

ESAU'S PLANT ANATOMY

**MERISTEMS, CELLS, AND TISSUES OF THE PLANT BODY:
THEIR STRUCTURE, FUNCTION, AND DEVELOPMENT**

Third Edition

Ray F. Evert

Katherine Esau

Professor of Botany and Plant Pathology, Emeritus
University of Wisconsin, Madison

With the assistance
of **Susan E. Eichhorn**
University of Wisconsin, Madison

 **WILEY-
INTERSCIENCE**
A John Wiley & Sons, Inc., Publication

Оглавление

Предисловие	14
Благодарности	16
Литература	17
Глава 1. Строение и развитие растения: общие сведения.....	19
Внутренняя организация растения.....	21
Тело сосудистого растения состоит из трех систем тканей	21
Стебель, лист и корень различаются главным образом относительным расположением проводящих и основных тканей	21
Обзор типов клеток и тканей.....	24
Развитие растения.....	25
Общий план строения растения закладывается в ходе эмбриогенеза	25
Эмбрион возобновляет рост при прорастании семени и последовательно развивается во взрослое растение	29
Литература к главе 1	30
Глава 2. Протопласт: плазматическая мембрана, ядро и органеллы цитоплазмы.....	32
Прокариотические и эукариотические клетки	33
Цитоплазма	35
Плазматическая мембрана.....	36
Ядро.....	39
Клеточный цикл	41
Пластиды	42
Хлоропласты содержат пигменты — хлорофиллы и каротиноиды	43
Хромопласты содержат только каротиноиды	45
Лейкопласты — пластиды без пигментов.....	47
Все пластиды образуются из пропластид	47
Митохондрии	49
Пероксисомы	50
Вакуоли.....	52
Рибосомы.....	54
Литература к главе 2	55
Глава 3. Протопласт: система внутренних мембран, секреторные пути, цитоскелет и запасные вещества	62
Система внутренних мембран	62
Эндоплазматический ретикулум — непрерывная трехмерная система мембран, пронизывающая весь цитозоль	62
Аппарат Гольджи — сильно поляризованная мембранная система, связанная с секрецией.....	65
Цитоскелет	66
Микротрубочки — цилиндрические структуры из тубулиновых субъединиц	67
Актиновые филаменты состоят из двух линейных цепочек молекул актина в виде спирали.....	68

Запасные вещества	69
Крахмал откладывается в пластидах в виде зерен	69
Место возникновения алейронового зерна зависит от составляющих его белков	70
Масляные тельца отделяются от мембран гладкого ЭР при помощи олеозина	71
Таннины, как правило, находятся в вакуолях, но встречаются также в клеточной стенке.....	72
Кристаллы оксалата кальция обычно развиваются в вакуолях, но могут также находиться в клеточной стенке и кутикуле	73
Кремний чаще всего откладывается в клеточных стенках	76
Литература к главе 3	76
Глава 4. Клеточная стенка	82
Макромолекулярные компоненты клеточной стенки	83
Целлюлоза — основной компонент клеточных стенок растений... ..	83
Целлюлозные микрофибриллы погружены в матрикс из нецеллюлозных молекул.....	84
Каллоза — широко распространенный полисахарид клеточной стенки	86
Лигнины — фенольные полимеры, которые в основном откладываются в стенках клеток механических и проводящих тканей	87
Кутин и суберин — нерастворимые липидные полимеры, обычно присутствующие в покровных тканях растений	88
Слой клеточной стенки.....	89
Определение границы между срединной пластинкой и первичной клеточной стенкой часто представляет затруднения	89
Первичная клеточная стенка формируется пока клетка растет ...	89
Вся вторичная клеточная стенка или большая ее часть формируется внутри первичной клеточной стенки, после того как площадь ее поверхности перестает увеличиваться	91
Поры и первичные поровые поля	92
Образование клеточной стенки в ходе деления клетки.....	94
Цитокинез происходит посредством формирования фрагмопласта и клеточной пластинки	94
Первоначально каллоза служит основным полисахаридом клеточной стенки и присутствует на ранней стадии развития клеточной пластинки	96
Препрофазное кольцо намечает место расположения клеточной пластинки.....	96
Рост клеточной стенки	98
Ориентация микрофибрилл целлюлозы в первичной клеточной стенке влияет на направление роста клетки	100
При рассмотрении механизма роста клеточной стенки необходимо различать рост поверхности (растяжение стенки) и рост в толщину.....	101
Рост первичной клеточной стенки	101
Остановка роста клеточной стенки	102
Межклетники	103
Плазмодесмы	104
По своему происхождению плазмодесмы могут быть классифицированы как первичные и вторичные.....	104
Плазмодесмы содержат два типа мембран: плазматическую мембрану и десмотрубочку	106
Плазмодесмы обеспечивают взаимодействие клеток	108
Симпласт претерпевает реорганизацию в процессе роста и развития растения	110
Литература к главе 4	110
Глава 5. Меристемы и дифференциация	122
Меристемы.....	122
Классификация меристем	123

Характеристика меристематических клеток	126
Модели роста меристем	126
Меристематическая активность и рост растений	128
Дифференциация	129
Термины и понятия	129
Старение (программируемая гибель клеток)	131
Изменения клеток при дифференциации	132
Факторы, влияющие на дифференциацию	134
Технологии культуры ткани позволяют изучить условия, необходимые для роста и дифференциации	135
Анализ генетических мозаик помогает определить особенности клеточного деления и судьбу клеток в развивающихся растениях	136
Генная инженерия значительно расширила наши знания о развитии растений	138
Полярность играет ключевую роль в формировании биологических структур и связана с наличием градиентов	138
Клетки растений дифференцируются в соответствии со своим положением	140
Гормоны растений	140
Ауксины	141
Цитокинины	142
Этилен	143
Абсцизовая кислота	143
Гиббереллины	143
Литература к главе 5	144
Глава 6. Апикальные меристемы	152
Эволюция представлений об организации апекса	153
Раньше считалось, что апикальные меристемы имеют всего одну инициальную клетку	153
Теорию апикальной клетки сменяет гистогенная теория	153
Модель организации апикальной меристемы «туника-корпус» применима в основном к покрытосеменным	154
В апексах побегов большинства голосеменных и покрытосеменных наблюдается цитогистологическая зональность	154
Изучение свойств апикальных инициалей	155
Апекс вегетативного побега	157
Для апексов побегов споровых сосудистых растений характерно наличие апикальной клетки	158
Зональность в апексе гинкго — основа для объяснения организации апексов побегов других голосеменных	159
Для апексов побегов покрытосеменных характерна зональность, наложенная на структуру «туника-корпус»	161
Апекс вегетативного побега арабидопсиса	163
Образование листьев	165
На протяжении вегетационного периода апикальная меристема образует листья в определенном порядке	165
Инициация листовых примордиев связана с увеличением частоты периклиналильных делений в месте инициации	167
Филлотаксис побега определяет места инициации листовых примордиев	169
Образование ветвей	170
У большинства семенных растений пазушные меристемы берут начало от обособленных меристем	171
Побеги могут развиваться из придаточных почек	173
Апекс корня	173
Строение апекса в корнях может быть открытым или закрытым	173
В нормальных условиях покоящийся центр не полностью лишен митотической активности	179
Апекс корня арабидопсиса	181

Рост кончика корня	183
Литература к главе 6	186
Глава 7. Паренхима и колленхима	197
Паренхима	197
Паренхимные клетки могут образовывать непрерывные скопления — паренхимные ткани — или вместе с клетками других типов входить в состав морфологически гетерогенных тканей	198
Содержимое клеток паренхимы отражает их функции	198
Клеточные стенки паренхимных клеток могут быть толстыми или тонкими	200
Некоторые клетки паренхимы — передаточные клетки — имеют выросты клеточной стенки	201
Паренхимные клетки значительно различаются по форме и расположению	203
Паренхима особого типа — аэренхима — содержит очень большие межклеточные пространства	204
Колленхима	206
Структура клеточной стенки колленхимы — наиболее характерная особенность этой ткани	206
Колленхима обычно располагается по периферии	208
Колленхима чрезвычайно хорошо приспособлена для поддержки растущих листьев и стеблей	208
Литература к главе 7	210
Глава 8. Склеренхима	214
Волокна	214
Волокна широко распространены в теле растения	215
Волокна могут быть подразделены на две группы — ксилемные и экстраксилемные	217
Ксилемные и экстраксилемные волокна могут быть септированными или желатинозными	219
Промышленные волокна подразделяют на мягкие и жесткие	221
Склереиды	221
На основании формы и размера склереиды могут быть подразделены на несколько групп	222
Склереиды, как и волокна, широко распространены в теле растения	222
Возникновение и развитие волокон и склереид	226
Факторы, контролирующие развитие волокон и склереид	230
Литература к главе 8	231
Глава 9. Эпидерма	234
Неспециализированные клетки эпидермиса	237
Клеточные стенки эпидермиса различаются по толщине	237
Наличие кутикулы — наиболее характерный признак внешней клеточной стенки эпидермальных клеток	238
Устьица	243
Устьица встречаются на всех надземных частях растения	243
Замыкающие клетки обычно имеют почковидную форму	245
Стенки замыкающих клеток обычно неравномерно утолщенные, с радиально расположенными микрофибриллами целлюлозы	247
Синий свет и абсцизовая кислота — основные сигналы, контролирующие движения устьиц	248
В ходе развития устьичного аппарата происходит одно или более асимметричных клеточных делений	249
Разные последовательности событий развития приводят к различным конфигурациям устьичного аппарата	252
Трихомы	254
Трихомы имеют множество функций	254
Трихомы подразделяются на несколько морфологических категорий	255

