

**Лекция №3.
Проводящие ткани.**

**Пыжикова Е.М.,
Бардонова Л.К.**

План лекции:

1. Общие сведения о проводящих тканях.
2. Ксилема – гистологический состав, строение, функции, онтогенез и эволюция проводящих элементов.
3. Флоэма – гистологический состав, онтогенез и филогенез ситовидных элементов.



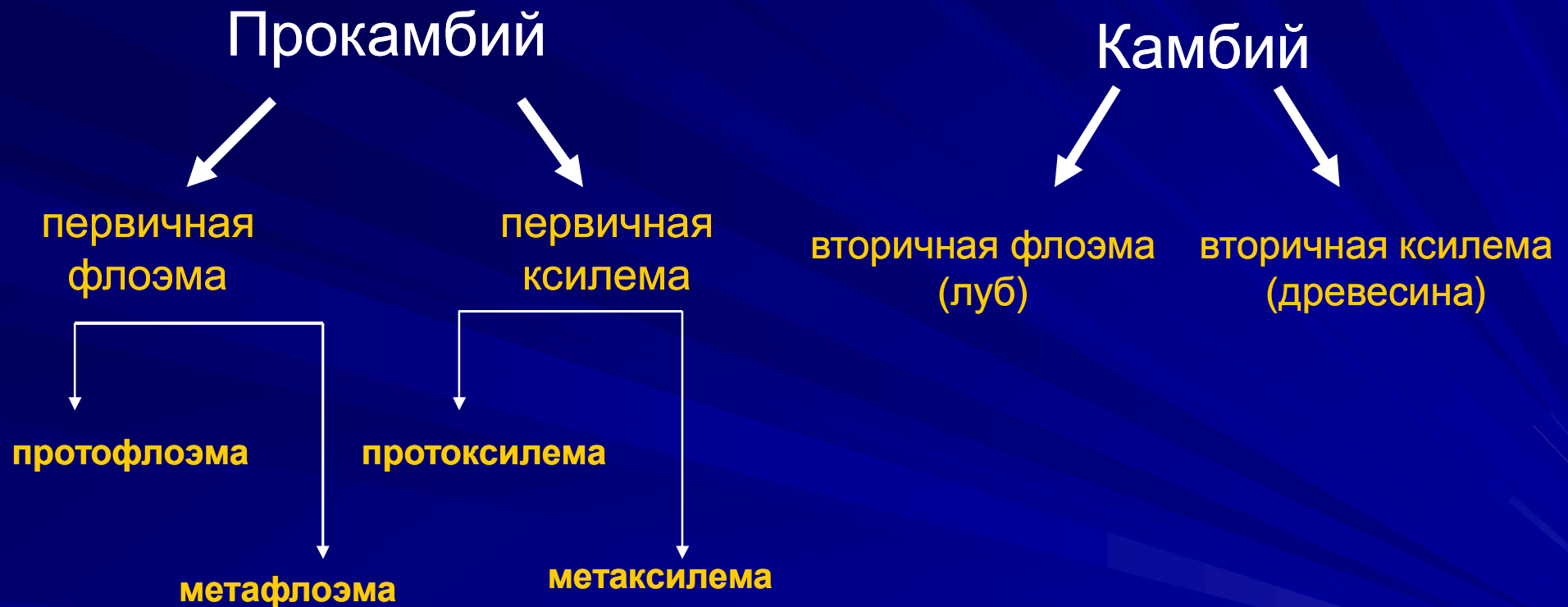
Проводящими тканями называют ксилему и флоэму.
Они в теле растений образуют непрерывную проводящую систему,
Которая пронизывает вегетативные и генеративные органы растений.
Обе ткани выполняют функцию проведения.

Ксилема -
ткань сосудистых растений
проводящая воду с
растворенными
минеральными
веществами.

Флоэма –
ткань, проводящая
органические вещества,
образующиеся в листьях
в процессе фотосинтеза.

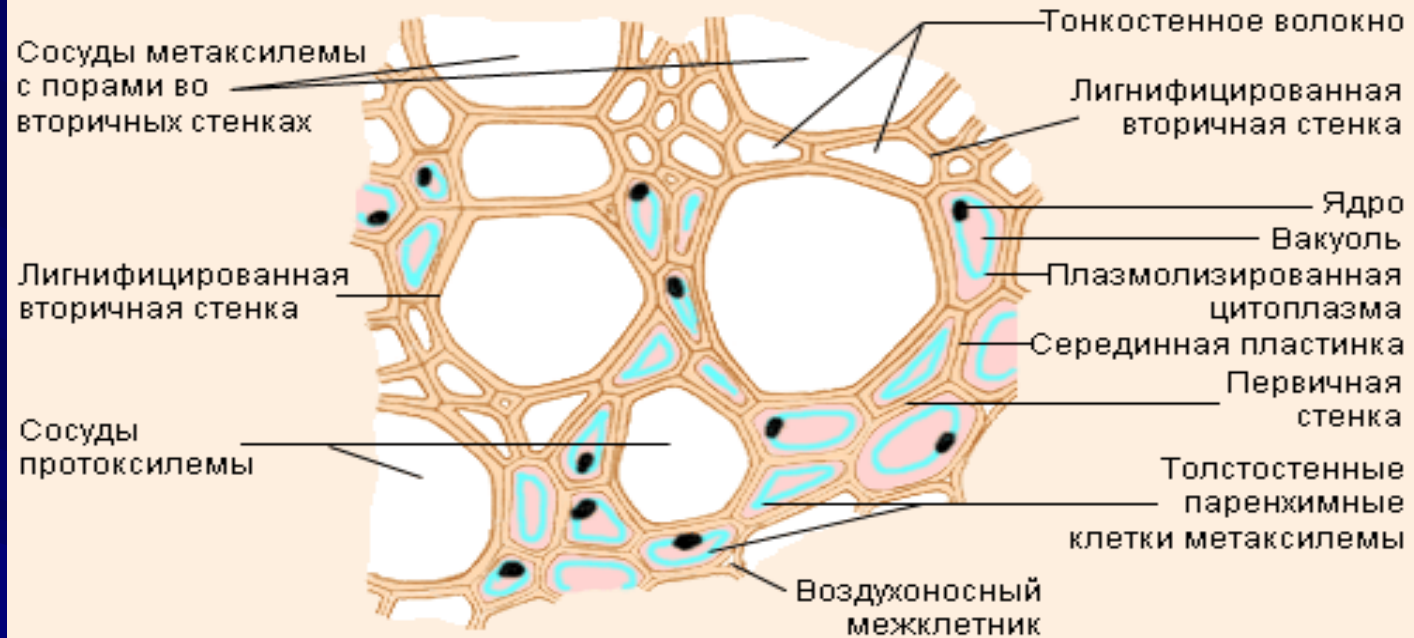
**Проводящие ткани классифицируются по происхождению
и по времени возникновения в теле растений (онтогенетически).**

По происхождению ткани возникшие из первичной васкулярной латеральной меристемы – прокамбия, называют первичными, а возникшие из вторичной меристемы – камбия – вторичными.

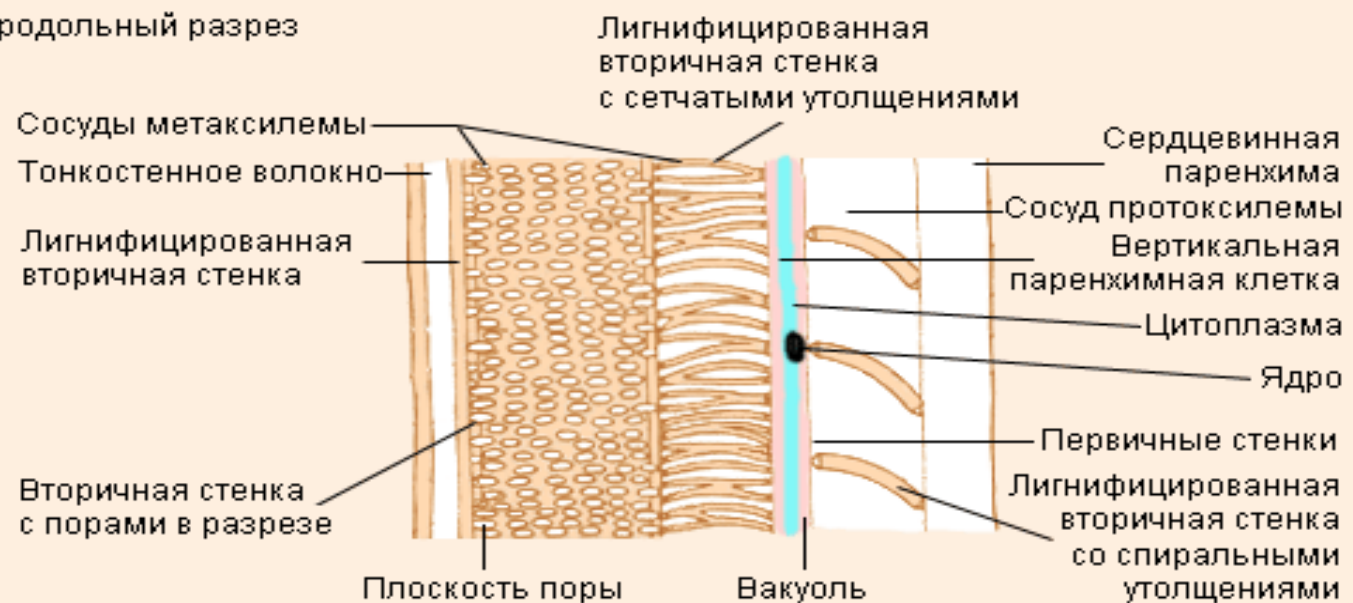


По времени возникновения проводящие ткани различаются онтогенетически. Элементы первичной флоэмы и первичной ксилемы, возникшие первыми называют протоэлементами (протофлоэма, протоксилема). Позднее возникают метаэлементы (метафлоэма, метаксилема).

Поперечный разрез



Продольный разрез



Протофлоэма и протоксилема формируются первыми в первичном теле растения, которые еще не закончили рост и дифференциацию. В стебле, листе протоэлементы развиваются наряду с ростом органов, развитием других тканей, когда идут активно процессы роста. Протоксилема и протофлоэма возникают на начальных этапах дифференциации проводящей ткани.

Протоксилема состоит только из трахеид и трахей, погруженных в паренхиму. Диаметр протоэлементов, проводящих воду небольшой. По мере завершения роста и развития стебля протоксилема разрушается, в корне протоэлементы сохраняются долго.

Протофлоэма состоит из узких ситовидных малозаметных клеток, имеются зачатки волокон, располагающихся по периферии стебля.

Общая характеристика

- Метаэлементы начинают возникать еще в растущих органах, но созревание их происходит, когда рост растения прекращается. В метаксилеме кроме трахей и трахеид возникают волокна. Сосуды имеют большой диаметр.
- Метафлоэма содержит больше ситовидных элементов, они шире диаметром, постоянно присутствуют клетки-спутники в ситовидных трубках.
- У однодольных растений (злаковые, лилейные, осоковые, орхидные и др.), которые не имеют вторичного роста, метаксилема и метафлоэма составляют всю проводящую ткань взрослого растения и функционируют в течение всей жизни растения. Поскольку камбий отсутствует у однодольных – вторичные ксилема и флоэма не образуются. Вся проводящая ткань образуется из прокамбия.

Общие черты Кс и Фл

- Ксилема и флоэма представляют собою сложные ткани и имеют черты сходства и различия.
- Общие черты:
 1. одинаковы по происхождению, т.к. обе ткани возникают из прокамбия и камбия;
 2. Обе ткани выполняют проводящую функцию;
 3. Имеются общие черты в строении. Кс и Фл состоят из различных типов клеток, поэтому являются сложными тканями. В их состав входят паренхимные клетки и проводящие элементы.
 4. Клетки во вторичных тканях расположены определенным образом, образуя осевую (продольную или вертикальную) систему и лучевую (поперечную или горизонтальную) систему.
- Осевая система состоит из рядов клеток, длинные оси которых ориентированы в стебле и корне параллельно главной оси стебля и корня.
- Лучевая система состоит из рядов клеток, ориентированных перпендикулярно по отношению к осям стебля и корня.

