральных веществ осуществляется преимущественно по сосудам, а не по трахеидам, как у голосеменных растений.

Разнообразие жизненных форм. В отличие от голосеменных, которые представлены только древесными растениями, жизненные формы покрытосеменных растений значительно разнообразнее. Прогрессивные изменения структуры тканей, вегетативных и генеративных органов обеспечили возникновение огромного видового разнообразия. Высокая эволюционная пластичность позволила цветковым растениям распространиться по всему земному шару и приспособиться к самым разным экологическим условиям.

8.4. Цветок: строение

Генеративные органы. Достигнув определенного возраста, растения начинают образовывать органы, специально предназначенные для размножения. Такие органы называют *генеративными* или *репродуктивными.* У покрытосеменных растений это цветки и развивающиеся из них плоды с семенами.

Рассмотрим строение и функции цветка — основного генеративного органа покрытосеменных растений (рис. 8.1).

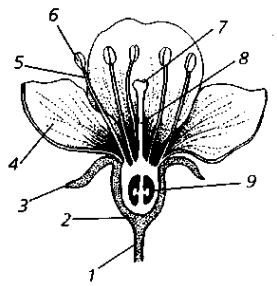

Рисунок 8.1. Строение цветка: 1 – цветоножка; 2 – цветоложе; 3 – чашечка; 4 – венчик; 5 – тычиночная нить; 6 – пыльник; 7 – рыльце пестика; 8 – столбик; 9 – завязь с семяпочками

Строение цветка. Цветок — это видоизмененный укороченный побег с ограниченным ростом. Цветок развивается из цветочной (генеративной) почки и занимает на растении верхушечное или пазушное положение.

Цветоножка. Обычно цветок имеет короткую или длинную *цветоножку,* соединяющую его со стеблем. Нередко встречаются цветки без цветоножки, их называют *сидячими.*

Цветоложе. Верхнюю расширенную часть цветоножки, на которой располагаются все остальные части цветка, называют *цветоложем.* Цветоложе может быть плоским, выпуклым или вогнутым.

Цветоножка и цветоложе — это видоизмененный стебель, а чашелистики, лепестки, тычинки и плодолистики, образующие пестик, — видоизмененные листья.

Околоцветник. Наружная часть цветка — *околоцветник.* Различают два типа околоцветника: *простой,* состоящий из одинаковых листочков, и *двойной,* дифференцированный на *чашечку* и *венчик*.

Ярко окрашенный простой околоцветник называют *венчиковидным* (тюльпан, ландыш), а состоящий из зеленых или буроватых мелких листочков — *чашечковидным* (свекла, крапива). У некоторых видов цветки вообще не имеют околоцветника, такие цветки называют *голыми.*

Околоцветник привлекает насекомых-опылителей и защищает расположенные в центре цветка тычинки и пестики.

Чашечка. Это наружная часть околоцветника. Она состоит из нескольких, обычно одинаковых по размеру и форме *чашелистиков.*

Венчик. Это внутренняя часть околоцветника и наиболее заметная часть цветка. Обычно он ярко окрашен и почти всегда крупнее чашечки. Венчик состоит из *лепестков,* которые могут быть разной формы.

Андроцей. Совокупность тычинок образует мужскую часть цветка — *андроцей.* Тычинка — это видоизмененный микроспорофилл. Типичная тычинка состоит из *тычиночной нити,* представляющей остаток стерильной ткани, и *пыльника,* образованного сближенными микроспорангиями и прикрепленного к нити с помощью *связника* (рис. 8.2).

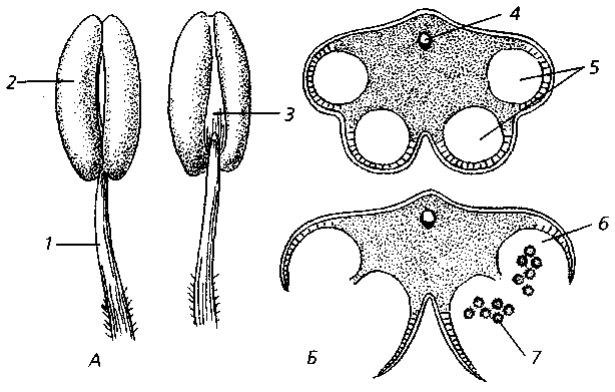

Рисунок 8.2. Строение тычинок: А – внешний вид; Б – поперечный разрез через гнезда пыльников; 1 – тычиночная нить; 2 – пыльник; 3 – связник; 4 – проводящий пучок в связнике; 5 – гнезда пыльника; 6 - вскрытые гнезда пыльника; 7 – высыпающаяся пыльца.

В связнике проходит проводящий пучок, по которому в микроспорангии доставляются необходимые для развития вещества. Отдельные микроспорангии у цветковых растений называют *пыльцевыми гнездами.* Как правило, в одном пыльнике находится четыре микроспорангия (четыре пыльцевых гнезда).

У некоторых растений часть тычинок превращается в нектарники, выделяющие сладкую жидкость, которая привлекает насекомых.

Основная функция тычинок — образование микроспор, из которых внутри пыльцевого гнезда пыльника образуются мужские заростки — пыльцевые зерна.

Гинецей. В центре цветка находятся один или несколько пестиков, образующих женскую часть цветка — *гинецей.* Пестик представляет собой один или несколько сросшихся плодолистиков (мегаспорофиллов). В самом простом случае единственный мегаспорофилл сложен вдоль срединной жилки таким образом, что семяпочки (семязачатки) оказываются внутри полости, верхняя часть которой сначала не замкнута. Щель между свободными краями сложенного плодолистика надежно прикрыта многочисленными железистыми волосками. Выделяя липкую жидкость, волоски не только защищают внутреннее содержимое полости, но и улавливают пыльцевые зерна. В результате формируется *рыльцевая поверхность,* или низбегающее рыльце. В дальнейшем в процессе эволюции края плодолистиков полностью срастались, рыльцевая область уменьшалась, верхушка сросшихся плодолистиков вытягивалась, образуя *столбик,* заканчивающийся *рыльцем.* Нижняя расширенная часть пестика — *завязь.* Завязь — главная часть пестика, внутри нее находятся *семяпочки,* называемые также *семязачатками.* Стенки завязи надежно защищают их от неблагоприятных воздействий внешней среды.