Трихома инициируется как вырост эпидермальной клетки	257
Закономерности расположения клеток в эпидермисе	262
Пространственное распределение устьиц и трихом в листьях неслучайно	262
В ризодерме покрытосеменных существует три основных типа расположения корневых волосков	263
Другие специализированные клетки эпидермы	265
Окремневшие и опробковевшие клетки часто встречаются вместе парами	265
Пузыревидные клетки сильно вакуолизированы	266
Некоторые эпидермальные волоски содержат цистолиты	267
Литература к главе 9	269
Глава 10. Ксилема: типы клеток и особенности развития	280
Типы клеток ксилемы	281
Трахеальные элементы — трахеиды и членики сосудов — проводящие клетки ксилемы	281
Вторичные клеточные стенки большинства трахеальных элементов содержат поры	285
Сосуды проводят воду эффективнее, чем трахеиды	288
Волокна — специализированные опорные элементы ксилемы ...	291
Живые паренхимные клетки встречаются как в первичной, так и во вторичной ксилеме	291
У некоторых видов паренхимные клетки образуют тилы — впячивания в полость сосудов	293
Филогенетическая специализация трахеальных элементов и волокон	293
Основные направления эволюции члеников сосудов связаны с уменьшением их длины	294
Существуют отклонения от направлений эволюции члеников сосудов	296
Волокна, так же как трахеиды и членики сосудов, претерпели укорочение в филогенезе	297
Первичная ксилема	299
Между ранней и поздней первичной ксилемой существуют различия в структуре и развитии	299
Для первичных трахеальных элементов характерны разнообразные вторичные утолщения клеточной стенки	300
Дифференциация трахеальных элементов	302
В дифференцировке трахеальных элементов участвуют гормоны	306
Изолированные клетки мезофилла в культуре могут напрямую трансдифференцироваться в трахеальные элементы	309
Литература к главе 10	310
Глава 11. Ксилема: вторичная ксилема и разнообразие строения древесины	318
Общий план строения вторичной ксилемы	319
Вторичная ксилема состоит из двух отдельных систем клеток — осевой и лучевой	319
Древесина бывает ярусной или неярусной	320
Кольца прироста — результат периодической активности сосудистого камбия	321
По мере старения древесина перестает выполнять функции проведения и запасаия	324
Реактивная древесина — тип древесины, который формируется в ветвях и наклонных и искривленных стволах	326
Типы древесин	329
Древесина хвойных устроена относительно просто	329
Осевая система древесины хвойных полностью или почти полностью состоит из трахеид	330
Лучи хвойных могут состоять как из паренхимных клеток, так и из трахеид	331

Древесина многих хвойных содержит смоляные ходы	332
Древесина покрытосеменных сложнее и более разнообразна, чем у хвойных	334
По характеру порозности выделяют два основных типа древесины покрытосеменных: рассеянососудистая и кольцесосудистая	334
Существует множество типов расположения осевой паренхимы, переходящих друг в друга	337
Лучи покрытосеменных обычно содержат только паренхимные клетки	339
В древесине покрытосеменных встречаются межклеточные полости, сходные со смоляными ходами голосеменных	340
Некоторые особенности развития вторичной ксилемы	340
Определение древесин	343
Литература к главе 11	345
Глава 12. Сосудистый камбий	351
Строение камбия	351
Сосудистый камбий содержит инициалы двух типов — веретенovidные и лучевые	351
Камбий может быть ярусным и неярусным	353
Образование вторичной ксилемы и вторичной флоэмы	354
Инициалы и их непосредственные производные	356
Изменения в ходе развития	359
Образование новых лучевых инициалей из веретенovidных инициалей или их сегментов представляет собой обычное явление	360
В камбии могут быть выделены домены	364
Сезонные изменения в ультраструктуре клеток камбия	365
Цитокинез веретенovidных клеток	369
Сезонная активность	371
Величина ежегодного прироста ксилемы обычно больше, чем флоэмы	372
Выраженная сезонность активности камбия может проявляться и во многих тропических регионах	375
Причинные связи активности камбия	377
Литература к главе 12	378
Глава 13. Флоэма: типы клеток и развитие	386
Типы клеток флоэмы	388
Членик ситовидной трубки покрытосеменных	389
В некоторых таксонах стенки члеников ситовидной трубки значительно утолщены	390
Ситовидные пластинки обычно возникают на поперечных стенках	393
Каллоза играет существенную роль в развитии ситовидных пор	394
К ранним индикаторам развития члеников ситовидной трубки относятся изменения структуры пластид и появление Ф-белка ..	396
Дегенерация ядра может происходить путем лизиса хроматина или пикнотической дегенерации	403
Клетки-спутницы	403
Механизм флоэмного транспорта у покрытосеменных	409
Листья — источники ассимилятов. Флоэма мелких жилок	413
В листьях двудольных присутствует несколько типов мелких жилок	414
Виды с мелкими жилками типа 1 со специализированными клетками-спутницами (клетками-посредниками) относятся к симпластическим загрузчикам	414
Виды с мелкими жилками типа 2 относятся к апопластическим загрузчикам	415
Накопление фотоассимилятов мелкими жилками в некоторых листьях может происходить без активного этапа	415

В некоторых мелких жилках содержатся клетки-спутницы нескольких типов	416
Метафлоэма мелких жилок в листовых пластинках злаков содержит два типа ситовидных трубок	416
Ситовидные клетки голосеменных	417
Стенки ситовидных клеток характеризуют как первичные	417
Каллоза не участвует в развитии ситовидных пор у голосеменных	417
Дифференцировка ситовидных клеток среди голосеменных различается незначительно	418
Клетки Страсбургера	420
Механизм флоэмного транспорта у голосеменных	421
Клетки паренхимы	421
Клетки склеренхимы	422
Продолжительность жизни ситовидных элементов	422
Направления специализации члеников ситовидных трубок.....	423
Ситовидные элементы споровых сосудистых растений.....	424
Первичная флоэма.....	424
Литература к главе 13.....	430
Глава 14. Флоэма: вторичная флоэма и разнообразие	
ее структуры	437
Флоэма хвойных	439
Флоэма покрытосеменных	444
Особенности расположения волокон могут иметь таксономическое значение	444
Членики ситовидных трубок вторичной флоэмы разнообразны по строению и особенностям распределения	444
Дифференциация вторичной флоэмы	448
Клетки склеренхимы во вторичной флоэме обычно подразделяются на волокна, склереиды и волокнистые склереиды.....	449
Проводящая флоэма составляет лишь небольшую часть внутренней коры.....	452
Непроводящая флоэма	454
Непроводящая флоэма структурно отличается от проводящей....	454
Дилатация (рост в ширину) — способ, которым флоэма приспосабливается к увеличению окружности побега вследствие вторичного роста	455
Литература к главе 14.....	456
Глава 15. Перидерма	458
Расположение перидермы	458
Свойства компонентов перидермы.....	460
Феллоген устроен относительно просто	460
Феллоген может образовывать несколько типов клеток феллемы	460
Толщина и состав феллодермы значительно варьируют	462
Развитие перидермы.....	464
Феллоген может возникать в различных местах	464
Феллоген закладывается благодаря делению клеток различных типов.....	465
Время возникновения первого и последующих слоев перидермы может быть различным	467
Морфология перидермы и ритидома	468
Полидерма	470
Защитная ткань у однодольных	470
Раневая перидерма	471
Чечевички	472
У древесных покрытосеменных встречаются три структурных типа чечевичек	473
Первые чечевички часто образуются под устьицами.....	474

Литература к главе 15.....	474
Глава 16. Внешние секреторные структуры	478
Солевые железки.....	480
Солевые пузырьки секретируют ионы в крупную центральную вакуоль	480
Некоторые железки секретируют соли непосредственно наружу	480
Гидатоды	482
Нектарники	484
Нектарники жимолости японской выделяют нектар из одноклеточных трихом	487
Нектарники абулитона полосатого выделяют нектар из многоклеточных трихом	487
Нектарники конских бобов выделяют нектар через устьица	489
Наиболее распространенные нектарные сахара — сахароза, глюкоза и фруктоза	490
Существуют структуры, промежуточные между нектарниками и гидатодами	491
Коллетеры	491
Осмофоры	493
Железистые волоски, секретирующие липофильные соединения	495
Развитие железистых волосков.....	496
Железистые структуры насекомоядных растений.....	497
Жгучие волоски	498
Литература к главе 16.....	499
Глава 17. Внутренние секреторные структуры	505
Внутренние секреторные клетки.....	505
Масляные клетки секретируют масла в масляную полость.....	506
Слизевые клетки запасают слизь между протопластом и целлюлозной клеточной стенкой	507
Таннин — наиболее заметное включение многих секреторных клеток	509
Секреторные полости и каналы	510
Наиболее известные секреторные каналы — смоляные ходы хвойных	510
Развитие секреторных полостей, по-видимому, происходит схизогенно	511
Секреторные ходы и полости могут возникать при повреждении	514
Каналы, содержащие кино, представляют собой особый тип травматических ходов	515
Млечники	516
По структуре млечники разделяют на два типа: членистые и нечленистые.....	516
Латекс различается по внешнему виду и составу.....	519
Членистые и нечленистые млечники, по-видимому, отличаются друг от друга цитологически.....	520
Млечники распространены по всему телу растения, что отражает их развитие	522
Главным промышленным источником каучука служит кора гевеи бразильской	527
Функции млечников не ясны	528
Литература к главе 17.....	529
Дополнительная литература	536
Указатель имен	554
Словарь терминов	574
Указатель терминов	593

Посвящается памяти Кэтрин Эзау, наставника и близкого друга

«В качестве признания ее выдающейся работы в сообществе американских биологов растений; за ее фундаментальные и прикладные новаторские исследования строения и развития растений, продолжавшиеся более шести десятилетий; за ее замечательную деятельность преподавателя как в учебной аудитории, так и посредством написанных ею книг; за поощрение и воодушевление, которое она дарила легиону юных честолюбивых биологов растений; за то, что она служила образцом женщины-ученого».