ОСНОВНЫЕ ТИПЫ КЛЕТОК

Ксилема

Флоэма

Осевая система

трахеиды
сосуды

Функция

проведение
воды

Функция

проведение
органических
веществ

Осевая система

ситовидные трубки
ситовидные клетки

волокна (волокнистая
трахеида, либриформ,
перегородчатое волокно),
склеренхима

**механическая,
запасающая**

лубяные волокна,
склереиды,
смоляные ходы

паренхимные клетки

**живые клетки,
запасающая**

паренхимные клетки

Лучевая система

паренхимные клетки

**живые клетки,
запасающая**

Лучевая система

паренхимные клетки
однорядные или
мнгорядные

трахеиды у хвойных

проведение
воды

различия

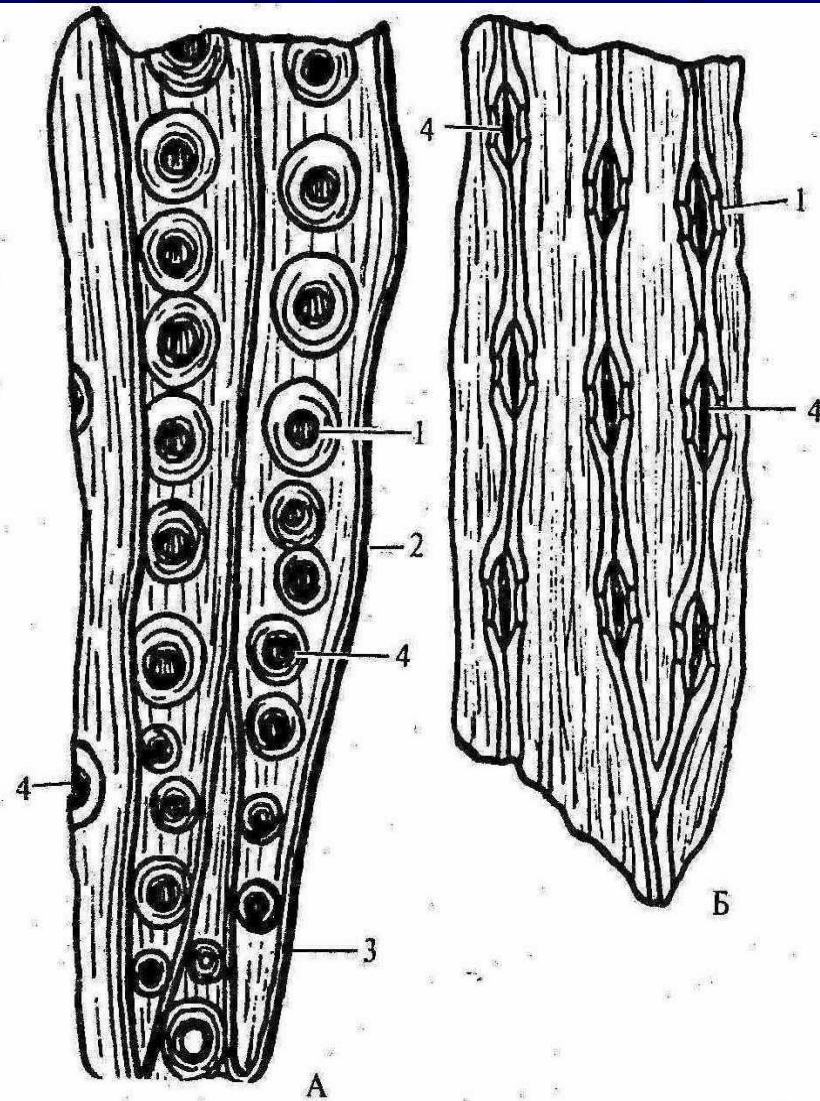
Отличительные признаки Кс и Фл

- Флоэмная ткань менее долговечна и меньше содержит механических элементов, т.е. менее склерифицирована, чем ксилема.
- В ксилеме развивается больше механической ткани – склеренхимы, поэтому ксилема выполняет еще дополнительную механическую функцию.
- Флоэма занимает в стебле и корне периферическое положение, а ксилема – ближе к центру органа.
- Поскольку, флоэма занимает периферическое положение она претерпевает сильные изменения при росте органов в толщину и сминается перидермой.
- Старая ксилема, наоборот, в структурном отношении остается почти неизменной.

Гистологический состав Кс, строение и функции проводящих элементов

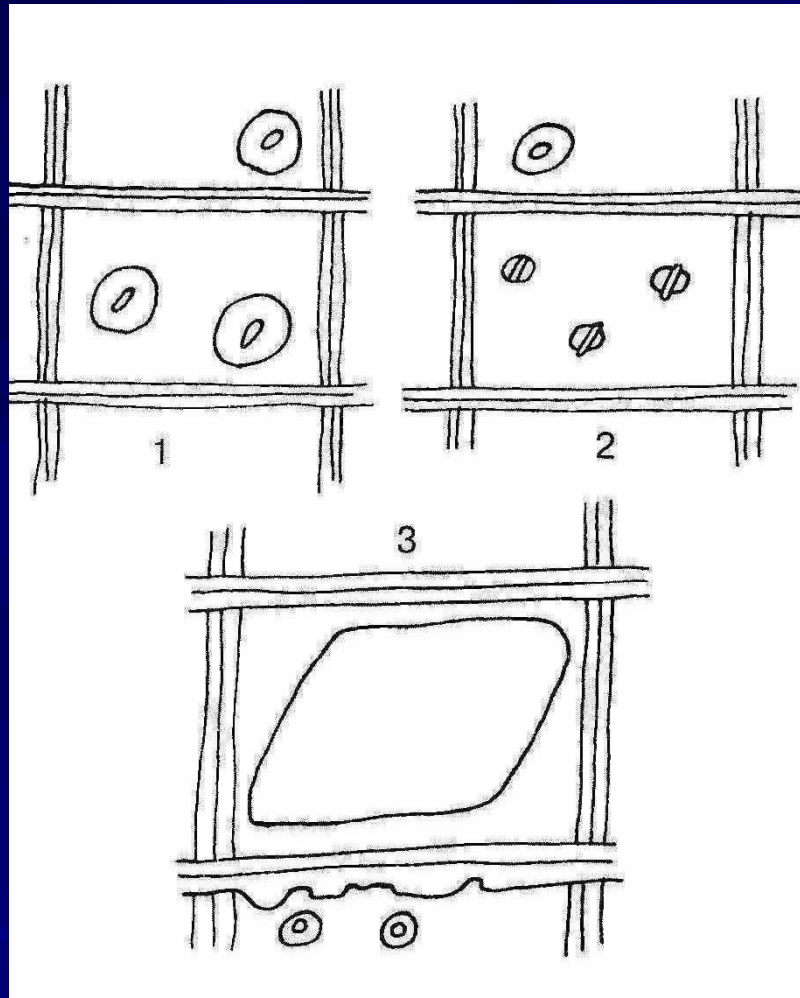
Трахеиды

- Трахеиды имеют длину 1-4 мм, в поперечном сечении от 0,1 до 0,01мм. Это отдельные клетки, имеющие неравномерные утолщения в оболочке. Утолщаются обычно продольные стенки. Каждая трахеида обособлена, имеет свою оболочку. Клетки вытянутые с заостренными концами. Трахеиды – неперфорированные клетки.



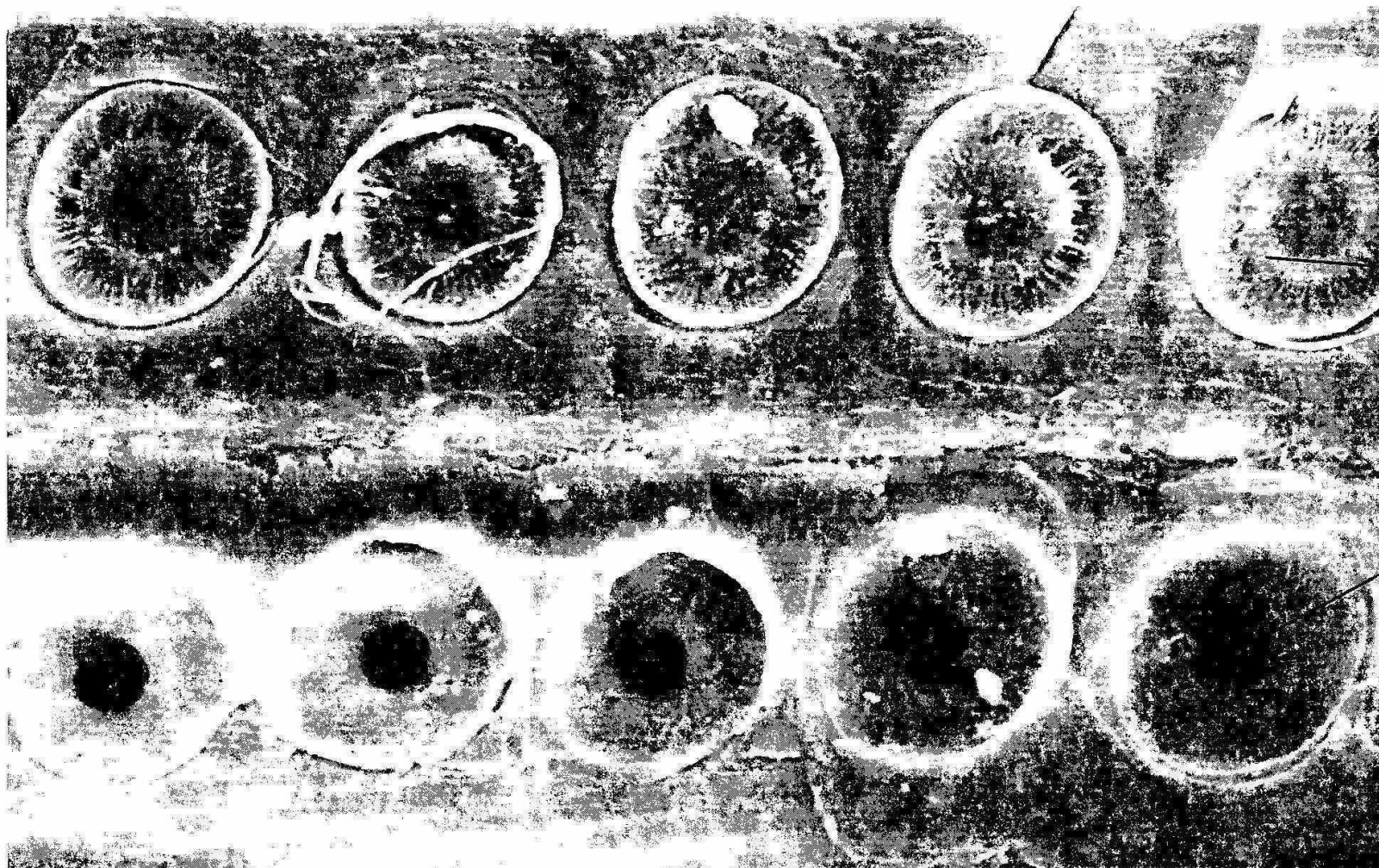
Трахеиды стебля сосны: А – радиальный срез; Б – тангенциальный срез; 1 – окаймленные поры; 2 – оболочка трахеиды; 3 – скошенные концы трахеид; 4 – торус

Перфорации и поры



Типы пор на полях перекреста ТРАХЕИД и СРЕДИННЫХ ЛУЧЕЙ 1 - купрессоидный; 2 — пихтоидный; 3 — оконцевый.