Соцветия. В природе одиночные цветки встречаются сравнительно редко (мак, тюльпан, пион, вороний глаз и др.). У большинства растений цветки собраны в группы — соцветия. Соцветие — это побег или система побегов, несущих цветки, расположенные в определенном порядке. Как и для обычного побега, для соцветия характерно определенное ветвление, в зависимости от которого все соцветия делят на две группы: моноподиальные и симподиальные.

Моноподиальные соцветия. У моноподиальных соцветий самые молодые цветки находятся на вершине или в центре соцветия (если его рассматривать в плане), т. е. верхушечный (конечный) цветок у них распускается последним. Моноподиальные соцветия могут быть простыми или сложными.

Симподиальные соцветия. В симподиальных соцветиях первым распускается верхушечный цветок, заканчивающий собой главную ось соцветия. Дальнейшее распускание цветков продолжается центробежно, т. е. под верхушечным цветком раскрываются два боковых цветка второго порядка, в их пазухах образуются цветки третьего порядка и т. д. (гвоздичные).

8.5. Семя и плод

Общая характеристика семени. После оплодотворения в растительном организме происходят значительные физиологические изменения: большая часть питательных веществ направляется к завязи, где идет формирование семени и плода. Семя образуется из семязачатка: из оплодотворенной яйцеклетки (зиготы) развивается *зародыш,* из триплоидной центральной клетки — *эндосперм,* из интегументов — *семенная кожура*. Из стенки завязи образуются стенки плода *(околоплодник).*

Строение семени. Рассмотрим строение основных компонентов семени.

Зародыш. Главной частью семени является *зародыш,* развивающийся из зиготы.

В результате первого деления зиготы образуются две клетки — формируется так называемый *двухклеточный предзародыш.* Из одной его клетки в дальнейшем разовьется сам зародыш, из другой, более крупной, образуется *подвесок* — цепочка клеток, которая вдвигает зародыш в ткань эндосперма. Подвесок также снабжает зародыш питательными веществами, которые он извлекает из ткани нуцеллуса (мегаспорангия) и интегументов.

Сформированный зародыш имеет зачатки всех вегетативных органов: *зародышевый корешок, гипокотиль* (переходная зона между корнем и стеблем), *зародышевый стебелек,* на котором находятся *зародышевые листья — семядоли.* У двудольных растений чаще всего две семядоли, хотя бывают исключения (одна или более двух) У однодольных растений одна семядоля. Единственная семядоля (щиток) при прорастании семени обеспечивает зародыш питательными веществами из эндосперма, осуществляя их ферментативное расщепление.

Плод. Плод формируется по мере развития семени. При этом наиболее активно разрастается завязь. Если в образовании плода кроме завязи участвуют и другие части цветка: например, цветоложе (земляника), чашелистики (шелковица), — такие плоды часто называют *ложными.*

Из цветка с единственным пестиком образуются *простые* плоды (горох, тюльпан, яблоня), из цветка с несколькими пестиками — *сборные* (малина, ежевика, лютик). В зависимости от количества семяпочек в завязи плоды могут быть *односеменными* (подсолнечник) *или многосеменными* (горох, мак, огурец).

В настоящее время наиболее широко распространена классификация плодов, основанная на строении околоплодника. В зависимости от консистенции околоплодника все плоды делят на *сухие* и *сочные* (рис. 8.3).

Сухие односеменные плоды. Зерновка — семя плотно срастается с тонким пленчатым околоплодником (рожь, пшеница). *Семянка* — околоплодник кожистый, не срастается с семенем (подсолнечник), часто имеет хохолок или летучку (одуванчик). *Крылатка* — плод с крыловидным придатком (ясень), с двумя придатками — *двукрылатка* (клен). *Орех* — околоплодник твердый, деревянистый (лещина). У осок мелкие плоды *орешки. Желудь* — по строению сходен с орехом, околоплодник жесткий кожистый (дуб).

Сухие многосеменные плоды. Листовка — образуется из одного плодолистика, вскрывается по брюшному шву — сросшимся краям плодолистика (живокость). *Боб*— образуется из одного плодолистика, вскрывается по брюшному шву и средней жилке плодолистика (горох, вика). *Стручок* — удлиненный плод, образуется из двух плодолистиков, между двумя створками имеется продольная перегородка, к которой прикрепляются семена (горчица, репа, редис). *Стручочек* — то же, что и стручок, но укороченной формы (пастушья сумка).

Коробочка — образуется из нескольких сросшихся плодолистиков, вскрывается створками, дырочками или трещинами мак, белена, хлопчатник.

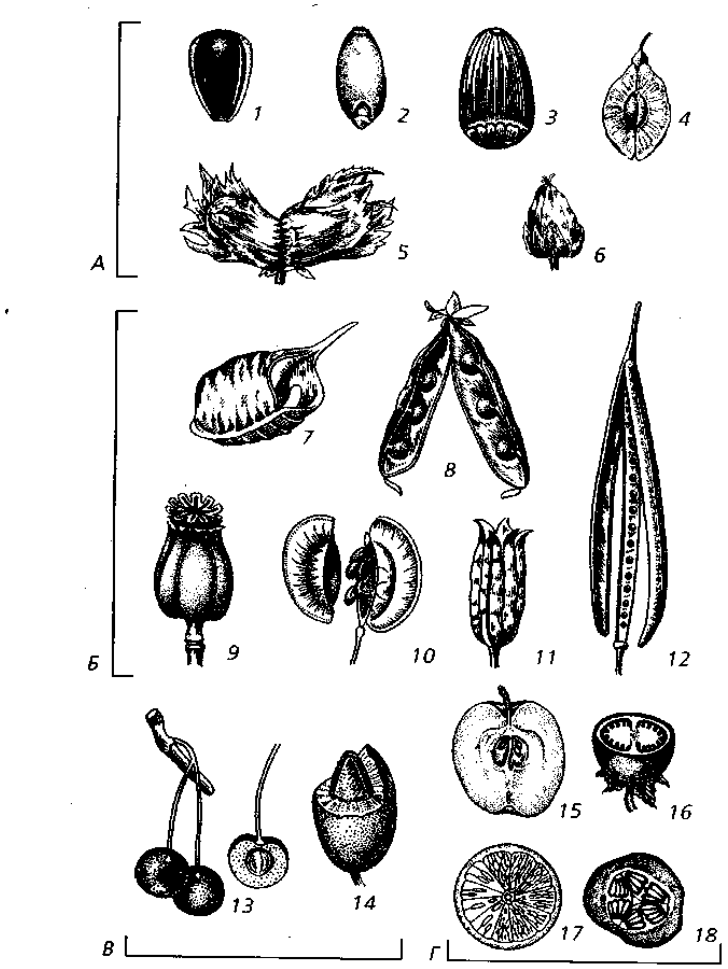

Рисунок 8.3. Плоды: А – сухие односеменные; Б – сухие многосеменные; В – сочные односеменные; Г – сочные многоснменные; 1 – семянка (подсолнечник); 2 – зерновка(пшеница); 3 – желудь (дуб); 4 – крылатка (вяз); 5 – орех (лещина); 6 – орешек (гречиха); 7 – листовка (живокость); 8 – боб (горох); 9 – коробочка (мак); 10 – стручочек (ярутка);11 – сложная листовка (водосбор); 12 – стручок (капуста); 13 – костянка (вишня); 14 – костянка (слива); 15 – яблоко; 16 – ягода (картофель); 17 – померанец (лимон); 18 – тыквина (огурец)