*Из речи президента США
при вручении Национальной медали науки США,
1989*



Кэтрин Эзау (1898–1997)

Предисловие

Прошло более 40 лет после выхода второго издания «Анатомии растений» К. Эзау. За это время объем биологических знаний невероятно увеличился. В 1965 г. электронную микроскопию только начали применять в изучении растений на клеточном уровне. С тех пор новые методы и технологии, особенно используемые в молекулярно-генетических исследованиях, сделали молекулярные основы жизни главным объектом внимания ученых. Прежние понятия и представления пересматриваются сейчас практически на всех уровнях, но часто без ясного понимания тех основ, на которых они строились.

Биолог вне зависимости от своей специализации не может позволить себе упускать из виду организм в целом, если ставит перед собой цель понять живую природу. Знание макроскопических аспектов строения — основа эффективного обучения и исследовательской работы при любой узкой специализации. Тем не менее в современном образовании продолжает усиливаться стремление к ограничению фактологических сведений и сокращению курсов анатомии и морфологии растений во многих высших учебных заведениях. Одно из последствий этого явления — неточное использование терминологии и некорректное применение зоологических терминов для растительных объектов. Поэтому легкодоступный источник основополагающей информации по строению растений представляется сейчас более востребованным, чем когда-либо.

В настоящее время изучение строения растений приобрело существенные преимущества благодаря новым доступным методам и технологиям. Многие анатомы растений эффективно участвуют в исследованиях общих принципов роста и морфологии на междисциплинарном уровне. В то же время специалисты в области сравнительной анатомии растений создают новые концепции взаимосвязи и эволюции растений и растительных тканей с помощью молекулярных

данных и кладистического анализа. Интеграция экологической и систематической анатомии растений позволяет более отчетливо представить движущие силы, приведшие к эволюционному разнообразию свойств листьев или древесины.

Всесторонние знания о структуре и развитии клеток и тканей необходимы для правильного понимания функций растения вне зависимости от того, какова эта функция — фотосинтез, перемещение воды и питательных веществ или поглощение воды и неорганических веществ корнями. Полноценное представление о воздействии патогенных организмов на растение также может быть получено только при наличии сведений о нормальном строении исследуемого растения. Такие садоводческие практики, как прививка, обрезка, вегетативное размножение и связанное с ним образование каллуса, заживление порезов, регенерация, развитие придаточных корней и почек, становятся более осознанными при знакомстве со структурными основами этих процессов.

Среди студентов и многих исследователей распространено убеждение, что об анатомии растений известно практически все. Это очень далеко от истины. Хотя изучение анатомии растений началось еще во второй половине XIX в., большая часть наших знаний о строении растений основана на сельскохозяйственных культурах умеренного пояса. Особенности строения субтропических и тропических растений часто трактуются как исключения или аномалии, а не в качестве приспособлений к иной окружающей среде. Учитывая огромное разнообразие видов тропических растений, еще очень многое предстоит выяснить относительно их строения и развития. К тому же, как в предисловии к первому изданию «Анатомии семенных растений»^{*} отметила доктор Эзау,

^{*} Esau, K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*, 2nd ed. Wiley, New York. (В переводе на русский язык: К. Эзау. *Анатомия семенных растений*. В 2 т. М.: Мир, 1980. — *Примеч. ред.*)

«...анатомия растений интересна сама по себе. Это благодарный опыт — следить за онтогенетическим и эволюционным развитием особенностей строения и постигать высокую степень сложности и поразительную упорядоченность устройства растения».

Главная цель этой книги — обеспечить прочную основу знаний о меристемах, клетках и тканях растения, принимая во внимание, что, за некоторыми исключениями, молекулярными исследованиями было мало что сделано для понимания их функции и развития. Так, в главе об апикальных меристемах, которые служили объектом пристального молекулярно-генетического исследования, представлен исторический обзор концепции апикальной организации, чтобы читатель мог составить представление, как развивалась эта концепция по мере появления более совершенной методологии. По сравнению с предыдущими двумя изданиями, главный акцент в книге сделан на структурно-функциональных взаимосвязях. Как и в предыдущих изданиях, основное внимание уделено покрытосеменным, но рассматриваются также некоторые особенности вегетативных частей голосеменных и высших споровых растений.

Наши дни — увлекательное время для биологов растений, что отчасти отражается в обширной научной литературе. Литература, ссылки на которую приводятся в этой книге, — лишь часть статей, прочитанных при подготовке третьего издания. Прежде всего это относится к молекулярно-генетической литературе, которая цитируется

особенно избирательно, чтобы сосредоточиться на анатомии. Множество публикаций, упомянутых во втором издании, было перечитано с целью сохранить преемственность между вторым и третьим изданиями. Значительная часть отобранных ссылок приведена, чтобы подкрепить описания и объяснения, а также приобщить заинтересованного читателя к более широкому кругу литературы. Без сомнения, некоторые относящиеся к теме публикации непреднамеренно упущены. Часть обзоров, книг и разделов книг со списками представляющей интерес литературы включены в библиографию, дополнительные ссылки приводятся в конце книги.

Эта книга первоначально планировалась для студентов, углубленно изучающих различные науки о растениях, ученых, занимающихся как молекулярными исследованиями, так и растительным организмом в целом, а также преподавателей анатомии растений. В то же время это попытка заинтересовать менее подготовленных студентов, представляя тему в привлекательном виде, сопровождая текст многочисленными иллюстрациями, объясняя и анализируя понятия и концепции по ходу изложения. Я надеюсь, что эта книга для многих послужит источником информации и побудительной причиной заняться исследованием строения и развития растений.

*Р. Ф. Э.,
Мэдисон, Висконсин,
июль 2006 г.*

Благодарности

Важная составляющая издания по анатомии растений — иллюстрации. Я признателен всем тем, кто любезно предоставил разнообразные иллюстрации для этой книги, а также тем, кто от лица издателей и научных журналов дал разрешение на воспроизведение опубликованных иллюстраций в той или иной форме. Иллюстрации, источник которых не указан в сопроводительных подписях, являются оригинальными. Множество рисунков взято из научных статей, написанных мной самостоятельно или в соавторстве с коллегами, включая моих студентов. Значительная часть превосходных иллюстраций — штриховые рисунки и микрофотографии — выполнены доктором Эзау. Некоторые рисунки представляют собой электронные изображения, мастерски созданные Кэндис Эллиот.

Приношу искреннюю благодарность Лоре и Мэри Эверт за посильную помощь в получении разрешений на публикацию иллюстраций.

Я признателен всем, кто не пожалел своего времени для рецензирования отдельных глав

рукописи: докторам Веронике Ангиалосси, Питеру Баасу, Себастьяну Беднареку, К. Э. Дж. Боте, Энн-Мари Катессон, Джудит Л. Кроксдейл, Найджелу Чаффи, Абраму Фану, Донне Фернандес, Питеру К. Хэлперу, Нелсу Р. Лерстену, Эдварду К. Мерриллу, Реджису Б. Миллеру, Томасу Л. Росту, Александру Шульцу, Л. Эндрю Стейлину, Дженнифер Торш и Джозефу Э. Варнеру. Двоих из рецензентов, Джудит Л. Кроксдейл, которая рецензировала главу 9 («Эпидерма»), и Джозефа Э. Варнера, который рецензировал главу 4 («Клеточная стенка»), уже нет в живых. Замечания рецензентов существенно улучшили книгу. Тем не менее ответственность за окончательное содержание книги, со всеми возможными упущениями и ошибками, лежит на мне.

Выражаю особую благодарность Сьюзан Э. Эйкхорн, без помощи которой переработка второго издания «Анатомии растений» К. Эзау была бы невозможна.