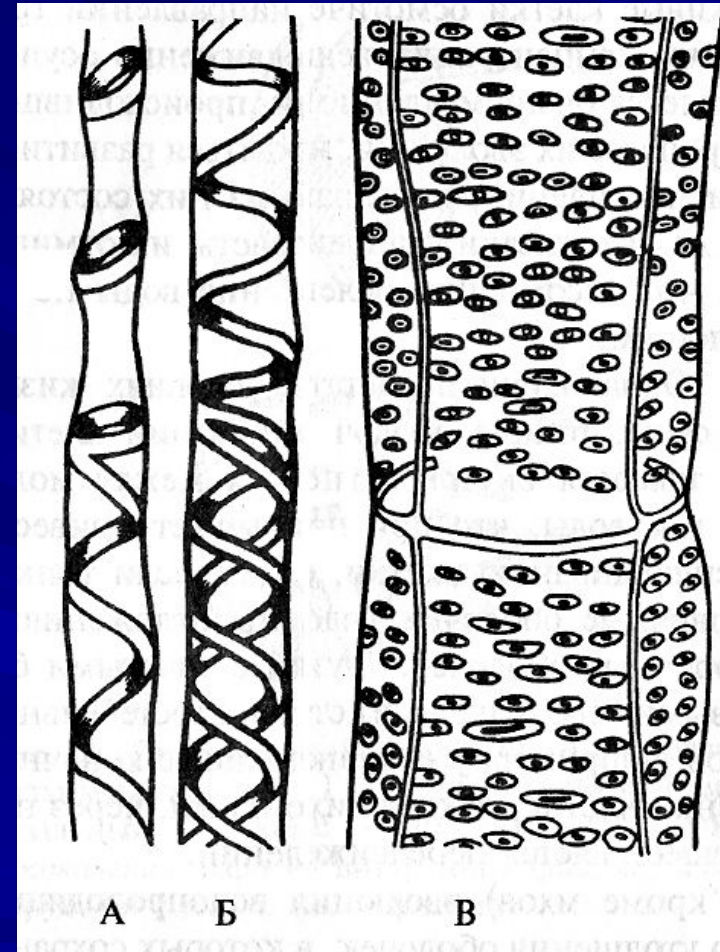
- Перфорации – это сквозные отверстия на поперечных стенках, которые образуются только у сосудов (трахей). у трахеид на продольных стенках образуются поры.
- Поры – это неутолщенные участки вторичной оболочки, которые могут быть простыми и окаймленными.



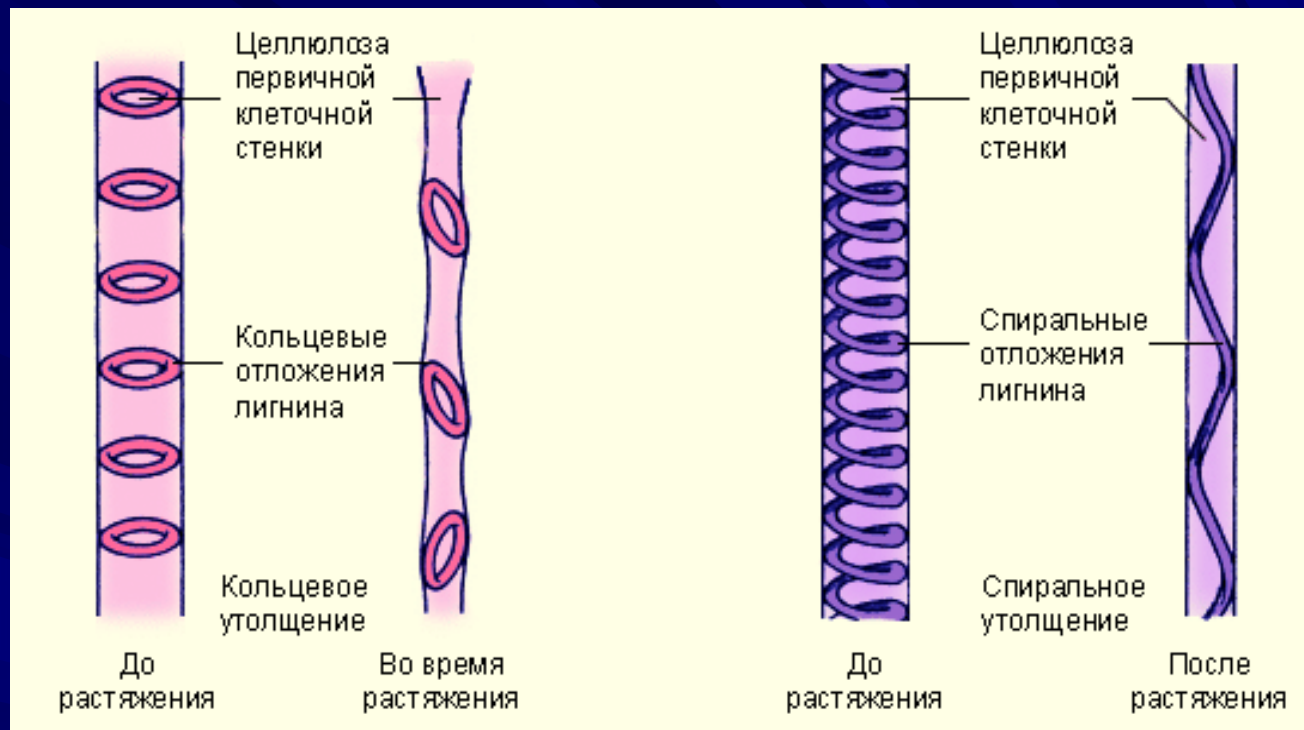
Окаймленные поры в трахеидах сосны обыкновенной (*Pinus sylvestris*) (ориг.):
1 — входной канал поры; 2 — торус.

Виды утолщений трахеид

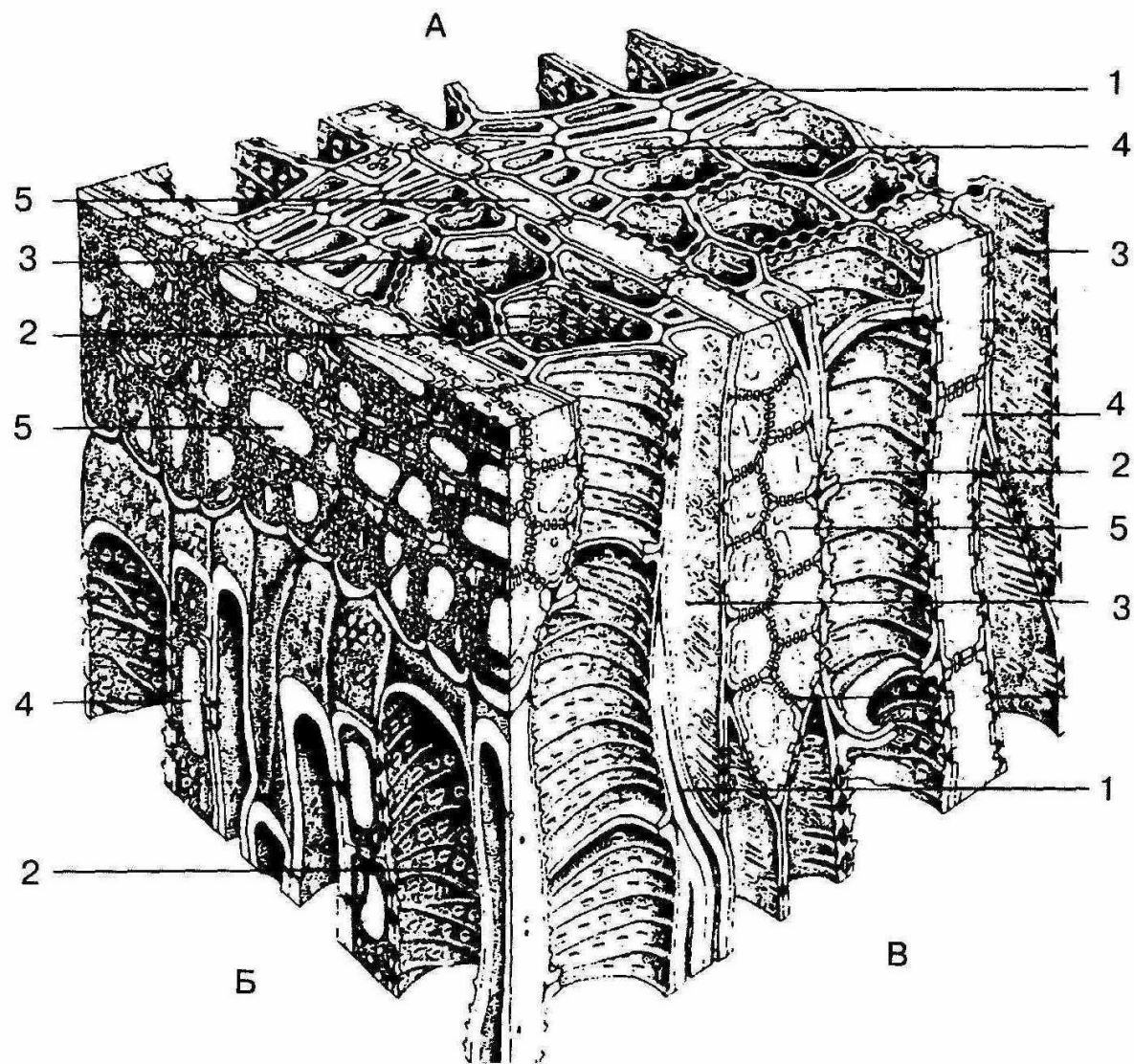
- Утолщения продольных стенок могут быть различными. Вторичная оболочка трахеид может иметь форму колец, не связанных друг с другом (кольчатые трахеиды), форму спирали (спиральные трахеиды). Если образуются утолщения в форме спирали, витки которых связаны между собой, такие утолщения называются лестничными. Сетчатое утолщение в виде сетки, пористое утолщение часто с окаймленными порами.