Сочные односеменные плоды *Костянка* — плод, развивающийся из одного плодолистика. В околоплоднике четко выражены три слоя: наружный — кожица, средний — мякоть, внутренний — деревянистая оболочка, покрывающая семя (вишня, слива). *Многокостянка* — группа костянок, образовавшаяся из многочисленных пестиков одного цветка (малина, ежевика).

Сочные многосеменные плоды. *Ягода* — наружный слой сочного околоплодника кожистый, семена мелкие (томат, смородина, виноград). *Яблоко* — плод, в образовании которого кроме завязи принимает участие сильно разросшееся цветоложе (яблоня, груша). *Тыквина* — ягодообразный плод с толстой деревянистой оболочкой (арбуз, тыква). *Померанец* — многогнездный плод цитрусовых, внутренняя сочная часть которого состоит из богатых клеточным соком волосков. Наружная часть кожистая, содержит эфирные масла (лимон, апельсин).

Вопросы для самоконтроля

1. Размножение растений (половое и бесполое);
2. Чередование поколений;
3. Основные признаки семенных растений;
4. Строение цветка;
5. Классификация соцветий;
6. Строение семени;
7. Классификация плодов.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Андреева, И. И.** Ботаника / И. И. Андреева, Л. С. Родман – М. : Изд. КолосС, 2010. - 528 с.
2. **Воронин, Н.С.** Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учебник Гриф МО РФ/ Н.С. Воронин**.-** М. : Изд. Академкнига, 2007. - 543 с.

Дополнительная

1. **Полевой, В.В.** Физиология растений: Учебник для биол. спец. Вузов/ В.В.Полевой. - М. : Высшая школа. 1989. - 464с.
2. **Хржановский, В. Г.** Курс общей ботаники. 2-е изд., перераб. и доп./ В. Г. Хржановский - М. : Высш. шк., 1982. 520 с.

Лекция 9

ОБЩИЕ ПОНЯТИЯ ГИДРОБОТАНИКИ. ОСОБЕННОСТИ МОРФОЛОГИИ И ЭКОЛОГИИ ВЫСШИХ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ. ЭКОЛОГИЧЕСКИЕ КЛАССИФИКАЦИИ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ. МЕТОДИКА ИЗУЧЕНИЯ ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ. ГЕРБАРИЗАЦИЯ. КАРТИРОВАНИЕ РАСТИТЕЛЬНОСТИ. ФИТОМАССА И ПРОДУКЦИЯ

9.1. Макрофиты

Это крупные, видимые глазом вне зависимости от систематического положения зеленые растения**.** Обычно установление их видовой (родовой) принадлежности не требует оптических приборов с большим увеличением. Иногда в состав макрофитов включают представителей низших растений – харовых водорослей, нитчатых зеленых водорослей, образующих скопления (кладофора, спирогира, ризоклониум) (в отличие от понятия «высшие водные растения», не включающего в себя представителей водорослей, а только сосудистые растения).

Водные растения - это растения, для которых водная среда или водопокрытый грунт служит оптимальным местообитанием.

Водные растения в основном обитают в верхних слоях (до 4 – 5 м), прозрачных водах они встречаются и на большей глубине (до 9 – 11 м) Погружённые в воду растения относятся к "теневой флоре". Хлоропласты у водных растений находятся не только в мезофилле, но и в эпидермисе. Они хорошо приспособлены к существованию в среде с недостаточным содержанием кислорода. У водных растений сильно развита воздухоносная ткань (аэренхима). Сеть межклетников и воздухоносных полостей занимает до 70% и более объёма их тела. Минеральные соли необходимые для питания растений, содержатся в воде в очень небольших количествах по сравнению с почвенным раствором. Их запас пополняется за счет разложения растительных остатков и вымывания солей из грунтов. Соли поглощаются всей поверхностью погружённых растений или их отдельными частями.

У растений лишь частично погруженных в воду, хорошо выражена гетерофилия – различие в строении надводных и подводных листьев на одной и той же особи. Первые имеют черты, обычные для листьев наземных растений (дорзовентральное строение, хорошо развитые покровные ткани и устьичный аппарат), вторые – рассечённые или очень тонкие листовые пластинки.

У водных растений слабо развита корневая система, а корневые волоски отсутствуют. Очень часто образуются водные корни, которыми они поглощают питательные вещества непосредственно из воды.

Большинство водных растений преимущественно размножается вегетативным путём с помощью корневищ, кусков стеблей и турионов. Турионы – это зимующие почки, образующиеся на верхушках побегов в конце вегетационного периода. На зиму они опускаются на дно водоёмов и ранней весной всплывают на поверхность воды.

9.2. Экологические группы растений водоемов

Все водные растения подразделяются на три группы: 1) растения с листьями, погруженными в воду, или подводные растения; 2) растения с листьями, плавающими

на поверхности воды, — плавающие растения; 3) растения со стеблями и листьями, частично погруженными в воду и частично выставляющимися из воды в воздух.

Гидрофиты, или настоящие водные растения — свободно плавающие на поверхности воды или в ее толще, а также погруженные укореняющиеся растения, с плавающими листьями или без них. Кроме того, в состав этой группы можно включать макроводоросли и водные мхи.

Гелофиты (прибрежно-водные, или воздушно-водные растения). Растения данной экологической группы занимают прибрежные мелководья с глубиной до 1(2) м. Их можно разделить на две группы по высоте побегов: высокотравные — средняя высота побегов 180—250 см, низкотравные — 60—100 см. Наиболее глубоко в водоем проникают высокотравные гелофиты; низкотравные обычны на глубинах до 0,5 м, однако некоторые из них могут проникать и на большие глубины, образуя погруженные формы с лентовидными листьями.