Литература

- ALEKSANDROV, V. G. 1966. *Anatomiia Rastenii (Anatomy of Plants)*, 4th ed. Izd. Vysshaia Shkola, Moscow.
- BAILEY, I. W. 1954. *Contributions to Plant Anatomy*. Chronica Botanica, Waltham, MA.
- BIEBL, R., and H. GERM. 1967. *Praktikum der Pflanzenanatomie*, 2nd ed. Springer-Verlag, Vienna.
- BIERHORST, D. W. 1971. *Morphology of Vascular Plants*. Macmillan, New York.
- BOLD, H. C. 1973. *Morphology of Plants*, 3rd ed. Harper and Row, New York.
- BOUREAU, E. 1954–1957. *Anatomie végétale: l'appareil végétatif des phanérogames*, 3 vols. Presses Universitaires de France, Paris.
- BOWES, B. G. 2000. *A Color Atlas of Plant Structure*. Iowa State University Press, Ames, IA.
- BOWMAN, J., ed. 1994. *Arabidopsis: An Atlas of Morphology and Development*. Springer-Verlag, New York.
- BRAUNE, W., A. LEMAN, and H. TAUBERT. 1971 (© 1970). *Pflanzenanatomisches Praktikum: zur Einführung in die Anatomie der Vegetationsorgane der höheren Pflanzen*, 2nd ed. Gustav Fischer, Stuttgart.
- BUCHANAN, B. B., W. GRUISSEM, and R. L. JONES, eds. 2000. *Biochemistry and Molecular Biology of Plants*. American Society of Plant Physiologists, Rockville, MD.
- CARLQUIST, S. 1961. *Comparative Plant Anatomy: A Guide to Taxonomic and Evolutionary Application of Anatomical Data in Angiosperms*. Holt, Rinehart and Winston, New York.
- CARLQUIST, S. 2001. *Comparative Wood Anatomy: Systematic, Ecological, and Evolutionary Aspects of Dicotyledon Wood*, 2nd ed. Springer-Verlag, Berlin.
- CHAFFEY, N. 2002. *Wood Formation in Trees: Cell and Molecular Biology Techniques*. Taylor and Francis, London.
- CUTLER, D. F. 1969. *Anatomy of the Monocotyledons*, vol. IV, Juncales. Clarendon Press, Oxford.
- CUTLER, D. F. 1978. *Applied Plant Anatomy*. Longman, London.
- CUTTER, E. G. 1971. *Plant Anatomy: Experiment and Interpretation*, part 2, *Organs*. Addison-Wesley, Reading, MA.
- CUTTER, E. G. 1978. *Plant Anatomy*, part 1, *Cells and Tissues*, 2nd ed. Addison-Wesley, Reading, MA.
- DAVIES, P. J., ed. 2004. *Plant Hormones: Biosynthesis, Signal Transduction, Action!*, 3rd ed. Kluwer Academic, Dordrecht.
- DE BARY, A. 1884. *Comparative Anatomy of the Vegetative Organs of the Phanerogams and Ferns*. Clarendon Press, Oxford.
- DICKISON, W. C. 2000. *Integrative Plant Anatomy*. Harcourt/Academic Press, San Diego.
- DIGGLE, P. K., and P. K. ENDRESS, eds. 1999. *Int. J. Plant Sci.* 160 (6, suppl.: *Development, Function, and Evolution of Symmetry in Plants*), S1–S166.
- EAMES, A. J. 1961. *Morphology of Vascular Plants: Lower Groups*. McGraw-Hill, New York.
- EAMES, A. J., and L. H. MACDANIELS. 1947. *An Introduction to Plant Anatomy*, 2nd ed. McGraw-Hill, New York.
- ESAU, K. 1965. *Plant Anatomy*, 2nd ed. Wiley, New York.
- ESAU, K. 1977. *Anatomy of Seed Plants*, 2nd ed. Wiley, New York.
- ESCHRICH, W. 1995. *Funktionelle Pflanzenanatomie*. Springer, Berlin.
- FAHN, A. 1990. *Plant Anatomy*, 4th ed. Pergamon Press, Oxford.
- GIFFORD, E. M., and A. S. FOSTER. 1989. *Morphology and Evolution of Vascular Plants*, 3rd ed. Freeman, New York.
- HABERLANDT, G. 1914. *Physiological Plant Anatomy*. Macmillan, London.

- Handbuch der Pflanzenanatomie (Encyclopedia of Plant Anatomy)*. 1922–1943; 1951–. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- HARTIG, R. 1891. *Lehrbuch der Anatomie und Physiologie der Pflanzen unter besonderer Berücksichtigung der Forstgewächse*. Springer, Berlin.
- HAYWARD, H. E. 1938. *The Structure of Economic Plants*. Macmillan, New York.
- HIGUCHI, T. 1997. *Biochemistry and Molecular Biology of Wood*. Springer, Berlin.
- HOWELL, S. H. 1998. *Molecular Genetics of Plant Development*. Cambridge University Press, Cambridge.
- HUBER, B. 1961. *Grundzüge der Pflanzenanatomie*. Springer-Verlag, Berlin.
- IQBAL, M., ed. 1995. *The Cambial Derivatives*. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- JANE, F. W. 1970. *The Structure of Wood*, 2nd ed. Adam and Charles Black, London.
- JEFFREY, E. C. 1917. *The Anatomy of Woody Plants*. University of Chicago Press, Chicago.
- JURZITZA, G. 1987. *Anatomie der Samenpflanzen*. Georg Thieme Verlag, Stuttgart.
- KAUSSMANN, B. 1963. *Pflanzenanatomie: unter besonderer Berücksichtigung der Kultur- und Nutzpflanzen*. Gustav Fischer, Jena.
- KAUSSMANN, B., and U. SCHIEWER. 1989. *Funktionelle Morphologie und Anatomie der Pflanzen*. Gustav Fischer, Stuttgart.
- LARSON, P. R. 1994. *The Vascular Cambium*. Development and Structure. Springer-Verlag, Berlin.
- MANSFIELD, W. 1916. *Histology of Medicinal Plants*. Wiley, New York.
- MAUSETH, J. D. 1988. *Plant Anatomy*. Benjamin/Cummings, Menlo Park, CA.
- METCALFE, C. R. 1960. *Anatomy of the Monocotyledons*, vol. I, *Gramineae*. Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C. R. 1971. *Anatomy of the Monocotyledons*, vol. V, *Cyperaceae*. Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C. R., and L. CHALK. 1950. *Anatomy of the Dicotyledons Leaves, Stems, and Wood in Relation to Taxonomy with Notes on Economic Uses*, 2 vols. Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C. R., and L. CHALK, eds. 1979. *Anatomy of the Dicotyledons*, 2nd ed., vol. I. *Systematic Anatomy of Leaf and Stem, with a Brief History of the Subject*. Clarendon Press, Oxford.
- METCALFE, C. R., and L. CHALK, eds. 1983. *Anatomy of the Dicotyledons*, 2nd ed., vol. II. *Wood Structure and Conclusion of the General Introduction*. Clarendon Press, Oxford.
- RAUH, W. 1950. *Morphologie der Nutzpflanzen*. Quelle und Meyer, Heidelberg.
- ROMBERGER, J. A. 1963. *Meristems, Growth, and Development in Woody Plants: An Analytical Review of Anatomical, Physiological, and Morphogenic Aspects*. Tech. Bull. No. 1293. USDA, Forest Service, Washington, DC.
- ROMBERGER, J. A., Z. HEJNOWICZ, and J. F. HILL. 1993. *Plant Structure: Function and Development: A Treatise on Anatomy and Vegetative Development, with Special Reference to Woody Plants*. Springer-Verlag, Berlin.
- RUDALL, P. 1992. *Anatomy of Flowering Plants: An Introduction to Structure and Development*, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- SACHS, J. 1875. *Text-Book of Botany, Morphological and Physiological*. Clarendon Press, Oxford.
- SINNOTT, E. W. 1960. *Plant Morphogenesis*. McGraw-Hill, New York.
- SOLEREDER, H. 1908. *Systematic Anatomy of the Dicotyledons: A Handbook for Laboratories of Pure and Applied Botany*, 2 vols. Clarendon Press, Oxford.
- SOLEREDER, H., and F. J. MEYER. 1928–1930, 1933. *Systematische Anatomie der Monokotyledonen*, No. 1 (*Pandales, Helobiae, Triuridales*), 1933; No. 3 (*Principes, Synanthes, Spathiflorae*), 1928; No. 4 (*Farinosae*), 1929; No. 6 (*Scitamineae, Microspermae*), 1930. Gebrüder Borntraeger, Berlin.
- SRIVASTAVA, L. M. 2002. *Plant Growth and Development: Hormones and Environment*. Academic Press, Amsterdam.
- STEEVES, T. A., and I. M. SUSSEX. 1989. *Patterns in Plant Development*, 2nd ed. Cambridge University Press, Cambridge.
- STRASBURGER, E. 1888–1909. *Histologische Beiträge*, nos. 1–7. Gustav Fischer, Jena.
- TOMLINSON, P. B. 1961. *Anatomy of the Monocotyledons*, vol. II. *Palmae*. Clarendon Press, Oxford.
- TOMLINSON, P. B. 1969. *Anatomy of the Monocotyledons*, vol. III. *Commelinales—Zingiberales*. Clarendon Press, Oxford.
- TROLL, W. 1954. *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*, vol. 1, Der vegetative Aufbau. Gustav Fischer, Jena.
- TROLL, W. 1957. *Praktische Einführung in die Pflanzenmorphologie*, vol. 2, Die blühende Pflanze. Gustav Fischer, Jena.
- WARDLAW, C. W. 1965. *Organization and Evolution in Plants*. Longmans, Green and Co., London.

Строение и развитие растения: общие сведения

Сложное многоклеточное тело семенного растения представляет собой результат длительной эволюционной специализации, в процессе которой происходил переход растений от водного образа жизни к наземному (Niklas, 1997). Более суровые условия, с которыми растение столкнулось в новой среде, привели к формированию морфологических и физиологических различий между разными частями тела растения, и эта специализация сопровождалась разделением функций. Анализ этой специализации ботаниками привел к разработке концепции **органов растения** (Troll, 1937; Arber, 1950). Сначала ботаники на основании визуального анализа выделяли множество различных органов, однако по мере того, как взаимоотношения между частями растения становились более понятными, число вегетативных органов было уменьшено до трех — **стебель, лист и корень** (Eames, 1936). В такой классификации стебель и лист обычно рассматриваются в составе одной морфологической и функциональной единицы — **побега**.