а – кольчато-спиральный, б – спиральный, в - пористый



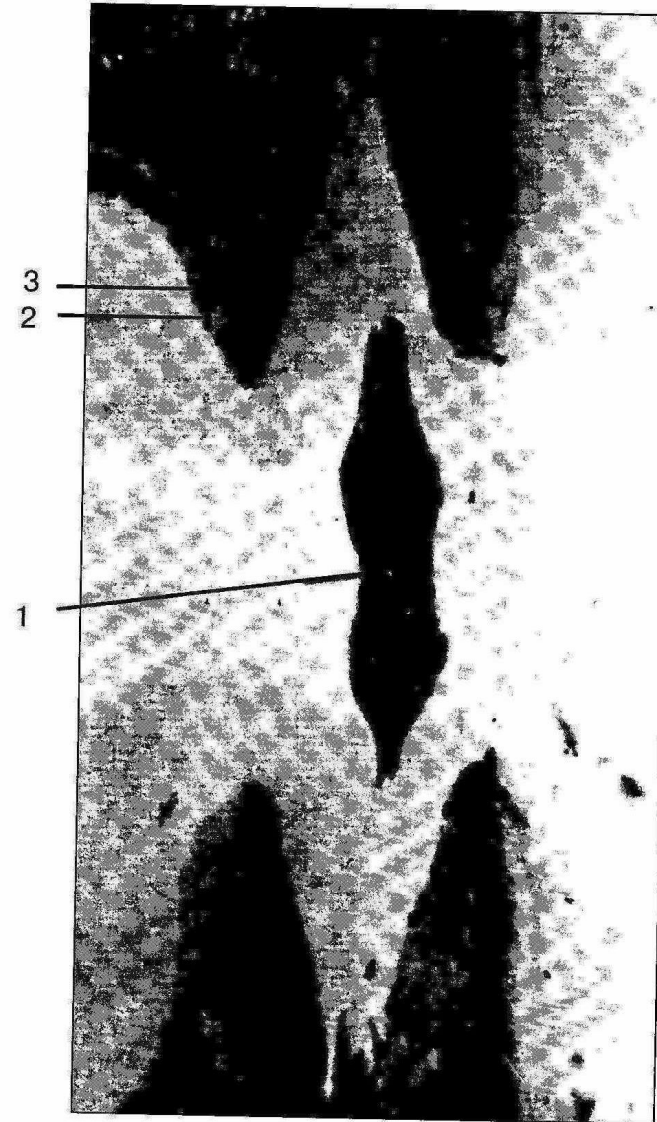
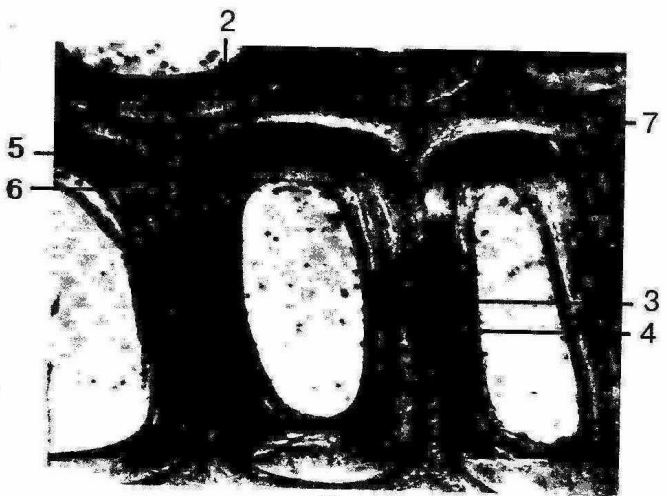
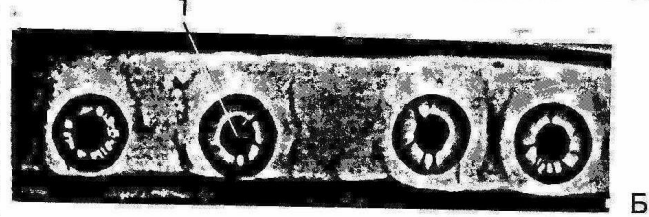
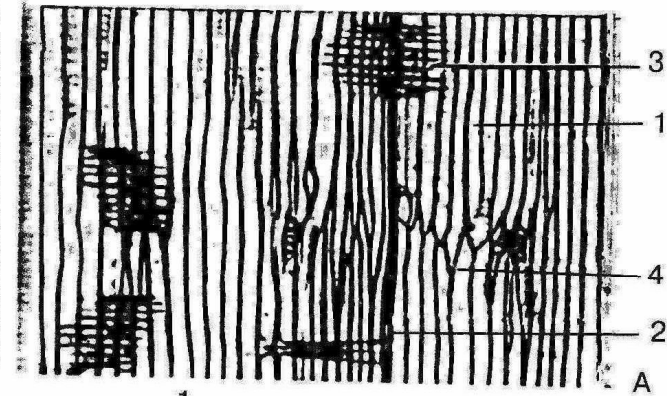
- Концы трахеид перекрываются, придавая растению необходимую прочность. Вода движется по пустым просветам трахеид, не встречая на своём пути помех в виде клеточного содержимого; от одной трахеиды к другой она передается через поры.



Объемное изображение вторичной ксилемы (древесины) липы (*Tilia*) (из W. Braune, A. Leman, H. Taubert, 1967):

А — поперечный срез; Б — продольный радиальный срез; В — продольный тангентальный срез; 1 — либриформ; 2 — сосуды; 3 — трахеиды; 4 — вертикальная (аксиальная) паренхима; 5 — горизонтальная паренхима (сердцевинный луч).

Т Р А Х Е И Д Ы



Ва

Вб

Трахеиды древесины хвойных:

А — сосны (*Pinus strobus*) на радиальном срезе; х 50: 1 — ранняя древесина, 2 — поздняя древесина, 3 — паренхимный луч, 4 — вершина трахеиды; **Б** — окаймленные поры в трахеидах тсуги (*Tsuga canadensis*) (из К. Эзау, 1980); х 1 000: 1 — торус; **В** — трахеиды (а); х 9000 и окаймленная пора (б); х 12 000 пихты (*Abies pinsapo*) (из Атласа ультраструктуры растительных тканей, 1980): 1 — торус, 2, 3, 4 — слои вторичной оболочки, 5 — срединная пластинка, 6 — бородавки клеточной оболочки, 7 — первичная оболочка.

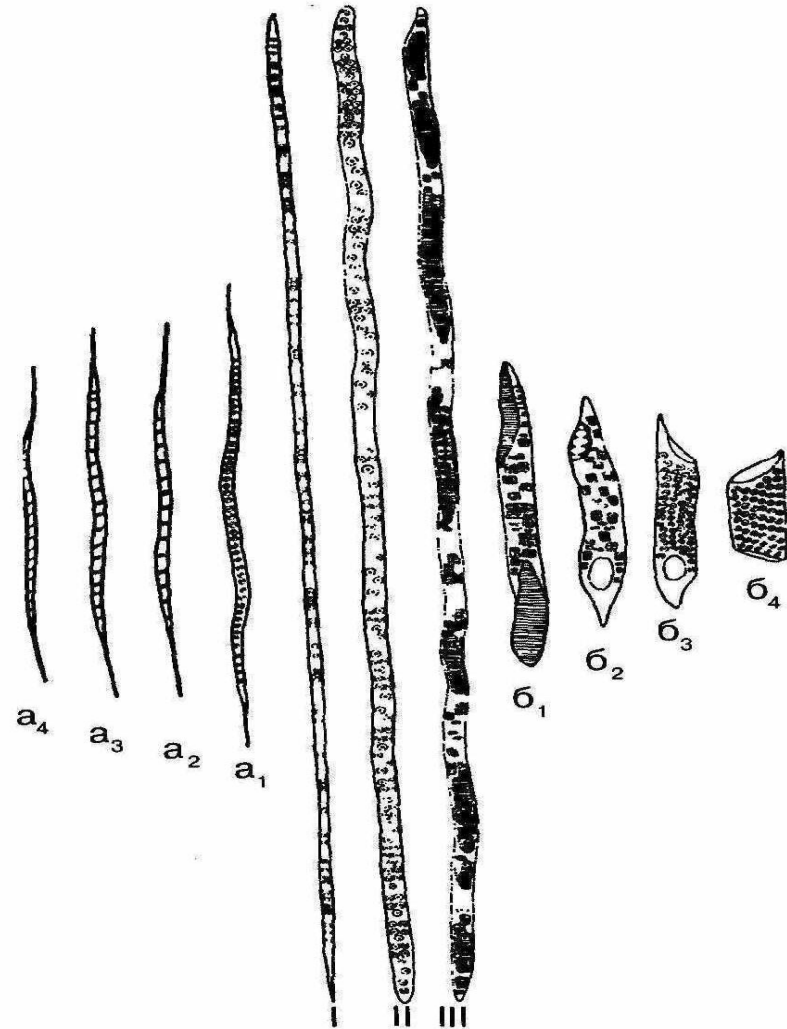
Х В О Й Н Ы Х

Онтогенез трахеид

- В начале своего образования трахеиды содержат живой протопласт, который имеет полный набор органелл, включая ядро и вакуоли. Ядро в этих клетках становится полиплоидным, увеличивается в размерах. ЭПР представлен длинными трубочками. По ним поступают полисахариды к участкам, где происходит интенсивное утолщение клеточных стенок. Содержится много диктиосом, которые также участвуют в утолщении оболочек, освобождая свое содержимое.
- После образования вторичной утолщенной оболочки, содержимое трахеид начинает лизироваться.
- Предполагают, что вакуоли в трахеидах функционируют как лизосомы. Затем, утолщенные оболочки одревесневают и клетки трахеид отмирают. Таким образом, активно функционирующие трахеиды – мертвые клетки, по которым передвигается вода. Вода проникает через оболочку, через поры на продольных стенках. Поступление воды происходит под влиянием корневого давления и испарения воды листьями.

Эволюция трахеид

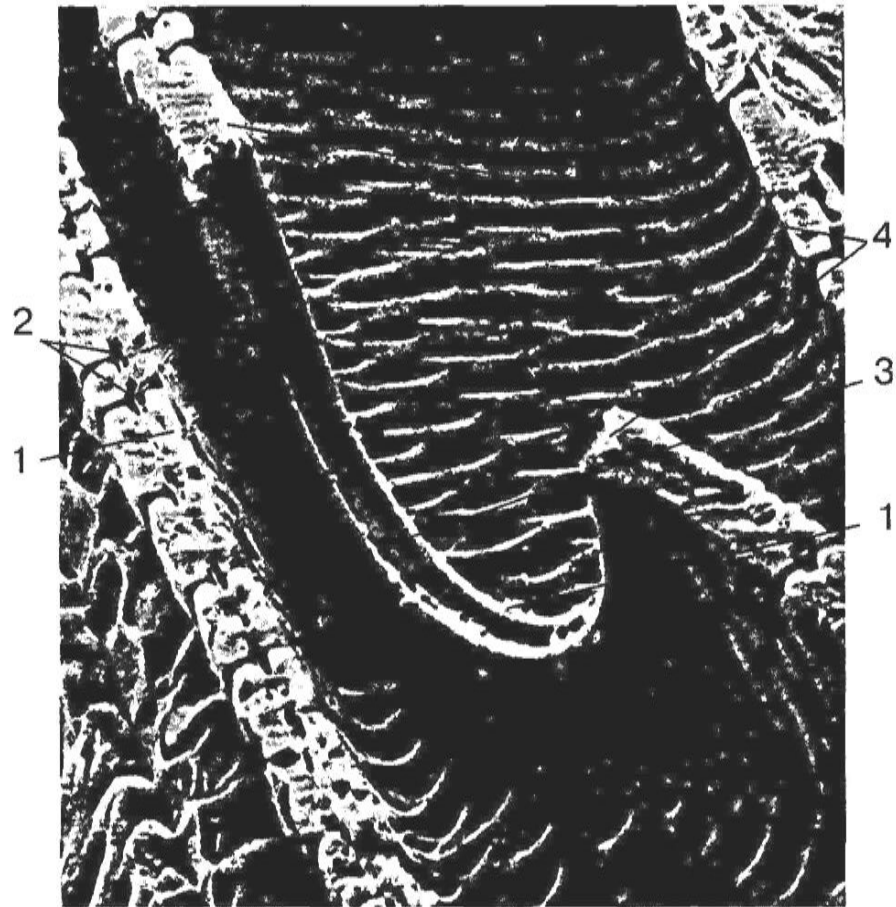
- В самых ранних трахеальных элементах вторичная имела форму колец, затем дифференцируются трахеиды со спиральными утолщениями. Вслед за спиральными появляются трахеиды с лестничными утолщениями. Эти трахеиды сменяются трахеидами с сетчатым утолщением, и позднее всех появляются трахеиды с пористым утолщением (поры простые и окаймленные).
- У псилофитов были трахеиды кольчатые и спиральные. У хвойных появляются лестничные трахеиды. У покрытосеменных есть все типы трахеид от примитивных до высокоорганизованных. Появление проводящих элементов связано с появлением псилофитов, примерно 3 млн. лет назад.



Основные направления в специализации трахеальных элементов и волокон (из К. Эсау, 1969): a_1 — a_4 — эволюция волокон. В процессе эволюции происходит уменьшение их длины, уменьшение размеров окаймленных пор и изменение формы и размеров отверстий пор; b_1 — b_4 — эволюция члеников сосудов. В процессе специализации происходит уменьшение их длины, уменьшение степени наклона конечных стенок, лестничные перфорационные пластинки превращаются в простые, а супротивное расположение заменяется очередным; I—III — длинные трахеиды из примитивных древесин: I, II — с округлыми окаймленными порами; III — с вытянутыми окаймленными порами в лестничном расположении.

Трахеи

- Следующими типом водопроводящих элементов Кс являются трахеи. Некоторые трахеиды превращаются в трахеи (сосуды), когда образуются отверстия на верхнем и нижнем конце трахеиды, таким образом возникает членик сосуда. Членики сосудов имеют перфорации, одно или несколько на каждой поперечной стенке. Таким образом сосуд – группа трахеид у которых исчезают поперечные перегородки. Сосуд состоит из многих клеток, называемых члеником сосуда, которые образуют вертикальный ряд. По членикам сосуда вода движется через перфорации, а перфорированную часть оболочки членика сосуда называют перфорационной пластинкой.