Гигрофиты — растения сырых местообитаний. Занимают средние уровни береговой зоны затопления, заходя довольно часто в воду у низких топких берегов. В последнем случае могут входить в состав сообществ гигрогелофитов и гелофитов. Выделяют травянистые и древесные гигрофиты.

9.3. Методика изучения водной растительности.

Описание растительности. Описание фитоценозов производится на пробных площадях размером 100 кв.м., обычно в форме квадрата со сторонами 10х10 м. Пробные площадки закладываются в наиболее характерных местах выделенного растительного сообщества с однородными экологическими условиями. Границы пробных площадей иногда приходится устанавливать на глаз, намечая их по каким-либо выделяющимся растениям или торчащим из воды предметам. Более точно они определяются при помощи измерения сторон квадрата шестом, рулеткой, мерным шнуром и установкой по углам буйков или вех. Описание фитоценозов на пробных площадках следует делать на специальных бланках.

В бланке описания обязательно приводится характеристика условий произрастания фитоценоза: глубина, температура воды – у дна и у поверхности, свойства донных отложений по глазомерной оценке. Отмечается также влияние человека, животных, птиц. Степень детальности изучения строения фитоценоза зависит от задач исследования.

При геоботаническом описании фитоценоза на пробной площади в бланке описания отмечается: общее состояние фитоценоза, его физиономичность, флористический состав, обилие видов, размещение их по площади, ярусность, высота растений в ярусах (для возвышающихся над водой видов, кроме того, и высота их надводной части), проективное покрытие – общее для всего травостоя и для каждого яруса в отдельности, а если возможно, и для вида, жизненность, фенологическое состояние.

9.4. Картирование растительности

Картирование водной растительности — занятие довольно трудоемкое. Картировать можно с воздуха (с самолета или иного летательного аппарата), с берега и с воды (с лодки). Во всех этих случаях картирование может быть инструментальным и визуальным. Первое считается наиболее точным, второе — наиболее доступным. Из

инструментальных съемок самой известной является аэрофотосъемка, незаменимая при изучении распределения обширных зарослей макрофитов на акватории крупных мелководных озер, водохранилищ, лиманов. Однако не все сообщества погруженной и плавающей водной растительности распознаются. По аэрофотосъемкам на карту легко наносятся формации высоких надводных растений вместе взятых. Граница их четко видна в прибрежной зоне, и хорошо очерчены контуры отдельных их участков на акватории водоема. Данный метод не пригоден для картирования растительности малых и средних рек и небольших водоемов с разнообразной и мелкоконтурной растительностью, нередко скрытой береговыми ивняками, сомнительны его преимущества и на крупных, но слабо зарастающих водоемах.

При оформлении картосхем распределения растительности в водоеме для обозначения наносимых на нее различных единиц растительности пользуются условными знаками. Надводные растения обозначаются вертикальными линиями с дополнениями к ним; плавающие – кружками; погруженные – треугольниками, квадратами, прямоугольниками и другими фигурами. Редко встречающиеся виды на картах, если это необходимо. Можно обозначить начальными буквами их родового или видового названия или произвольными условными значками. В случае обозначения зарослей растительности штриховкой для формаций надводных растений предполагается наклонная вправо штриховка, для плавающих. Самый простой инструментальный способ картирования — это промеры протяженности различных типов растительности рулеткой или мерной лентой по берегу либо мерным шнуром или даже гребками весел при работе на воде.

9.5. Гербаризация

Основное назначение гербариев — это хранение справочного материала, который дает возможность определять растения путем сравнения их с уже определенными видами, выявлять географическое распределение видов растений, устанавливать уровень флористического разнообразия того или иного региона, проводить систематические и таксономические исследования растений.

Гербарии всегда содержат важную, а иногда и уникальную научную информацию. В связи с чем, очень важно обеспечить их сохранность. Необходимо, чтобы они были правильно оформлены и, по возможности, включены в общую гербарную систему страны.

Сбор гербария, оснащение. Некоторые приспособления для сбора прибрежно-водных растений: водяные грабельки; серпообразный нож; якорьки-кошки; драга Раменского; гидробиологическая драга; коса.

На озерах с высокой прозрачностью виды растения могут распространяться на глубину до 7—9—11 м. В этом случае придется пользоваться драгой или дночерпателем. Водные растения, извлеченные из воды, быстро теряют влагу, поэтому рекомендуется иметь при себе полиэтиленовые мешки или пленку. В них растения можно доставлять в лабораторию и закладывать для сушки в условиях стационара. В полевых условиях растения обычно закладывают в гербарную папку. Для работы в поле необходимо также иметь с собой достаточный запас газетной бумаги. Газетная (непроклеенная) бумага хорошо впитывает влагу и вполне подходит для целей гербаризации. В комплект снаряжения входят карандаш, шариковая ручка, блокнот, дневник.

Техника сбора растений. В гербарий не нужно брать первые попавшиеся растения. Нужно стремиться собирать растения как можно более полно, чтобы присутствовали все органы: корни, стебли, листья, цветки, плоды, семена. Это не всегда осуществимо на практике, поэтому по возможности необходимо сделать повторные сборы. Высокие, но не очень мощные растения укладывают полностью, перегибая стебель под острым углом от одного края листа к другому. Дугой или кольцом укладывают растения со слабым стеблем (рдесты, уруть, водные лютики пузырчатки и некоторые другие) (рис. 3). Растения следует располагать так, чтобы часть листьев и цветков оказалась нижней стороной кверху. Виды кувшинок различаются основаниями чашечек. Поэтому нужно брать, как минимум, два цветка и закладывать один лепестками кверху, другой — чашечкой. Тонкие, нежные водные растения со слипающимися вне мелких растений для сушки воды листьями, такие как узколистные рдесты, водные лютики, болотники, занникеллия и др., следует закладывать прямо в воде. Под такое растение, помещенное в воду, подводят плотный лист бумаги.

Этикетки оформляются, как правило, в два приема: в полевых условиях, непосредственно при закладке растений пишутся временные (черновые) этикетки, после обработки полевого материала — окончательные чистовые.

Монтировка. Гербарий, предназначенный для широкого использования, должен быть смонтированным. Несмонтированный гербарий неудобен в работе, существует опасность потерять или перепутать образцы и этикетки.

Растения монтируются обычно на листах плотной бумаги. Наиболее приемлемые размеры листов 42..28 см. В пакетики разной величины помещают цветки, части цветков, семена и плоды. Мелкие растения также нередко кладут в пакетики, которые приклеивают к гербарному листу.