Исследователи эволюции растений пришли к заключению о том, что древнейшие сосудистые растения были чрезвычайно просто устроены, подобно девонской ринии (*Rhynia*), лишенной листьев и корней (Gifford and Foster, 1989; Kenrick and Crane, 1997). Если семенные растения возникли от риниеподобных растений, тело которых состояло из дихотомически ветвящихся осей без боковых органов, то лист, стебель и корень оказываются тесно связаны общностью происхождения (Stewart and Rothwell, 1993; Taylor and Taylor, 1993; Raven and Edwards, 2001). Общее происхождение этих органов оказывается особенно явным в их онтогенезе (индивидуальном развитии), так как они закладываются вместе в ходе развития зародыша от одноклеточной зиготы до многоклеточного организма. На апексе побега зачатки листа и стебля формируются как единое образование. Сформированные лист и стебель также оказыва-

ются связанными внешне и внутренне. Стебель и корень также образуют непрерывную структуру и имеют много сходных черт в форме, анатомии, функции и особенностях роста.

По мере роста зародыша и формирования проростка стебель и корень приобретают существенные различия в строении (рис. 1.1). Корень растет как более или менее разветвленный цилиндрический орган; стебель состоит из узлов и междоузлий, с узлами соединяются листья и боковые ответвления. Со временем растение переходит к репродуктивной фазе развития, и на побеге формируются соцветия и цветки (рис. 1.2). Цветок иногда называют органом, но классическая концепция рассматривает его как совокупность органов, гомологичную побегу. В рамках этой концепции части цветка — как фертильные (тычинки и плодолистики), так и стерильные (чашелистики и лепестки) — гомологичны листьям. Листья и части цветка предположительно возникли из систем ветвей, характерных для древних растений, которые не имели листьев и корней (Gifford and Foster, 1989).

Несмотря на то что разные части растения могут обладать общими признаками, расчленение тела растения на морфологические категории — стебель, лист, корень и цветок (если он имеется) — оправдано, поскольку позволяет оценить структурную и функциональную специализацию отдельных частей. Так, стебель служит для опоры и проведения, лист — для осуществления фотосинтеза, корень — для закрепления в грунте и всасывания. Однако такое разделение не следует доводить до крайности, при которой утрачивается представление о функциональном единстве растительного организма. Это единство наиболее очевидно при изучении растения в развитии: такой подход позволяет проследить постепенное формирование органов из эмбриона, сравнительно мало дифференцированного на ранних стадиях онтогенеза.

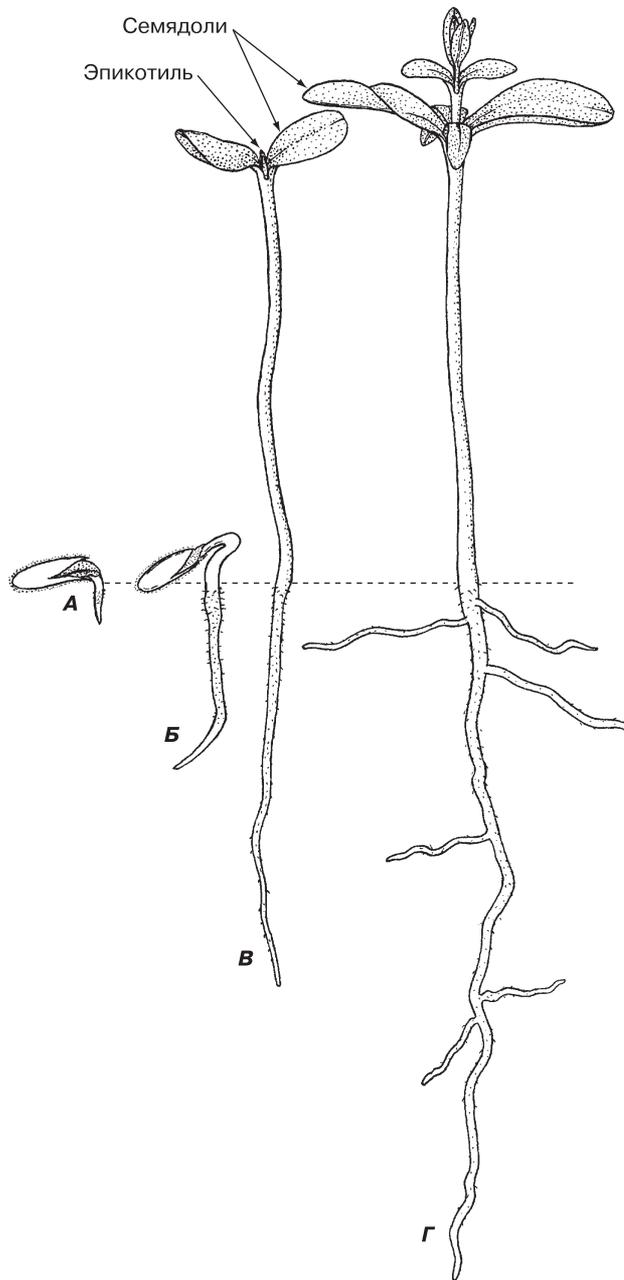


Рис. 1.1

Некоторые стадии развития проростка льна (*Linum usitatissimum*). А — прорастающее семя. Первая структура, нарушающая целостность семенной кожуры — корешок (ниже пунктирной линии). Б — удлиняющийся гипокотиль (над пунктирной линией) образует крючок, который затем выпрямится, вынося семядоли и апекс побега над поверхностью почвы. В — после выхода из почвы семядоли, которые у льна сохраняются примерно 30 дней, увеличиваются и утолщаются. Развивающийся эпикотиль (стеблевидная часть или ось над семядолями) становится виден между семядолями. Г — развивающийся эпикотиль дал начало нескольким настоящим листьям, а корешок — нескольким боковым корням. (Esau, 1977; рисунок Alva D. Grant.)

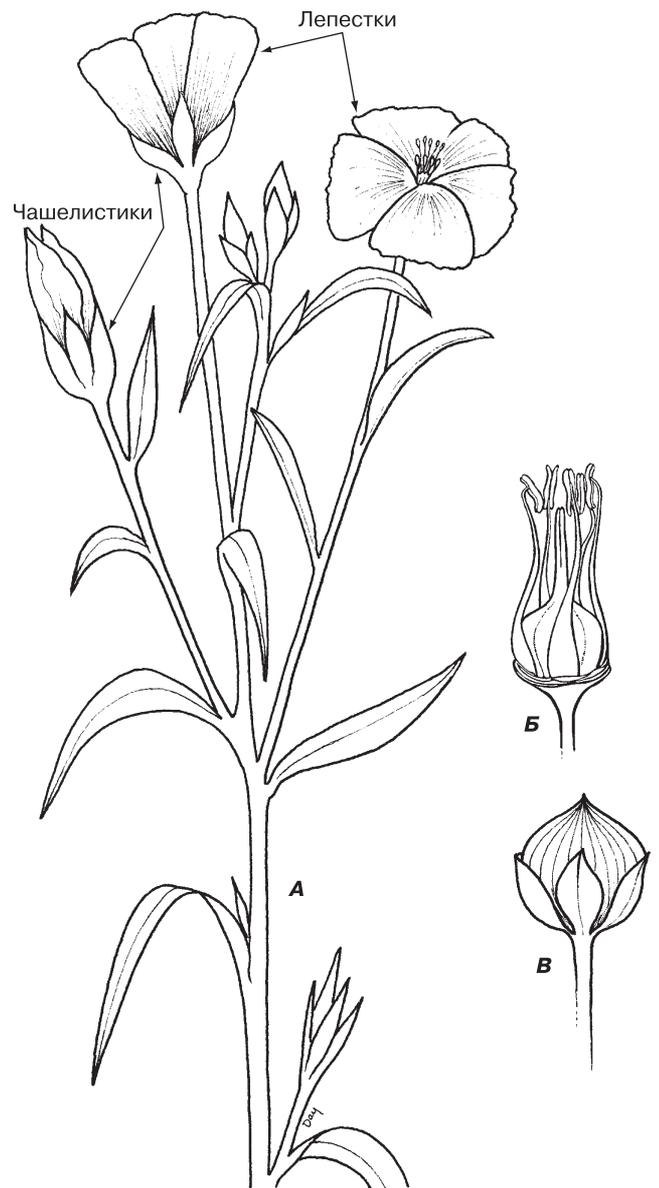


Рис. 1.2

Соцветие и цветки льна (*Linum usitatissimum*). А — соцветие (метелка) с цветками, в которых видны чашелистики и лепестки. Б — цветок с удаленными чашелистиками и лепестками; видны тычинки и гинецей. В цветках льна обычно содержатся пять фертильных тычинок. Гинецей состоит из пяти сросшихся плодолистиков с пятью свободными стилодиями и рыльцами. В — зрелый плод (коробочка) и остающиеся при плоде чашелистики. (Рисунок Alva D. Grant.)

ВНУТРЕННЯЯ ОРГАНИЗАЦИЯ РАСТЕНИЯ

Организм растения состоит из множества различных типов клеток, каждая из которых заключена в собственную клеточную оболочку и соединена с другими связующим межклеточным веществом. В этой общей массе определенные группы клеток различаются между собой структурой, функциями или и тем, и другим. Такие группы клеток называются **тканями**. Структурное разнообразие тканей основано на различиях в слагающих их клетках и способе их соединения друг с другом. Ткани относятся к **простым по составу**, если они состоят из одного типа клеток. Другие ткани, состоящие из более чем одного типа клеток, называют **сложными**.