Электронная фотография половины зрелой перфорационной пластинки сосуда древесины рева-рева из Новой Зеландии, полученная с помощью сканирующего микроскопа (из К. Эзау, 1980); x 2200:

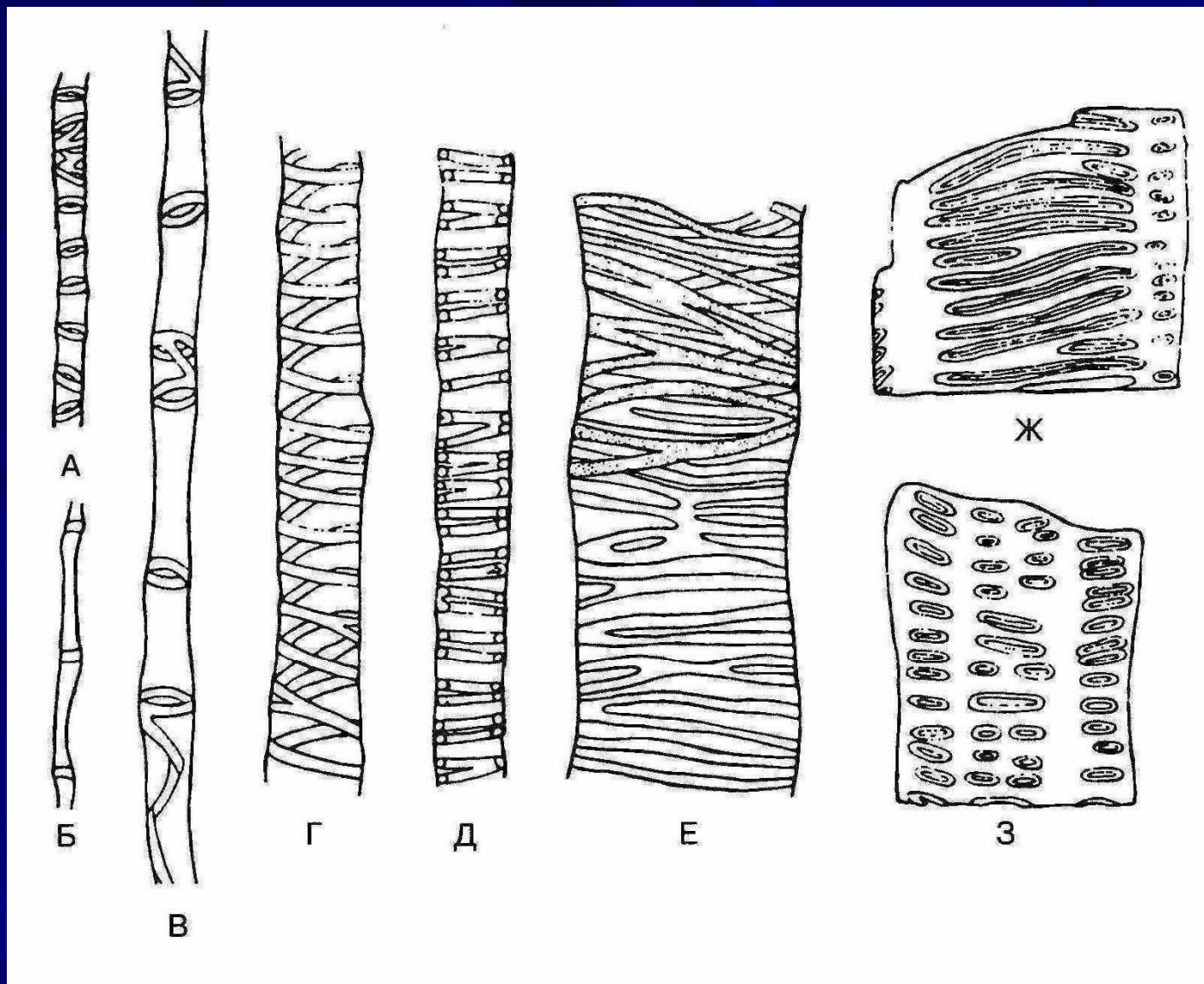
1 — вторичная оболочка; 2 — поровые мембраны в парах пор на боковой стенке; 3 — первичная оболочка; 4 — перфорация.

Трахеи

- Пластинка может быть простой с одной перфорацией или сложной, если перфораций больше, чем одна.
- Сложная пластинка может быть:
 1. Лестничной, если перфорации имеют вытянутую форму и располагаются параллельно друг другу.
 2. Сетчатой, если перфорации располагаются наподобие ячеек в сети.

Трахеи

- У сосудов на продольных стенках тоже имеются поры. Они могут быть простые и окаймленные, как у трахеид. У сосудов число и характер распределения пор варьирует и различают следующие типы поровости:
 1. Лестничная – поры простые, вытянутые.
 2. Переходная – простые поры чередуются с окаймленными.
 3. Супротивная – окаймленные поры располагаются супротивно.
 4. Очередная – окаймленные поры располагаются рядами, наиболее высокоорганизованный тип.



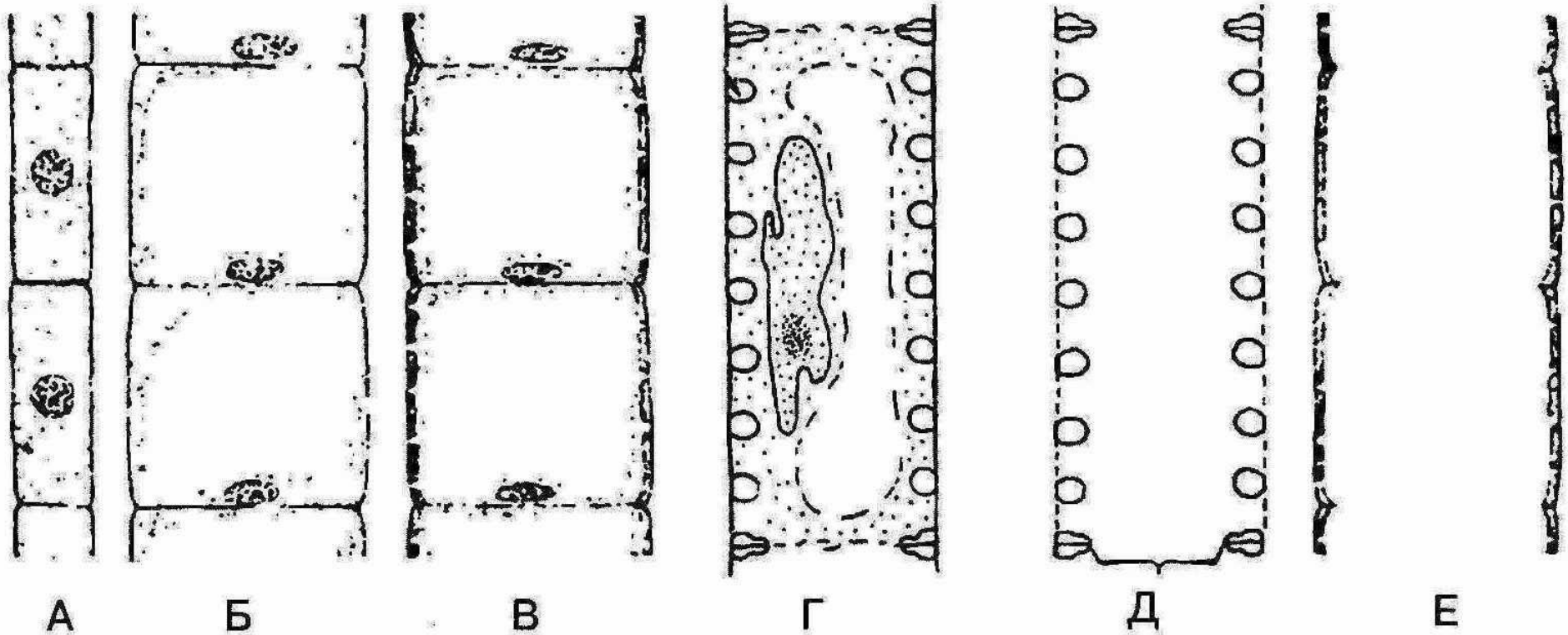
А – кольчатые, Б – растянуто-кольчатые, В – кольчато-спиральные,
Г, Д – спиральные, Е – сетчатые, Ж – лестничные,
З - супротивнопоровые

Таким образом, поры у сосудов образуются и на поперечных и на продольных стенках. Оболочки лигнифицированные (одревесневшие). В зрелом состоянии сосуды, как и трахеиды, являются мертвыми клетками, т.к. выполняют функцию проведения воды и растворенных в них веществ. Онтогенез идет также как у трахеид. Сосуды не имеют определенной длины, она может быть от 60 см до 4,5 м.

Эволюция сосудов

- В процессе эволюции меняется форма сосуда, из вытянутых они становятся укороченными. Более примитивные сосуды имели вытянутые членики с наклоненными перфорационными пластинками.
- В процессе эволюции членики сосудов становились короче с горизонтальной перфорационной пластинкой.

Развитие члеников сосудов со спиральным утолщением



Эволюция сосудов шла по следующей схеме:

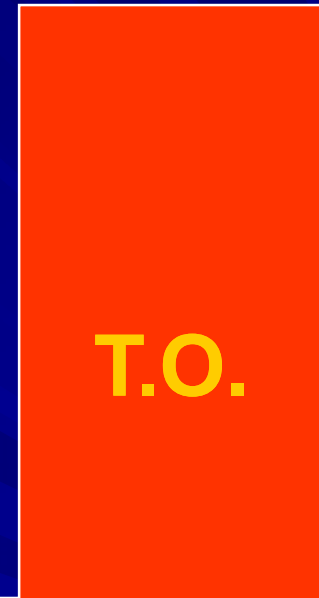
1. Укорочение членика сосуда

2. Расширение диаметра сосуда

3. Сокращение наклона концевых частей до горизонтальных

4. Уменьшается число перфораций
от 20 до 1

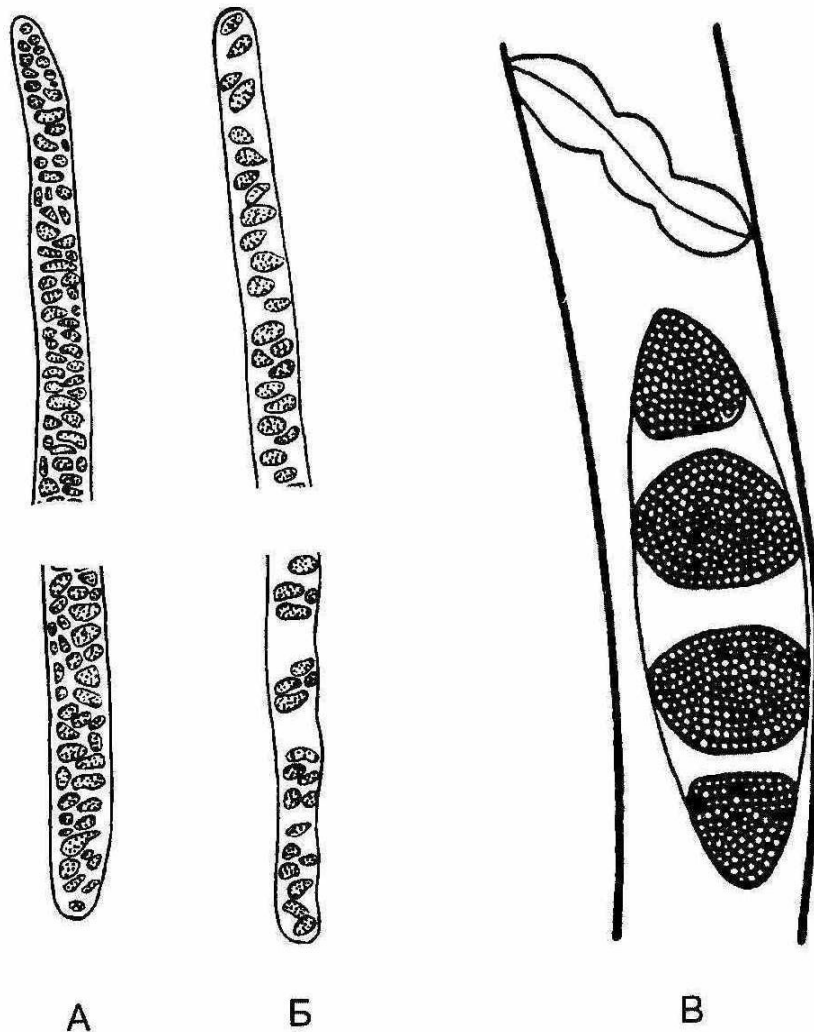
5. Появляется очередная поровость



T.O.