Образец на листе следует расположить так, чтобы по возможности были видны все признаки растения. Крупные растения можно расположить по диагонали листа. Тут же определить положение этикетки и пакетика, но приклеивать их надо в последнюю очередь. Растения прикрепляют к листу или нитками, или полосками бумаги. Пришивая растение, нельзя протягивать нитку от стежка к стежку с нижней стороны листа, так как за нее могут зацепиться и сломаться растения нижерасположенного гербарного листа.

9.6. Фитомасса и продукция фитоценоза

Фитомасса. Наиболее оптимальным временем для получения данных фитомассы считается июль и первая половина августа. В это время основная часть водных фитоценозов подходит к пику своего сезонного развития, при этом в июле максимально развиты сообщества гидрофитов, а в августе — гелофитов.

Один из основных методов сбора фитомассы – метод пробных площадок. Сущность этого метода заключается в том, что пробы для определения фитомассы берутся в наиболее типичных местах описываемой растительности: с 1; 0,5 или 0,25м^2. Для ограничения пробной площади используется рамка.

Для растительности с плавающими листьями (например, заросли кубышки) рекомендуется брать укосы с 4м^2. Для густого однородного сообщества тростника достаточно 0,5 или 0,25м^2.

Взятие укосов – это наиболее трудоемкая часть работы при определении надземной фитомассы ценозов водной растительности. При отборе проб воздушно-водных и

придонных растений с площадки у самого дна срезаются все побеги и, если это возможно, выкапываются подземные органы. В случае с укореняющимися гидрофитами, основная масса которых сосредоточена у поверхности или на воде, начинать срезать побеги нужно не со дна, а сверху, отсекая все, что выходит за пределы плавающей на воде рамки, иначе велик риск заметно (иногда в несколько раз) увеличить объем пробы за счет побегов, уходящих далеко за пределы укосной площади.

Укос снабжается этикеткой и регистрируется в дневнике. В этикетке указывается номер укоса, название водоема и фитоценоза, место и дата сбора, глубина, донные отложения, способ взятия, площадь, с которой взят укос. Далее укос заворачивается в пленку, перевязывается веревками, так они удобны для транспортировки и растения при этом 1-2 дня сохраняются свежими. В лаборатории, после сушки на воздухе, пробы досушиваются в сушильном шкафу при 65°С до постоянного веса и взвешиваются с точностью до 0,1 г. Таким образом определяется воздушно-сухой вес пробы, а по разнице между весом пробы с естественной влажностью и весом в воздушно-сухом состоянии высчитывается процент свободной влаги в растениях. Далее каждая из проб измельчается, перемешивается и из нее берется навеска, величина которой определяется на аналитических весах с точностью до 0,01 мг. Эти навески высушиваются до постоянного веса при температуре 105°С. По разнице веса до и после сушки определяется содержание связанной влаги. Это позволяет определить общую влажность образцов растений и подсчитать их абсолютно сухую массу. Затем отобранный в качестве навесок материал сжигается в муфельной печи для определения в нем процентного содержания золы и органического вещества. Фитомасса выражается в единицах веса на единицу площади (г/м^2, кг/м^2, ц/га).

Продукция. Величина продукции растений оценивается по количеству органического вещества, производимому ими за определенное время на единицу площади. Обычно определяется ***чистая первичная продукция*** — общее количество органического вещества, производимое сообществом растений на единицу площади за определенное время, за вычетом потерь на дыхание и потребление гетеротрофными организмами. Фактически чистая первичная продукция макрофитной растительности представляет собой сумму биомассы и опада на единицу площади за определенное время.

Принимая за годовую продукцию биомассу растений в период цветения, мы не учитываем их осенний прирост, который у ряда макрофитов может быть весьма значительным; не принимаем в расчет, что разные растения в различных условиях достигают максимальной биомассы в разное время. Следовательно, при оценке продукции необходимо применять поправочные коэффициенты, учитывающие все это. Для их расчета требуются данные по сезонной динамике фитомассы и опада. ***Годовая продукция*** выражается в единицах веса воздушно-сухого, абсолютно-сухого, органического вещества, углерода (С) с единицы площади и в энергетических единицах по системе единиц СИ в джоулях (Дж): 1Дж = 0,24 кал, 1 кал = 4,19 Дж.

Вопросы для самоконтроля

1. Общие понятия гидроботаники. Особенности морфологии и экологии высших водных растений;
2. Экологические группы растений водоемов;

3. Описание и картирование растительности;
4. Сбор и определение фитомассы;
5. Определение чистой и годовой продукции.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Андреева, И. И.** Ботаника / И. И. Андреева, Л. С. Родман – М. : Изд. КолосС, 2010. - 528 с.
2. **Воронин, Н.С.** Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учебник Гриф МО РФ / Н.С. Воронин.- М. : Изд. Академкнига, 2007. - 543 с.

Дополнительная

1. **Полевой, В.В.** Физиология растений: Учебник для биол. спец. Вузов / В.В.Полевой. - М. : Высшая школа. 1989. - 464с.
2. **Садчиков, А.П.** Гидроботаника: Прибрежно-водная растительность: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / А.П. Садчиков, М.А. Кудряшов. - М. : Изд. центр "Академия", 2005. - 240 с.
3. Гербарий. Правила сбора, обработки и хранения коллекций растений: Учеб. пособие для стд., обучающихся по направлению "Биология"./ Сост. Ю.И. Буланый, [и др.]. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2006, - 52с.
4. **Забалуев, А.П.** Учебно-полевая практика по морфологии растений: Учеб-методич. пособие для студ. биол. фак. / А.П. Забалуев, М.В. Степанов, В.И.Горин - Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2004. - 32с.

Лекция 10

РОЛЬ МАКРОФИТОВ В ВОДОЕМАХ. ВЗАИМОДЕЙСТВИЕ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ С БАКТЕРИЯМИ, ФИТОПЛАНКТОНОМ, БЕСПОЗВОНОЧНЫМИ ЖИВОТНЫМИ, РЫБАМИ, ПТИЦАМИ И МЛЕКОПИТАЮЩИМИ. УЧАСТИЕ ВЫСШЕЙ ВОДНОЙ РАСТИТЕЛЬНОСТИ В САМООЧИЩЕНИИ ВОДОЕМОВ. ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ВОДНЫХ РАСТЕНИЙ ЧЕЛОВЕКОМ

10.1. Роль макрофитов в водоемах

Значение и роль водных растений в водных экосистемах трудно переоценить.