Расположение тканей в растении в целом и в основных его органах определяет структурную и функциональную организацию растения. Ткани, проводящие воду и питательные вещества, — **проводящие ткани** — образуют целостную систему, пронизывающую каждый орган растения. Эти ткани соединяют одни части растения, в которых происходит поглощение воды из почвы и синтез питательных веществ, с другими, в которых происходит рост, развитие и откладываются запасные вещества. **Непроводящие ткани** также образуют целостную непрерывную систему, и их расположение отражает специфические для данного органа взаимосвязи (например, между запасанием и проведением) и специализированную функцию (например, опорную или запасную). Для того чтобы подчеркнуть целостность и непрерывность организации тканей, а также для выявления единства строения растительного организма, было предложено понятие **системы тканей** (Sachs, 1875; Haberlandt, 1914; Foster, 1949).

Хотя классификация клеток и тканей во многом произвольна, для упорядоченного описания структуры растения их необходимо относить к определенным категориям. Более того, если классификация основана на широких сравнительных исследованиях, в которых достоверно показаны и интерпретированы изменчивость и взаимосвязь свойств, то такая классификация ценна не только в описательных целях, но и для отражения естественной связи этих категорий.

Тело сосудистого растения состоит из трех систем тканей

В соответствии с классификацией Сакса (Sachs, 1875), основанной на топографической локализации тканей, тело сосудистого растения построено из трех систем тканей — покровной, проводящей (сосудистой) и основной. **Покровная система тканей** включает **эпидермис** (первичный наружный покров растительного организма) и **перидерму** — защитную ткань, которая замещает эпидермис, в основном у растений, для которых характерно

вторичное утолщение. **Проводящая система тканей** содержит проводящие ткани двух типов — **флоэму** (проводит питательные вещества) и **ксилему** (проводит воду). Эпидермис, перидерма, флоэма и ксилема представляют собой сложные ткани.

Система основных тканей включает простые ткани, которые, с одной стороны, образуют основную часть растения, а с другой — обладают той или иной степенью специализации. **Паренхима** представляет собой наиболее распространенную из основных тканей. Клетки паренхимы в типичном случае живые, способные к росту и делению. Модифицированная паренхима может быть найдена в различных секреторных структурах, которые входят в состав основной ткани в виде одиночных клеток или клеточных комплексов большего или меньшего размера. **Колленхима** — это ткань, состоящая из живых клеток с утолщенными стенками, сходная с паренхимой. Ее часто рассматривают как разновидность паренхимы, специализированную для опоры молодых органов. К основной ткани также относят высокоспециализированные механические элементы с утолщенными жесткими и зачастую лигнифицированными стенками. Они объединяются в плотные массивы (ткань **склеренхима**) или рассеяны поодиночке или в виде небольших групп склеренхимных клеток.

Стебель, лист и корень различаются главным образом относительным расположением проводящих и основных тканей

Различные ткани в теле растения распределяются в различных комбинациях, в зависимости от части растения или таксона либо от того и другого. В целом это распределение везде одинаково: проводящая ткань погружена в основную, а покровная ткань образует наружный покров. Принципиальные различия структуры стебля, листа и корня заключаются в расположении сосудистой и основной тканей друг относительно друга (рис. 1.3). Например, в стеблях двудольных растений проводящая ткань образует полый цилиндр, внутри которого заключена часть основной ткани (**сердцевина** или **медулла**), а другая часть расположена между проводящей и покровной тканями (**кора**) (рис. 1.3, Б, В; 1.4, А). Первичная проводящая ткань может иметь вид более или менее сплошного цилиндра внутри основной ткани или цилиндра, образованного отдельными тяжами (пучками), разделенными основной тканью. В стеблях большинства однодольных проводящие пучки образуют более одного кольца или рассеяны в основной ткани (рис. 1.4, Б). В последнем случае основная ткань часто не может быть четко подразделена на кортекс и сердцевину. В листе проводящая ткань образует систему **жилок**, пронизывающих **мезофилл** — основную

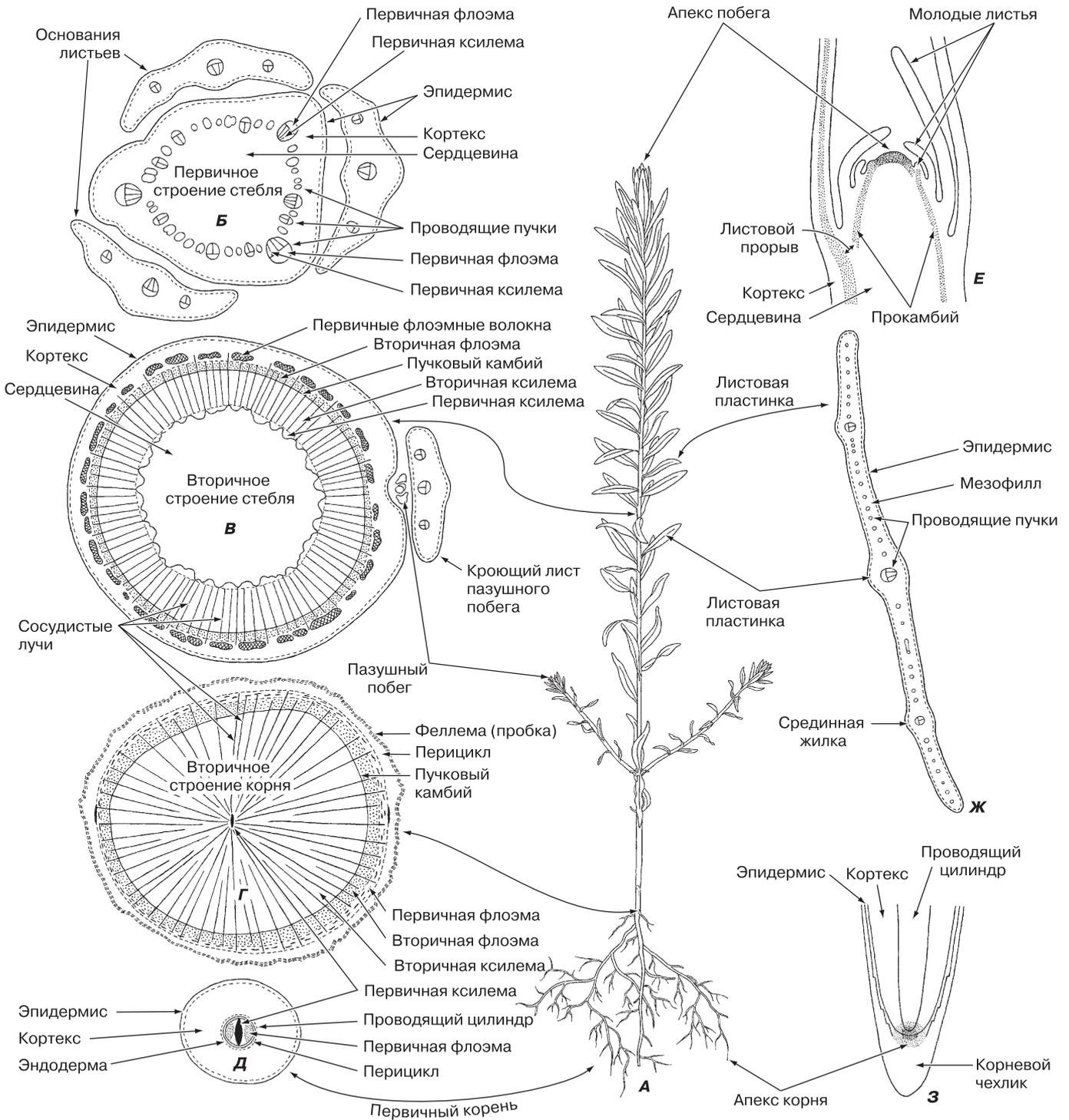


Рис. 1.3

Строение сосудистого растения. А — внешний вид льна (*Linum usitatissimum*) в вегетативной фазе. Поперечные срезы побега представлены на рисунках Б и В, корня — Г и Д. Е — продольный срез концевой части побега с апексом и развивающимися листьями. Ж — поперечный срез листовой пластинки. З — продольный срез терминальной части корня с апексом (защищен корневым чехликом) и расположенными более проксимально областями корня. (А — $\times 2/5$; Б, Д, Е и З — $\times 50$; В — $\times 32$; Г — $\times 7$, Ж — $\times 19$.) (А — рисунок R. H. Miller.)