Сосуд приспособлялся
для лучшего проведения воды

**Флоэма – гистологический состав
и функции проводящих
элементов.**



Ситовидные клетки:

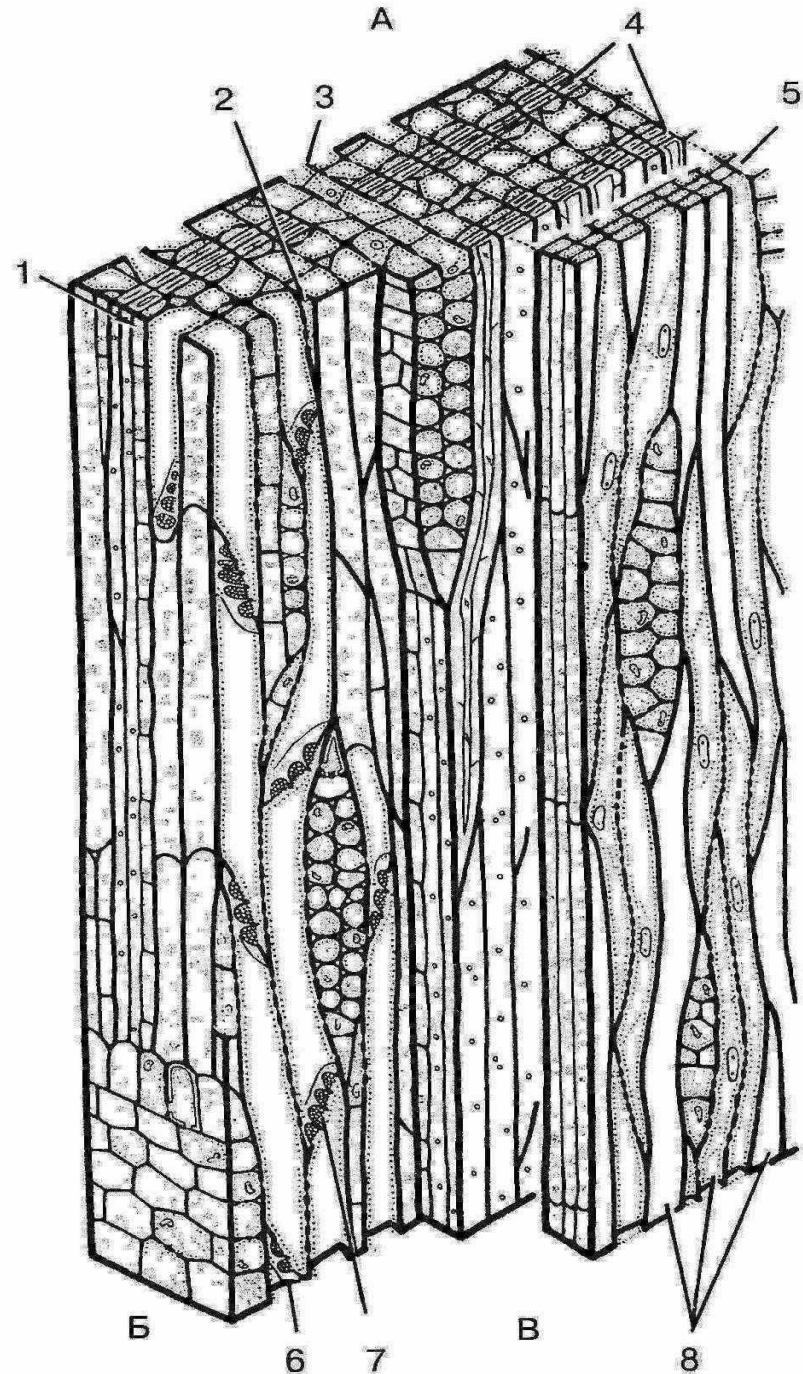
А — папоротника-орляка (*Pteridium aquilinum*); Б — ели (*Picea excelsa*) (из Н. С. Киселевой, Н. В. Шелухина, 1969). Клетки-спутницы отсутствуют; В — сито на продольной стенке ситовидной клетки (из В. Г. Александрова, 1966).

- Проводящими элементами флоэмы являются ситовидные клетки и ситовидные трубки.
- Ситовидные клетки — менее специализированные элементы, присущие папоротникообразным и голосеменным растениям.

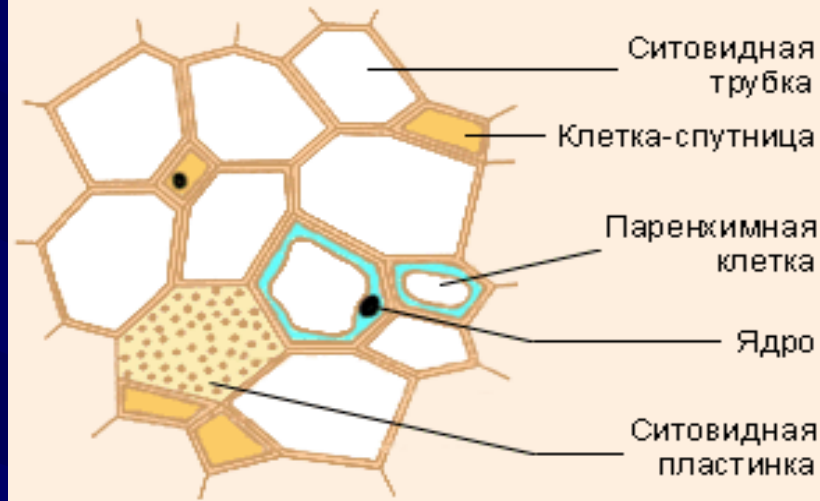
- Ситовидные трубки – высокоспециализированные проводящие элементы, характерны для покрытосеменных растений. Классификация ситовидных элементов основана на степени специализации ситовидных полей и по их расположению на стенках.

Объемное изображение вторичной флоэмы двудольного растения лириодендрона (*Liriodendron*) (из К. Эсау, 1969):

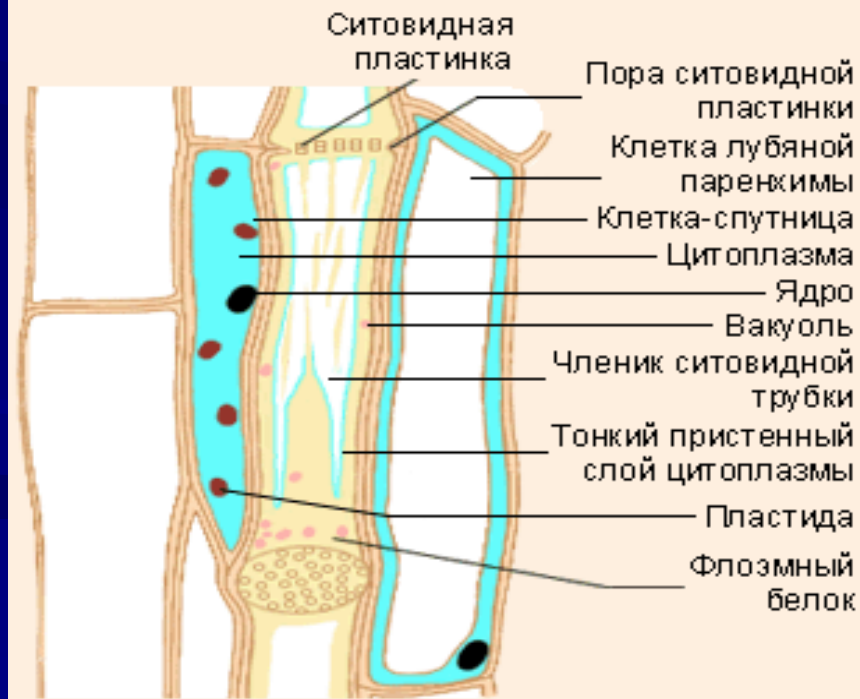
А — поперечный срез; Б — продольный радиальный срез; В — продольный тангентальный срез; 1 — флоэмная паренхима; 2 — клетка-спутник; 3 — луч; 4 — волокна; 5 — камбий; 6 — ситовидная трубка; 7 — ситовидная пластинка; 8 — веретеновидные инициали.



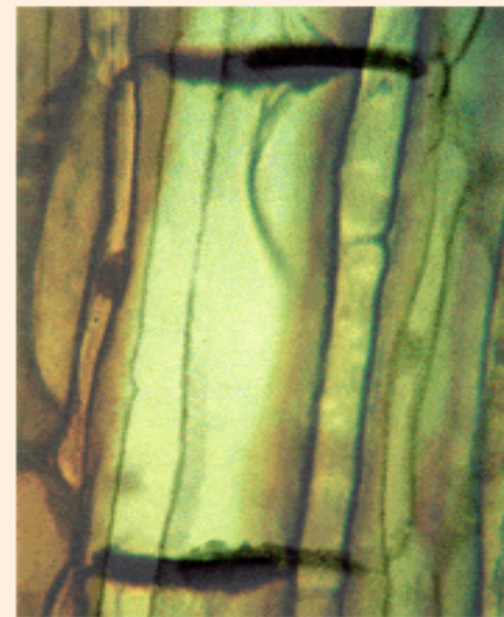
Поперечный разрез



Продольный разрез

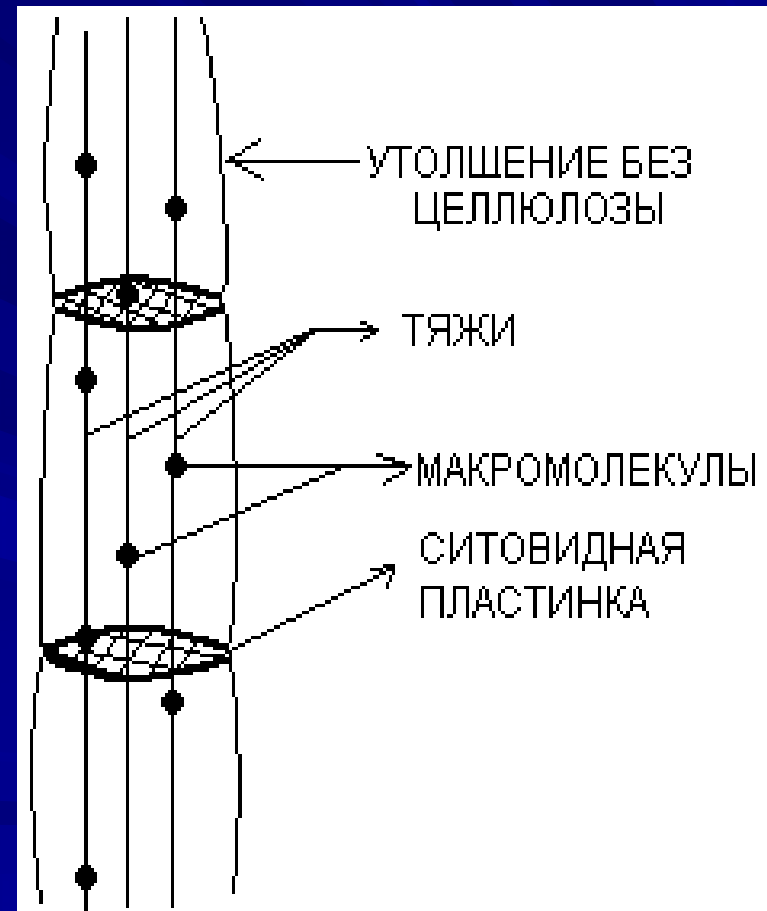


Ситовидные трубки тыквы



Ситовидное поле

- Ситовидным полем называется специализированный участок клеточной стенки, пронизанный отверстиями (канальцами). посредством ситовидных полей ситовидные элементы сообщаются друг с другом.
- Ситовидные клетки и ситовидные трубки имеют толстые оболочки.
- В ситовидных клетках ситовидные поля располагаются только на продольных стенках, отверстия мелкие.