Как автотрофы, высшие водные растения, наряду с микрофитами, создают первичную продукцию, чем обеспечивают биотический круговорот веществ и энергии.

На территории нашей страны расположены сотни озер, рек, ручьев, различных водоемов. С ними связана жизнь многочисленных видов беспозвоночных, рыб, птиц, млекопитающих. Важнейшее звено, определяющее их существование, — водные растения. От них зависит состояние водоемов, разнообразие, обилие населяющих их животных. Для одних животных растения служат надежной защитой, для других — основным кормом, для третьих — и тем и другим. Подсчитано, что с зарослями водных растений связано существование сотен различных организмов. Не менее велико значение водной растительности для всего животного мира водоемов. Например, с зарослями тростника имеют пищевые связи 85 видов различных животных (беспозвоночных и позвоночных). У ежеголовников число таких связей достигает 65. Рогоз широколистный трофически связан с 56 видами, рогоз узколистный — с 16, частуха подорожниковая — с 34, стрелолист — с 25. Исключительно разнообразны пищевые контакты водных организмов с зарослями рдестов.

Водные растения – это пищевой ресурс, место нереста и местообитание многих видов рыб, нагула молоди. В литературе имеются сведения по питанию высшей водной растительностью не менее 50 видов и подвидов рыб, обитателей пресных вод Европы, Сибири, Средней Азии, Дальнего Востока и Северной Америки.

По значимости ВВР в питании рыб можно выделить три группы:

1.Облигатные фито-стенофаги. В питании их высшие растения имеют исключительное или преобладающее значение или более или менее равное с низшими растениями.

2. Всеядные рыбы-эврифаги, в питании которых высшие растения имеют более или менее равное значение с животной пищей.

3.Всеядные рыбы-эврифаги, в питании которых высшие растения играют роль добавочного корма.

10.2. Самоочищение водоемов

Большую роль в процессах самоочищения загрязненных вод играют высшие водные растения, которые в значительном количестве развиваются на литорали озер и водохранилищ, мелководных речных плесах и прудах.

Сущность фитофильтрационного метода очистки стоков, формирования улучшенного качества природной воды, а также охраны поверхностных водоемов от загрязнений:

1. Высшая водная растительность, особенно крупные водно-воздушные макрофиты (тростник, рогоз, камыш озерный, ежеголовник и многие другие гидрофиты) способна успешно расти и развиваться при недостатке и даже полном отсутствии кислорода в почвенно-водной среде благодаря аэренхимному строению тканей корней и других органов.

2. Прибрежно-водные и погруженные растения могут извлекать из воды и грунта не только необходимые им биогенные элементы (азот, фосфор, калий, железо), но и другие минеральные макро- и микроэлементы, а также балластные и токсические вещества, в том числе соли тяжелых металлов (железа, меди, свинца, цинка, никеля, кобальта, хрома, мышьяка и др.), синтетические поверхностно-активные вещества (СПАВ) и даже различные ядохимикаты (цианиды, гербициды, неорганические кислоты и щелочи, инсектициды, фунгициды, бактерициды и т. п. пестициды), если концентрация их в воде не превышает летальных (смертельных) доз для этих растений. Помимо этого, растения-гидрофиты способны поглощать многие органические соединения.

3. Высшие водные растения лучше адаптируются к токсическим и нетоксическим веществам сравнительно с низшими организмами (бактерии, водоросли, грибы, простейшие) активного ила, под влиянием которых происходит биохимическая (микробиологическая) очистка сточных вод в аэротенках. Поэтому их можно применять для очистки сточных вод высокой концентрации без разбавления их свежей водой.

4. Особенность многих водных растений, в частности тростника обыкновенного, в том, что они способны развивать два типа корней: водные и почвенные. Дополнительные водно-воздушные корни образуются у него в узлах побегов под водой. Осмотическая поверхность густой сети этих корней в зависимости от числа побегов на 1 $м^2$ может в 5—10—15 раз превышать площадь, занятую растениями. Роль этих корней в очистке грязной воды от растворенных и взвешенных веществ чрезвычайно велика.

5. При токе воды в реке через густые заросли полуводных и полностью погруженных растений происходит процесс фильтрации, или, точнее, фитофильтрация. Побеги и водные корни растений механически задерживают минеральные и органические взвеси, волокна, коллоиды, суспензии, эмульсии, а растворенные в воде биогенные, минеральные, органические и токсические вещества в больших количествах поглощаются, трансформируются и инактивируются в растительных тканях, затем аккумулируются в надземной и подземной биомассе растений.

6. Высшая водная растительность оказывает благотворное влияние на кислородный режим водоема. В фотосинтетической реаэрации (реаэрация — обогащение воды кислородом) макрофиты играют не меньшую роль, чем фитопланктон. Содержание растворенного кислорода под влиянием растений, особенно погруженных, увеличивается, происходит быстрое окисление органического вещества, ускоряется процесс нитрификации, усиливается потребление свободной углекислоты.

7. Крупные макрофиты (тростник, рогоз и другие растения), затеняя поверхность воды и поглощая биогенные вещества и другие минеральные соли, являются мощными антагонистами синезеленых водорослей в борьбе за питательные вещества, подавляют их развитие и этим устраняют вредное «цветение» воды.

8. В процессе метаболизма и выделения во внешнюю среду физиологически активных веществ типа фитонцидов и антибиотиков в зарослях высших растений наблюдается обеззараживание, т. е. частичная или полная стерилизация воды, в результате чего наблюдается снижение численности патогенных бактерий и коли-титр благодаря этому повышается сравнительно с участками чистой воды.

9. В зарослях высших водных растений развивается фитофильная фауна, служащая пищей для рыб. Кроме того, в зарослях макрофитов всегда бывает больше бактерий, чем в открытой части водоема. Стебли растений образуют огромную поверхность для развития перифитона (водорослевых обрастаний под водой), который выполняет активную роль в очистке воды.

10. Высшая водная растительность выполняет роль сорбента и поглотителя, а также активатора и намного ускоряет самоочищение воды от такого стойкого загрязнения, как нефть.

11. Водные макрофиты после отмирания и разложения в воде могут ее вторично загрязнять биогенами, органическими и минеральными веществами. Поэтому для поддержания водоема в здоровом санитарном состоянии требуется систематическое и по возможности полное выкашивание водных растений с использованием их в народном хозяйстве, а при чрезмерном разрастании — искусственное сокращение занятой ими территории.