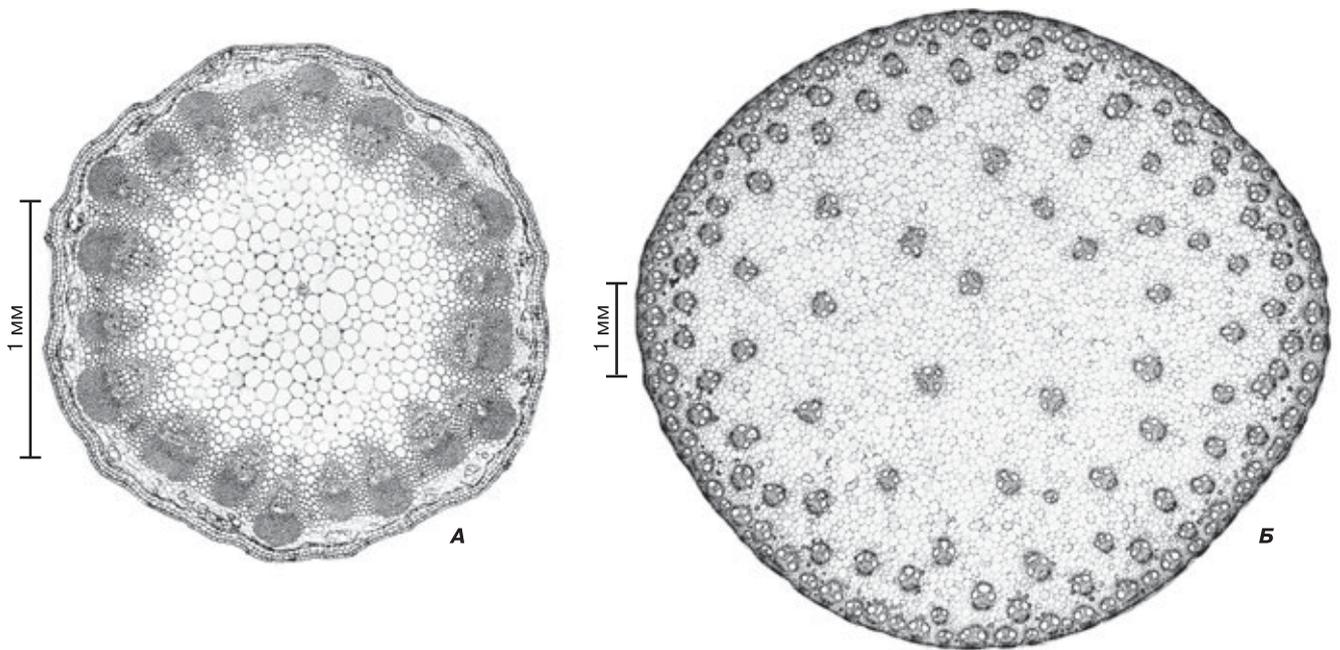


Рис. 1.4

Типы строения стебля сосудистого растения. *А* — поперечный срез стебля подсолнечника (*Helianthus*), двудольного растения с отдельными проводящими пучками, образующими одиночное кольцо вокруг сердцевины. *Б* — поперечный срез стебля кукурузы (*Zea*), однодольного растения с проводящими пучками, рассеянными в основной ткани. Пучки более многочисленны по периферии стебля. (Esau, 1977.)

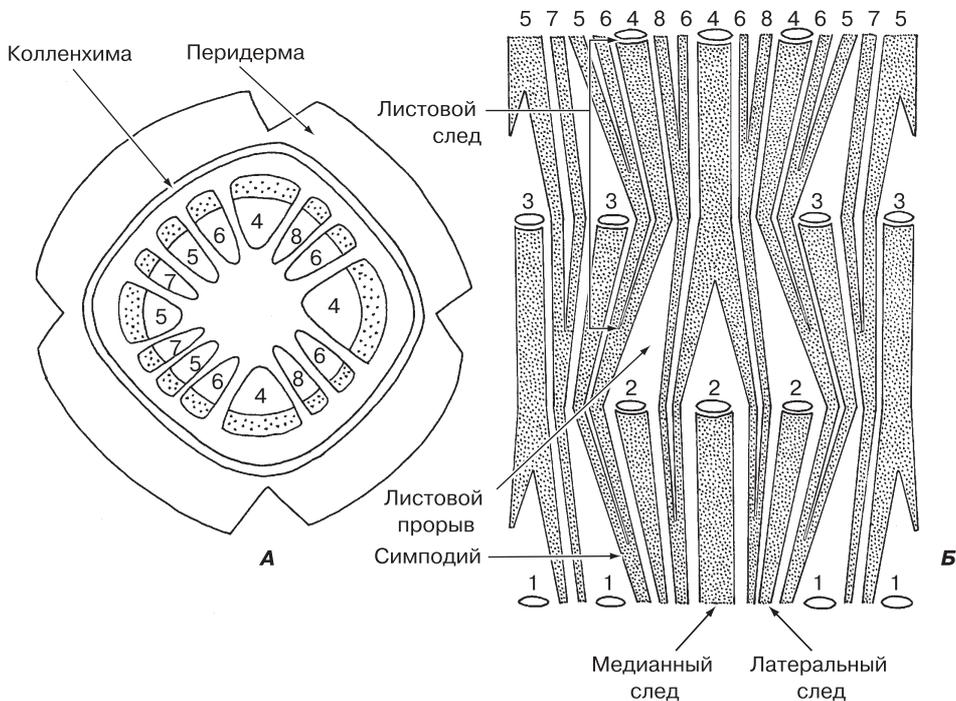


Рис. 1.5

Схема, иллюстрирующая строение первичной проводящей системы в стволе вяза (*Ulmus*), настоящего двудольного. *А* — поперечный срез побега, на котором показаны отдельные проводящие пучки вокруг сердцевины. *Б* — плоская развертка проводящего цилиндра, разрезанного вдоль листового следа 5. Поперечный срез (*А*) сделан на уровне верхней границы развертки *Б*. Номера на обоих рисунках соответствуют листовым следам. Три проводящих пучка (медианный и два латеральных) соединяют проводящие системы побега и ствола. Стеблевой пучок и связанные с ним пучки листового следа называют симподием. (Esau, 1977; Smithson, 1954, с разрешения Council of the Leeds Philosophical and Literary Society.)

ткань листа, предназначенную для осуществления фотосинтеза (рис. 1.3, Ж).

Характер распределения проводящих пучков в побеге отражает тесную взаимосвязь структуры и развития стебля и листьев. Термин «побег» служит не только общим обозначением для этих двух вегетативных органов, но и выражением их неразрывной физической и онтогенетической связи. В каждом узле один или несколько проводящих пучков отклоняются от тяжей в стебле и проникают в лист (или листья), прикрепляющийся к данному узлу, а затем продолжают в виде сосудистой сети листа (рис. 1.5). Пучки,

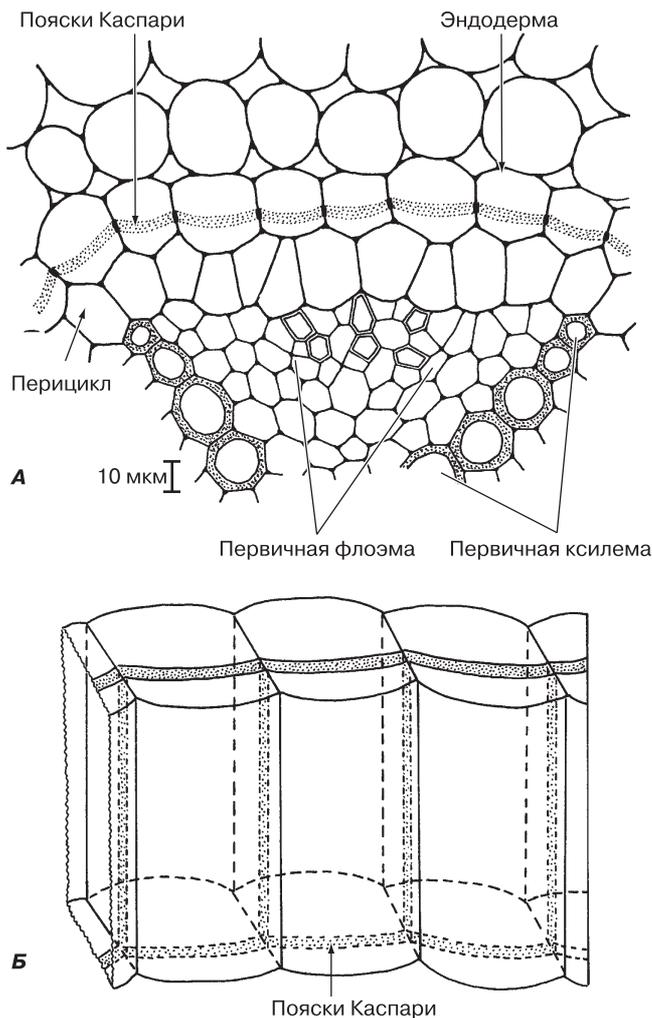


Рис. 1.6

Структура эндодермы. А — поперечный срез корня вьюнка (*Convolvulus arvensis*), на котором показано положение эндодермы по отношению к проводящему цилиндру, включающему перицикл, первичную ксилему и первичную флоэму. Эндодерма с поясками Каспари увеличена. Б — схематическое изображение трех смежных эндодермальных клеток, ориентированных так же, как и на схеме «А». Пояски Каспари расположены на поперечных и радиальных (то есть на всех антиклинальных) стенках, но не на тангентальных стенках. (Esau, 1977.)

отходящие от стебля к листьям, называют **листовым следом**, а просветы или участки основной ткани в проводящем цилиндре над местом отхождения пучков листового следа в листья называют **листовыми лакунами** (Raven et al., 2005) или **межпучковыми зонами** (Beck et al., 1982). Листовой след простирается от места своего соединения с пучком в стебле (**стеблевым** или **осевым пучком**) или с другим листовым следом до уровня, на котором он входит в лист (Beck et al., 1982).