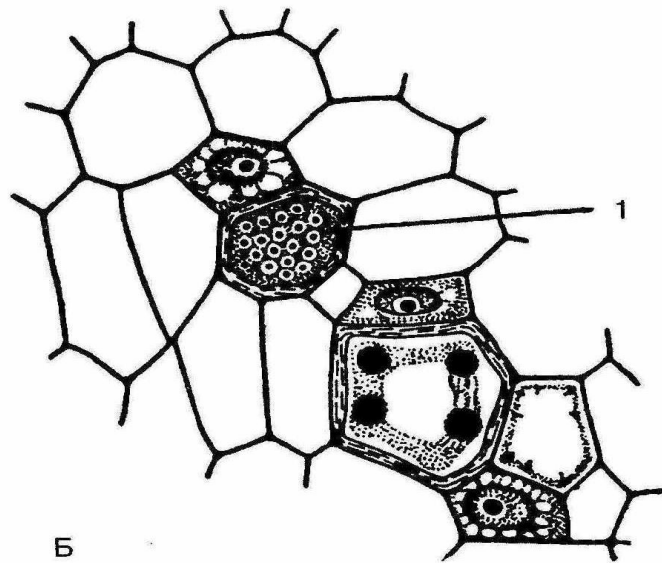
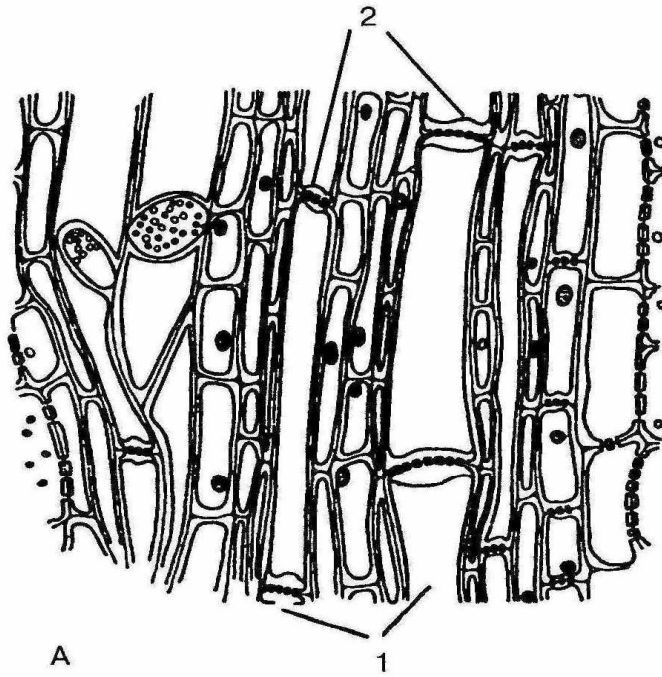


Ситовидное поле

- В ситовидных трубках ситовидные поля имеют крупные отверстия, располагаются и на продольных стенках, и на концевых стенках. Ситовидные поля с крупными отверстиями на концевых стенках образуют ситовидную пластинку. Она является аналогом перфорационной пластинки.
- Ситовидные трубки, имеющие ситовидные пластинки, специализированы для продольного передвижения органических веществ и состоит из отдельных члеников, соединенных между собой. Ситовидные пластинки могут быть простыми и сложными.

Разнообразие ситовидных трубок

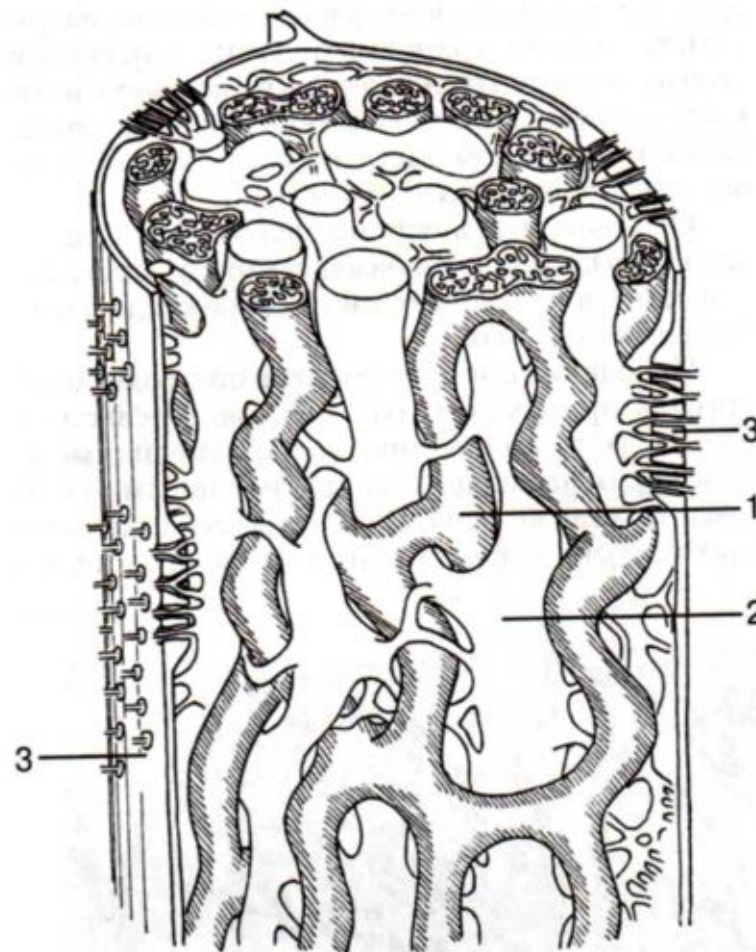
- У примитивных групп растений ситовидные трубки узкие, с наклоненными стенками и сложными ситовидными пластинками. Здесь несколько ситовидных полей, отверстия мелкие.
- У более специализированных групп ситовидные пластинки простые, т.е. с одним ситовидным полем и крупными отверстиями.



Продольный (А) и поперечный (Б) срез флоэмы плодоножки клещевины (*Ricinus communis*) с ситовидными трубками (из В. Г. Александрова, 1966):
1 — ситовидные трубки; 2 — ситовидные пластинки.

Клетки-спутники

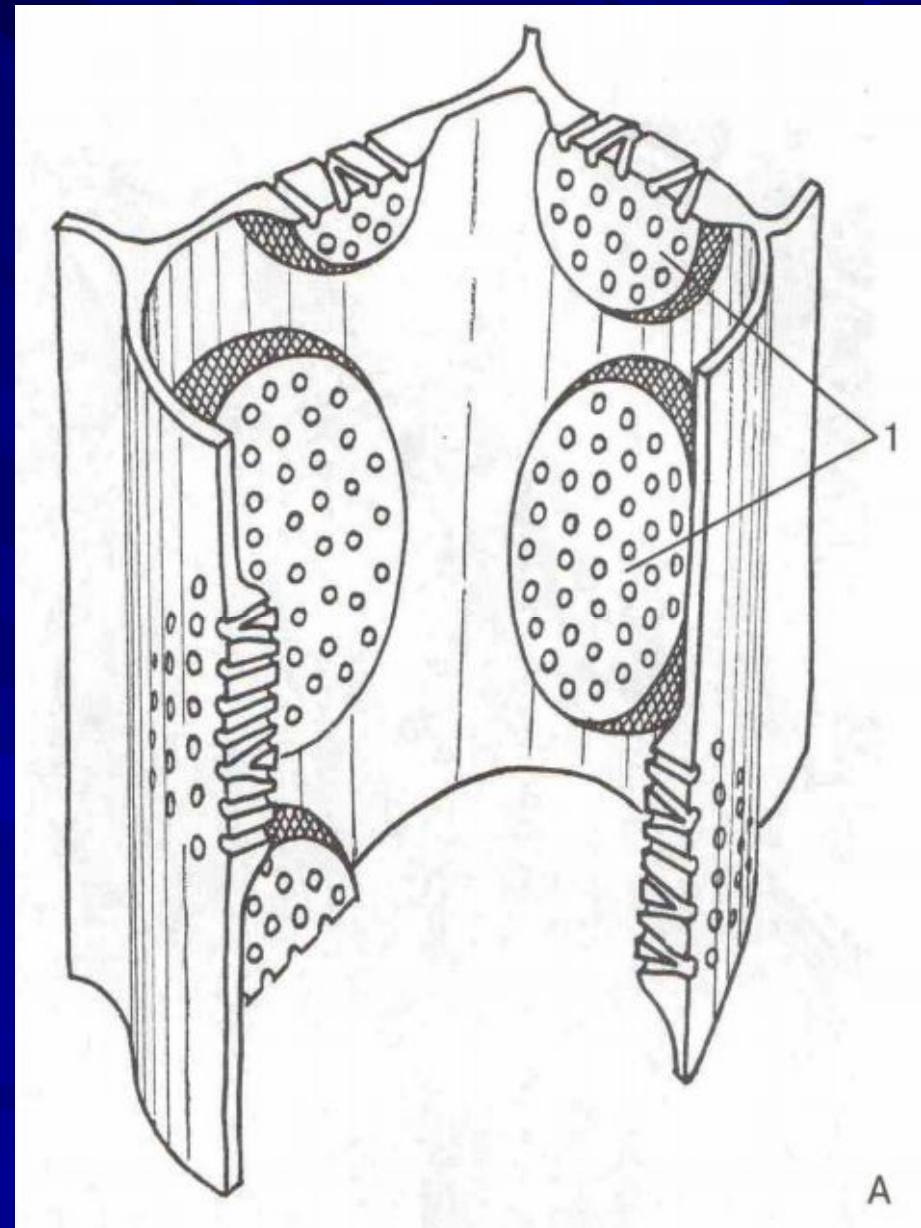
- Параллельно с образованием ситовидных пластинок происходит отчленение от материнской клетки узкой клетки, которая называется сопровождающей клеткой или клеткой-спутником.
- Клетки-спутники – это паренхимные клетки, которые регулируют передвижение веществ по флоэме. Они связаны с ситовидными элементами плазмодесмами. Ядро и ядрышко в них крупные, содержатся хлоропласты, много митохондрий и некоторое количество ЭПР. Наиболее характерно наличие рибосом. Клетки сильно вакуолизированы, при чем много мелких вакуолей. Они способны выделять сахар в ситовидную трубку. Поэтому, предполагают, что функция их секреторная.
- Диктиосомы способствуют утолщению оболочек ситовидной трубки.



Пространственная организация органоидов в клетке-спутнице мелкой жилки листа ясеня (*Fraxinus ornus*), восстановленная методом объемной реконструкции по серийным срезам (из Атласа ультраструктуры растительных тканей, 1980):
1 — митохондрии; 2 — агранулярный эндоплазматический ретикулум; 3 — плазмодесмы.