Эксплуатация зелено-голубой нивы. Фитомасса водных и прибрежно-водных растений, отчуждаемая из водоемов, имеет большую народнохозяйственную ценность. В зависимости от видовых особенностей растений и получаемой сырой и сухой органической массы она может найти широкое использование в двух главных направлениях: 1) промышленно-техническом, 2) сельскохозяйственно-кормовом.

В настоящее время определены главные направления технического использования ресурсов тростника: целлюлозно-картонно-бумажное производство, гидролизная и текстильная промышленность, тарное производство, химический пиролиз, местные строительные материалы, жилищное и производственное домостроение.

Аир болотный представляет значительный интерес для медицинской и парфюмерной промышленности. Листья и корневища растений богаты эфирным маслом, количество которого в подземных органах колеблется от 0,8 до 2,5% и может повышаться до 5%.

Из числа водных и прибрежно-водных растений, входящих в состав второй группы сельскохозяйственно-кормового значения, следует назвать растения, которые образуют большую фитомассу и хорошо поедаются животными: тростник обыкновенный, все виды рогоза, ежеголовка ветвистая, манник пышный и наплывающий и все виды ряски, вольфия бескоренная. В молодом состоянии и в период цветения тростник, рогоз, манник, ежеголовка содержат 11 —16% протеина, 9% перевариваемого белка, 2,5 жира, 30—31% безазотистых экстрактивных веществ. Прибрежно-водные растения отличаются высоким содержанием витаминов. Так, содержание витамина С находится в пределах 50—80 мг/%, провитамина А — 16—40 мг%, что является хорошим показателем для кормовых растений. Высокими кормовыми качествами обладают все виды ряски, а также вольфия бескорневая, имеющие большое значение в животноводстве. По биохимическому составу виды ряски близки к зерну культурных растений, а по количеству сырого протеина не уступают семенам бобовых растений. В ряске содержится белка до 38%, жиров около 5%, т. е. больше, чем в кукурузе, фосфора 3%, кальция 6%, магний 2% и немного клетчатки — 17%. Кроме того, она содержит многие микроэлементы —- кобальт, бром, медь, никель, йод, цинк, ванадий, цирконий и даже золото.

Вопросы для самоконтроля

1. Роль макрофитов в водоемах;
2. Деление рыб по значимости в питании высшей водной растительности;

3. Сущность фитофильтрационного метода очистки сточных вод;
4. Использование фитомассы водных и прибрежно-водных растений в промышленно-техническом и сельскохозяйственно-кормовом производстве.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

Основная

1. **Андреева, И. И.** Ботаника / И. И. Андреева, Л. С. Родман – М. : Изд. КолосС, 2010. - 528 с.
2. **Воронин, Н.С.** Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учебник Гриф МО РФ / Н.С. Воронин.- М. : Изд. Академкнига, 2007. - 543 с.

Дополнительная

1. **Полевой, В.В.** Физиология растений: Учебник для биол. спец. Вузов / В.В.Полевой. - М. : Высшая школа. 1989. - 464с.
2. **Садчиков, А.П., Кудряшов М.А.** Гидроботаника: Прибрежно-водная растительность: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / А.П. Садчиков, М.А. Кудряшов. - М. : Изд. центр "Академия", 2005. - 240 с.

БИБЛИОГРАФИЧЕСКИЙ СПИСОК

1. **Андреева, И. И.** Ботаника / И. И. Андреева, Л. С. Родман – М. : Изд. КолосС, 2010.- 528 с.

2. **Барсукова, Т.Н.** Малый практикум по ботанике. Водоросли и грибы / Т.Н. Барсукова, Г.А. Белякова, В.П. Прохоров., К.Л Тарасов. - М. : Изд. центр "Академия," 2005. - 240 с.

3. **Белавская, А.П.** Высшая водная растительность // Методика изучения биогеоценозов внутренних водоемов / А.П. Белавская - М. : Наука, 1975. - С.117-132.

4. **Белякова, Г.А.** Ботаника: в 4 томах, Том 2, Водоросли и грибы / Г.А.Белякова**,** Ю.Т.Дьяков, К.Л.Тарасов. – М.: Изд. центр «Академия», 2006. - 320 с.

5. **Воронин, Н.С.** Ботаника с основами фитоценологии: Анатомия и морфология растений. Учебник Гриф МО РФ / Н.С. Воронин**.-** М.: Изд. Академкнига, 2007. -543 с.

6. **Гаевская, Н.С**. Роль высших водных растений в питании животных пресных водоемов / Н.С. Гаевская. - М. : Издательство «Наука», 1966. - 328с.

7. Гербарий. Правила сбора, обработки и хранения коллекций растений: Учеб. пособие для стд., обучающихся по направлению "Биология"./ Сост. Ю.И. Буланый, [и др.]. – Саратов: Изд-во Сарат. ун-та, 2006, - 52с.

8. Гидроботаника: методология, методы: Материалы Школы по гидроботанике (п. Борок, 8-12 апреля 2003 г.). Рыбинск : ОАО «Рыбинский Дом печати», 2003. - 188с.

9. **Горбунова, Н.П.** Альгология: Учебное пособие для вузов по спец. "Ботаника" / Н.П. Горбунова. - М.: Высш. школа, 1991. – 256 с.

10**. Забалуев, А.П.** Учебно-полевая практика по морфологии растений:Учеб-методич.пособие для студ.биол.фак. / А.П. Забалуев, М.В. Степанов, В.И.Горин - Саратов:Изд-во Сарат.ун-та, 2004.- 32с.

11. **Катанская, В.М.** Высшая водная растительность континентальных водоемов СССР. Методы изучения / В.М. Катанская. - Л. : Наука, 1981. - 187с.

12. **Катанская, В.М**. Методика исследования высшей водной растительности // Жизнь пресных вод СССР/ В.М. Катанская. - М.-Л., 1956. – Т.4., Ч. 1. – С.160-182.

13. **Лисицина, Л.И.** Флора водоемов Волжского бассейна. Определитель цветковых растений / Л.И. Лисицина, В.Г. Папченков, В.И. Артеменко. - СПб: Гидрометеоиздат, 1993. - 220с.

14. **Лотова, Л. И.** Ботаника: Морфология и анатомия растений. Учебник. Гриф МО РФ / Л. И.Лотова. – М.: Изд. КомКнига, 2007.- 530 с.

15. **Маевский, П.Ф.** Флора средней полосы европейской части России. 10-е изд. / П.Ф. Маевский. - Москва: Товарищество научных изданий КМК. 2006. - 600с.

16. **Матвеев, В.И.** Экология водных растений. Учебное пособие / В.И. Матвеев, В.В. Соловьева, С.В. Саксонов. - Самара: Изд-во Самарского научного центра РАН, 2004. - 231 с.

17.**Мухин, В.А.**Биологическое разнообразие Водоросли и грибы/ В.А.Мухин, А.С.Третьякова. - М.: Изд. Феникс, 2013.- 272с.

18.**Папченков, В.Г.** Растительный покров водоемов и водотоков Среднего Поволжья: Монография / В.Г. Папченков. - Ярославль: ЦМП МУБиНТ, 2001. - 200с.

19.**Полевой, В.В.** Физиология растений: Учебник для биол. спец. Вузов / В.В.Полевой. - М.: Высшая школа. 1989. - 464с.

20.**Садчиков, А.П.** Гидроботаника: Прибрежно-водная растительность: Учеб. пособие для студ. высш. учеб. заведений / А.П. Садчиков, М.А. Кудряшов. - М.: Изд. центр "Академия", 2005. - 240 с.

21.**Садчиков, А.П**. Методы изучения пресноводного фитопланктона: Методич. Руководство / А.П. Садчиков. - М. : Изд-во "Университет и школа", 2003. - 157с.

22.**Скворцов, А.К.** Флора Нижнего Поволжья. Том 1 / А.К. Скворцов. - М. : Товарищество научных изданий КМК, 2006. - 435с.

23**.Сонина, Е.Э.** Методические указания к лабораторному практикуму по курсу «Водные растения» (Фотосинтез, водоросли, методы изучения пресноводного фитопланктона) / Е.Э. Сонина. - Саратов: Изд-во ГАУ, 2009. - 24 с.

24. **Хржановский, В. Г.** Курс общей ботаники. 2-е изд., перераб. и доп ./ В. Г. Хржановский - М. : Высш. шк., 1982. - 520 с.

СОДЕРЖАНИЕ

Введение……..3
Лекция 1. Общие понятия ботаники. Роль растений в системе живого мира. Систематика. Таксономические категории, бинарная номенклатура. Строение растительной клетки……..4
1.1. Общие понятия ботаники…….…4
1.2. Роль растений в системе живого мира. Систематика…….….4
1.3. Таксономические категории, бинарная номенклатура……5
1.4. Строение растительной клетки…….…5
Вопросы для самоконтроля……8
Список литературы……9
Лекция 2. Растительные ткани: покровные образовательные, проводящие, основные, механические, выделительные. Проводящие пучки……..…10
2.1. Растительные ткани……...10
2.2.Проводящие ткани растений…….13
Вопросы для самоконтроля……..14
Список литературы……15
Лекция 3. Вегетативные органы растений. Морфологическое и анатомическое строение корня, эволюция, видоизменения…….16
3.1. Вегетативные органы растений…….16
3.2. Морфологическое и анатомическое строение корня, эволюция, видоизменения……..16
Вопросы для самоконтроля……..20
Список литературы……20
Лекция 4. Вегетативные органы растений. Морфологическое и анатомическое строение побега (стебля, листа, почки). Эволюция, видоизменения……22
4.1. Морфологическое и анатомическое строение побега (стебля, листа, почки)…….22
4.2. Эволюция, видоизменения……31
Вопросы для самоконтроля……..33
Список литературы……33
Лекция 5. Физиология водных растений. Пигменты растений: хлорофиллы,фикобилины, каротиноиды. Фотосинтез: световая и темновая фазы. Факторы, влияющие на интенсивность фотосинтеза……..34
5.1. Пигменты……34
5.2. Фотосинтез…….34
5.3. Факторы, влияющие на интенсивность фотосинтеза…….36
Вопросы для самоконтроля……..37
Список литературы……38
Лекция 6. Общая морфология водорослей. Размножение. Экологические группировки водорослей. Влияние различных факторов среды на развитие водорослей. Систематика водорослей. Основные таксономические группы пресноводных водорослей……..…..39
6.1. Общая морфология водорослей……39

6.2. Размножение…….44
6.3. Экологические группировки водорослей……44
6.4. Влияние различных факторов среды на развитие водорослей……46
6.5. Систематика водорослей. Основные таксономические группы пресноводных водорослей……..46
Вопросы для самоконтроля……. 52
Список литературы…….. 52
Лекция 7. Методы изучения пресноводного фитопланктона. Отбор, хранение, концентрирование проб. Приготовление препаратов. Методы количественного учета водорослей. Определение биомассы водорослей по их численности, содержанию в них хлорофилла. Методы определения продукции фитопланктона……53
7.1. Отбор, хранение, концентрирование проб…….53
7.2. Приготовление препаратов…….....57
7.3. Методы количественного учета водорослей Определение биомассы водорослей по их численности, содержанию в них хлорофилла……58
7.4. Методы определения продукции фитопланктона ……59
Вопросы для самоконтроля……. 60
Список литературы…….. 60
Лекция 8. Размножение растений (бесполое и половое). Чередование поколений в цикле развития растений. Покрытосеменные. Строение цветка. Соцветия. Семя. Классификация плодов. Особенности размножения водных растений……..…..62
8.1. Размножение растений (бесполое и половое)……..…62
8.2. Чередование поколений…….....63
8.3. Покрытосеменные растения: общая характеристика……64
8.4. Цветок: строение. Соцветия……65
8.5. Семя и плод…….….67
Вопросы для самоконтроля……. 70
Список литературы…….. 70
Лекция 9. Общие понятия гидроботаники. Особенности морфологии и экологии высших водных растений. Экологические классификации водных растений. Методика изучения высшей водной растительности. Картирование растительности. Гербаризация. Фитомасса и продукция……71
9.1. Особенности морфологии и экологии высших водных растений……...71
9.2. Экологические группы растений водоемов……70
9.3. Методика изучения водной растительности. Описание растительности…72
9.4. Картирование растительности……72
9.5. Гербаризация……..73
9.6. Фитомасса и продукция фитоценоза……74
Вопросы для самоконтроля…….75
Список литературы…….. 76
Лекция 10. Роль макрофитов в водоемах. Взаимодействие водных растений с бактериями, фитопланктоном, беспозвоночными животными, рыбами, птицами и млекопитающими. Участие высшей водной растительности в самоочищении водоемов. Использование водных растений человеком…….....77
10.1. Роль макрофитов в водоемах…….77

10.2. Самоочищение водоемов……77
Вопросы для самоконтроля……..79
Список литературы…….. 80
Библиографический список…….……81
Содержание…….82