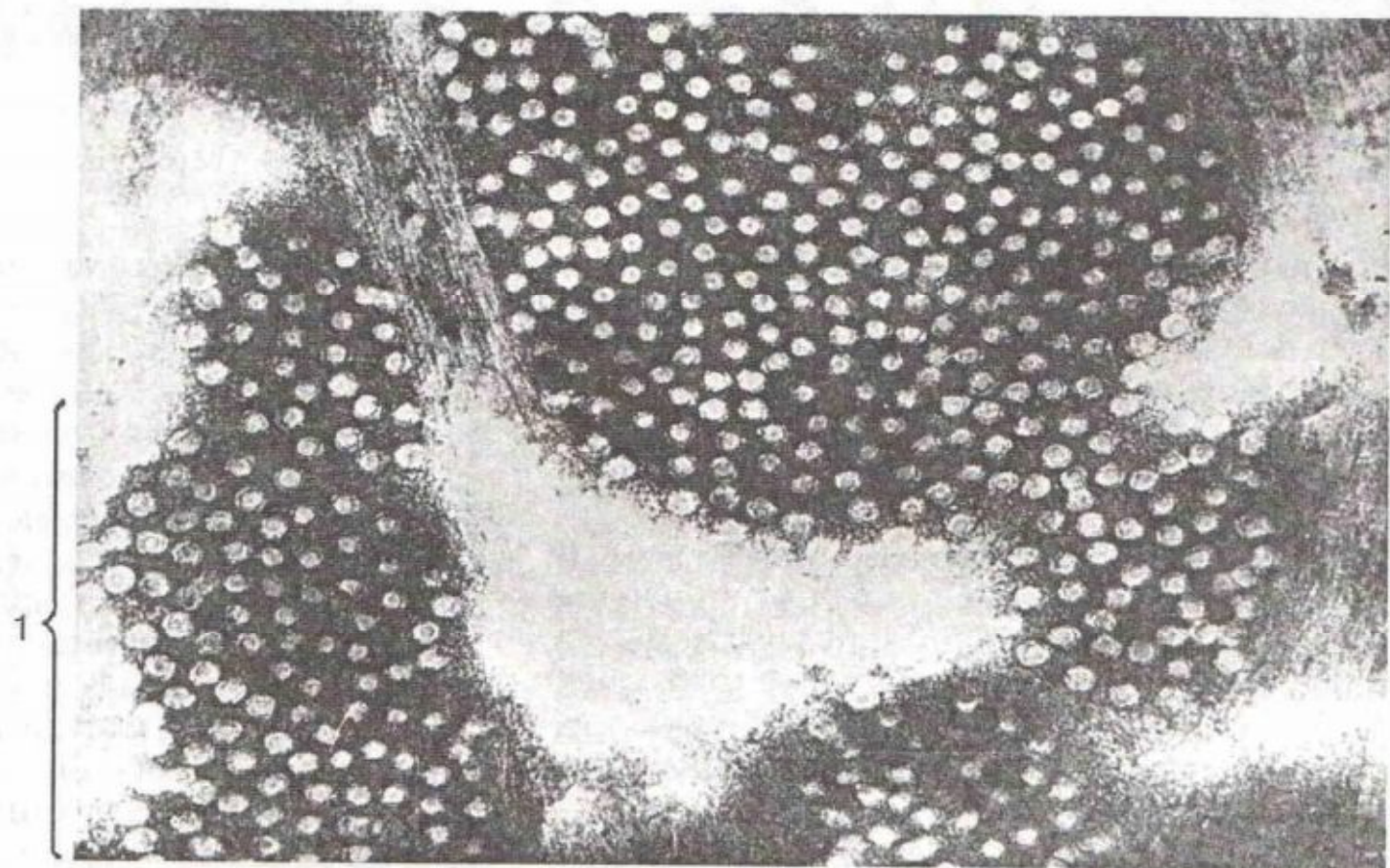
Клетки-спутники

- Клеток-спутников может быть одна или несколько, располагаются с одной или нескольких сторон вертикальными рядами. По наличию клеток-спутников членики ситовидных трубок отличаются от ситовидных клеток. Ситовидные трубки с клетками-спутниками характерны только для покрытосеменных растений. Большое число сопровождающих клеток характеризует более высокую специализацию.



Плазмодесменные поля в клетках-спутницах мелкой жилки листа ясеня (*Fraxinus ornus*):

А — объемная реконструкция фрагмента оболочки клетки-спутницы;
Б — продольный срез клеточной оболочки (из Атласа ультраструктуры растительных тканей, 1980); х 70 000; 1 — плазмодесменные поля.



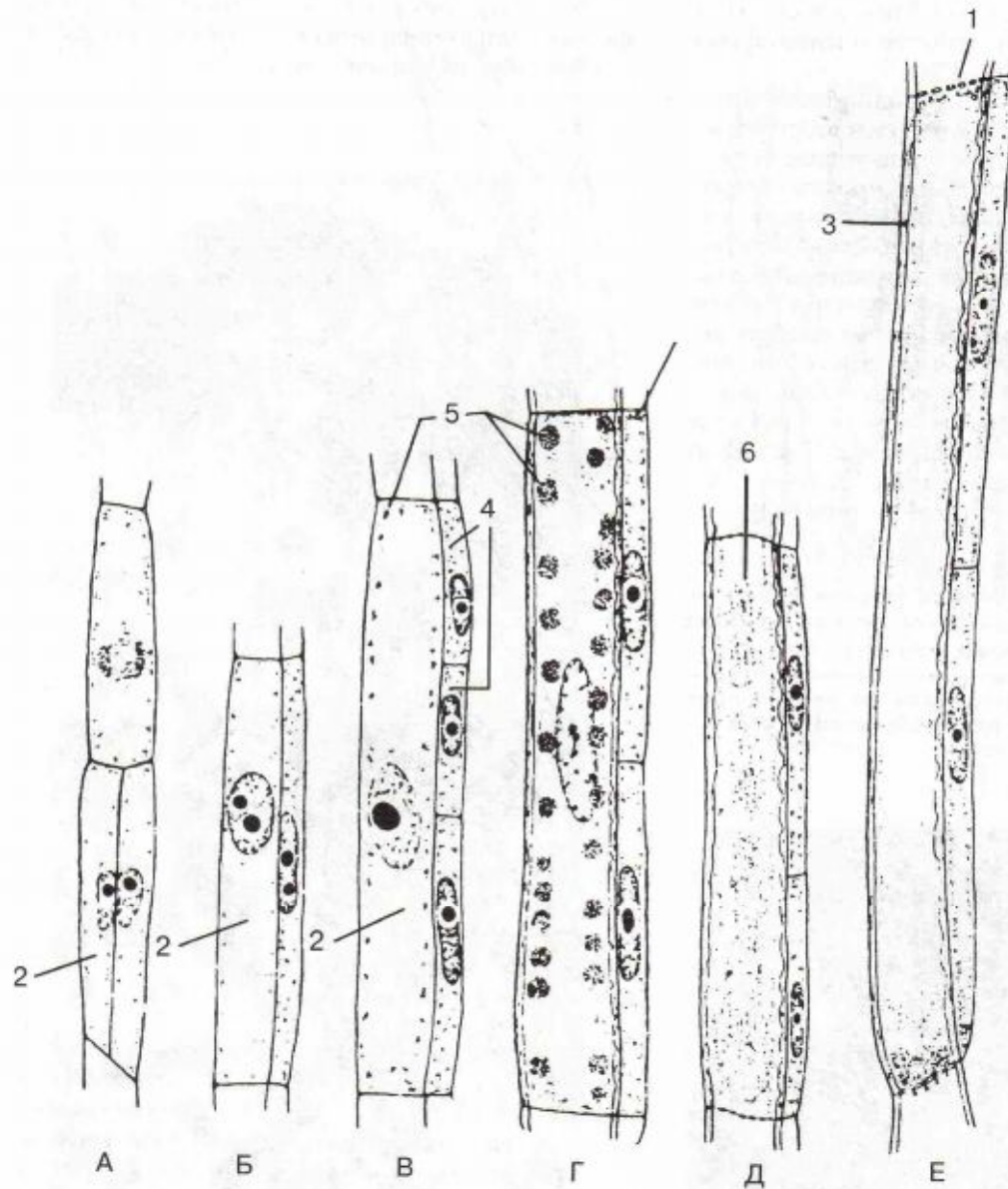
Б

Онтогенез ситовидной трубки

- Ситовидные трубки на ранних этапах развития имеют ядро, а затем во взрослой функционирующей ситовидной трубке оно разрушается. Протопласт становится безядерным. Вакуоль смешивается с цитоплазмой. ЭПР распадается на отдельные участки. В начале деятельности ситовидной трубки бывают пластиды – лейкопласты, которые потом разрушаются. В активно функционирующих ситовидных трубках образуются слизевые тельца – скопление белковых веществ из рибосом – так называемый флоэмный белок (ф - белок). Эти белки в виде тонкозакрученных фибриловых нитей, закрепленных в плазмолемме. Они сокращаясь и выпрямляясь способствуют передвижению веществ по ситовидным трубкам. Митохондрии не имеют внутренних мембран – крит. АТФ используется непосредственно для проталкивания ассимилятов из одной трубки в другую. Митохондрии – служат для передвижения веществ.

Онтогенез ситовидной трубки

- Во взрослой ситовидной трубке происходит дегенерация мембранных структур, что связано с ее функцией. Клетка для себя ничего не производит, синтеза нет, в ходе онтогенеза она становится свободной для тока веществ. Несмотря на редукцию протопласта, здесь происходит большая работа – ф-белок под влиянием митохондрий передвигает вещества по ситовидным трубкам. Процесс редукции протопласт называется денатурацией, т.е. он становится проницаемым. Содержимое ситовидных элементов находится под давлением до 7 атм. и транспортируется 20% сахароза. Ток двусторонний, движение идет с большой скоростью. Чем активнее клетки-спутники, тем интенсивнее идет жизнедеятельность ситовидных трубок.



Дифференциация члеников ситовидной трубки во флоэме тыквы (*Cucurbita pepo*) (из К. Эсау, 1969); х 730:

А — делящаяся клетка камбия (вверху) образует членик ситовидной трубки и клетку — предшественницу клеток-спутниц (внизу); Б — членик ситовидной трубки и клетка, образующая клетки-спутницы, увеличиваются в размерах; В — в членике ситовидной трубки образовались небольшие слизевые тельца, клетка-предшественница путем деления сформировала три клетки-спутницы; Г — ситовидный элемент с крупными слизевыми тельцами, ядро сильно вакуолизировано, оболочка клетки утолщенная; Д — слизевые тельца частично слились, ядро — отсутствует; Е — зрелый ситовидный элемент; 1 — ситовидная пластинка; 2 — членики ситовидной трубки; 3 — пристенная цитоплазма; 4 — клетки-спутницы; 5 — слизевые тельца; 6 — слившиеся слизевые тельца.

Эволюция ситовидных трубок

- Для низших сосудистых растений и голосеменных характерно наличие ситовидных клеток, а у покрытосеменных – ситовидные трубки.
- Схема эволюции: 1. Ситовидная клетка; 2. Образование ситовидных полей; 3. Образование сильно наклоненных ситовидных сложных пластинок; 4. Появление ситовидных пластинок на поперечных стенках и сопровождающих клеток; 5. Появление простых ситовидных пластинок с круглыми отверстиями и много клеток-спутников.

Направление эволюции СТ

1

локализация высокоспециализированных ситовидных полей на конечных стенках

2

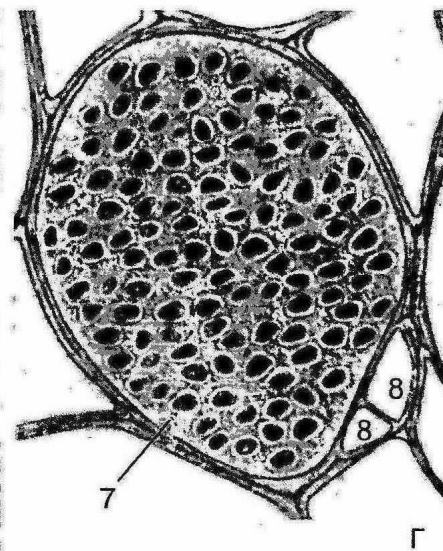
изменение конечных стенок от наклоненных до горизонтальных

3

переход от сложных ситовидных пластинок к простым

4

уменьшение числа ситовидных полей на боковых стенках



Развитие ситовидной пластинки тыквы (*Cucurbita pepo*): электронный микроскоп:

А — места будущих соединительных канальцев (1) покрыты каллозой (2) и пластинами эндоплазматического ретикулума (3), видна плазматесма (4); x 10 000; Б — часть ситовидной пластинки с только что образовавшимся отверстием (соединительным канальцем) (5), выстланным каллозой. В цитоплазме вместо эндоплазматического ретикулума видны пузырьки (6); x 15 000; В — дифференцированная ситовидная пластинка; x 10 000. На ее поверхности и в соединительных канальцах скопилось некоторое количество слизи; Г — ситовидная пластинка в плане; 7 — соединительные канальцы со слизью; 8 — клетки-спутницы.