По сравнению со стеблем, внутреннее строение корня обычно относительно простое и больше похоже на осевое строение предковых форм растений (Raven and Edwards, 2001). Его относительно простое строение в значительной степени связано с отсутствием листьев и, как следствие, узлов и междоузлий. Три системы тканей в первичном корне достаточно легко различить. В большинстве корней проводящая ткань образует сплошной цилиндр (1.3, Д), но в некоторых случаях она имеет вид полого цилиндра, заполненного сердцевинной. Проводящий цилиндр содержит сосудистые ткани и один или более слоев непроводящих клеток — **перицикл**, который у семенных растений возникает из той же части апекса корня, что и проводящие ткани. У большинства семенных растений боковые корни закладываются в перицикле. Морфологически дифференцированная **эндодерма** (наиболее глубокий и компактно организованный слой клеток в кортексе высших растений) в типичном случае окружает перицикл. В пределах всасывающей зоны корня эндодерма характеризуется наличием так называемых **поясков Каспари** — видоизменений антиклинальных стенок (радиальных и поперечных стенок, перпендикулярных поверхности корня) (рис. 1.6). Во многих корнях наружный слой клеток кортекса дифференцирован в **экзодерму**, которая также содержит пояски Каспари. Пояски Каспари представляют собой не просто утолщение, а видоизмененные участки клеточной стенки и межклеточного вещества, пропитанные суберином и иногда лигнином. Наличие этой гидрофобной области препятствует проникновению воды и растворенных веществ через эндодерму и экзодерму по антиклинальным стенкам (Lehmann et al., 2000).

ОБЗОР ТИПОВ КЛЕТОК И ТКАНЕЙ

Как уже было сказано в настоящей главе, разделение клеток и тканей на категории в определенной степени противоречит тому факту, что их структурные особенности варьируют и переходят одна в другую. Тем не менее в зависимости от расположения в организме растения клетки и ткани приобретают различные свойства. Одни клетки

претерпевают более существенные изменения в ходе специализации, чем другие. Таким образом, клетки оказываются специализированными в разной степени. Менее специализированные клетки сохраняют живые протопласты и способны изменять строение и функцию в течение жизни (таковы различные типы клеток паренхимы). Более специализированные клетки могут обладать утолщенной жесткой стенкой, лишены живых протопластов и, как следствие, не способны к структурным и функциональным изменениям (например, членики сосудов и различные клетки склеренхимы). Между этими двумя крайностями находятся клетки с различными уровнями метаболической активности и структурной и функциональной специализации. Классификация клеток и тканей призвана описать процессы дифференциации и образующееся в их результате разнообразие органов растения таким образом, чтобы позволить судить о степени сходства между родственными и неродственными систематическими категориями. Таким образом, появляется возможность описания онтогенетической и филогенетической специализации в сравнительном и систематическом аспектах.

В таблице 1.1 суммированы сведения об основных типах клеток и тканей семенных растений без специального внимания к проблеме структурных и функциональных эволюционных изменений признаков. Различные типы клеток и тканей, описанные в таблице, детально обсуждаются в главах 7–15 настоящего издания. Секреторные клетки (выделяющие различные секреты) не образуют четко оформленных тканей и потому не включены в таблицу. Они рассмотрены в главах 16 и 17.

Секреторные клетки встречаются в тканях в виде одиночных клеток или группами, а также в виде более или менее организованных структур на поверхности растения. Основные поверхностные выделительные структуры — железистые эпидермальные клетки, волоски, различные железки, такие как флоральные и экстрафлоральные нектарники. Главными поверхностными выделительными структурами служат железистые эпидермальные клетки, некоторые гидатоды и пищеварительные железки. Железки обычно дифференцированы на секреторные клетки, расположенные на поверхности, и несекреторные клетки, выполняющие вспомогательную функцию. К внутренним секреторным структурам относятся секреторные клетки, выстланные ими межклеточные полости или каналы (смоляные ходы, масляные ходы), а также вместилища, возникающие при разрушении секреторных клеток (например, масляные). К числу внутренних секреторных структур могут быть отнесены и млечники. Они могут состоять из одной клетки, часто разветвленной (нечленистые млечники), или групп клеток, объединенных за счет частичного

разрушения смежных стенок (членистые млечники). Млечники содержат жидкость, называемую латексом, которая часто богата каучуком. Клетки-млечники обычно многоядерные.

РАЗВИТИЕ РАСТЕНИЯ

Общий план строения растения закладывается в ходе эмбриогенеза

Высокоорганизованное тело семенного растения представляет собой спорофитную фазу жизненного цикла. Эта фаза начинается со слияния гамет с образованием **зиготы**, которая затем развивается в эмбрион в ходе процесса, называемого **эмбриогенезом** (рис. 1.7). В ходе эмбриогенеза устанавливается строение тела растения, состоящее из двух планов: апикально-базального (вдоль главной оси) и радиального (концентрически расположенных систем тканей). Эти два перекрывающихся плана строения формируются в процессе распределения клеток, и зародыш в целом принимает своеобразную, хотя и достаточно простую по сравнению с зрелым спорофитом, форму.

Начальные стадии эмбриогенеза в основном сходны у однодольных и двудольных. Образование эмбриона начинается с деления зиготы в пределах зародышевого мешка семязачатка. В типичном случае первое деление зиготы происходит поперечно и асимметрично по отношению к длинной оси клетки, плоскость деления совпадает с наименьшим измерением клетки (Kaplan and Cooke, 1997). В результате этого деления определяется **полярность** зародыша. Верхний полюс, состоящий из **апикальной клетки** меньшего размера (рис. 1.7, А), дает начало большей части зрелого зародыша. Нижний полюс, представляющий собой более крупную **базальную клетку** (рис. 1.7, А), формирует похожий на ножку **подвесок** (рис. 1.7, Б). Последний присоединяется к эмбриону в области микропиле — отверстия в семязачатке, через которое проникает пыльцевая трубка. В результате последовательных делений — более упорядоченных у одних растений (например, у арабидопсиса) (West and Harada, 1993) и менее упорядоченных у других (например, у кукурузы или хлопка) (Pollock and Jensen, 1964; Poethig et al., 1986) — эмбрион дифференцируется на две части: почти шарообразный **собственно зародыш** и подвесок. У некоторых покрытосеменных полярность устанавливается уже в яйцеклетке и зиготе, в которых ядро и большинство органелл цитоплазмы сосредоточены в верхней (халазальной) части клетки, а нижнюю (микропиллярную) часть занимает большая вакуоль.

Изначально собственно зародыш представляет собой массу сравнительно малодифференцированных клеток. Вскоре в результате делений

Таблица 1.1. Ткани и типы клеток (Raven et al., 2005)

Ткань	Тип клеток	Характеристика	Положение	Функция
Покровная	Эпидермис	Основные клетки; замыкающие клетки и клетки, образующие трихомы; склеренхимные клетки	Самый наружный слой клеток в первичном организме растения	Механическая защита; сокращение потери воды (кутикула); снабжение внутренних тканей воздухом через устьица
	Перидерма	Ткань пробки (феллема), пробковый камбий (феллоген) и феллодерма	Первая перидерма расположена непосредственно под эпидермисом; последующие слои — глубже под корой	Замещение эпидермиса как защитной ткани на корнях и стеблях; снабжение внутренних тканей воздухом через чечевички
Основная	Паренхима	Форма обычно многогранная, непостоянная. Клеточная стенка первичная или вторичная, может быть лигнифицированной, субернизированной или кутинизированной. Зрелые клетки живые	Повсеместно в теле растения.	Транспирация, усвоение питательных веществ, фотосинтез, запасающие, проведение, регенерация и заживление повреждений
	Колленхима	Форма удлинённая, клеточная стенка неравномерно утолщённая, только первичная, нелигнифицированная. Зрелые клетки живые	На периферии (под эпидермисом) молодых удлиняющихся побегов, часто образует цилиндр или тяжи, может располагаться вдоль жилок листьев	Опорная функция в первичном теле растения
	Склеренхима	Форма обычно значительно удлинённая, стенка первичная и вторичная, утолщённая, часто лигнифицированная. Часто (не всегда) зрелые клетки мертвые	Иногда в коротке стеблей, чаще ассоциированы с ксилемой и флоэмой; в листьях однодольных	Опорная, запасающая
	Склерейды	Форма различная, обычно короче волокон. Стенка первичная и вторичная, утолщённая, как правило, лигнифицированная. Зрелые клетки живые или мертвые	Повсеместно в теле растения	Механическая, защитная
Проводящая	Ксилема	Форма удлинённая, на концах сужающаяся, стенка первичная и вторичная, лигнифицированная, несёт более тонкие участки (но не отверстия). Зрелые клетки мертвые	Ксилема	Основной проводящий воду элемент у голосеменных и споровых сосудистых растений, также присутствует у покрытосеменных
	Членики сосудов	Форма удлинённая, обычно короче трахеид. Несколько члеников сосудов, соединённых конец к концу, образуют сосуд. Стенка первичная и вторичная, несёт более тонкие участки и отверстия. Зрелые клетки мертвые	Ксилема	Основной проводящий воду элемент у покрытосеменных

Классический учебник, продолжающий традиции и сохранивший фундаментальность подходов и подачи теоретических вопросов, заложенные К. Эзау. Перевод выполнен с полностью переработанного и дополненного 3-го издания, которое включает новые главы и отражает современные достижения науки. Освещены все аспекты анатомии растительных тканей, уделено внимание их функционированию и развитию. Издание снабжено множеством великолепных иллюстраций — как схем, так и микрофотографий, которые делают текст наглядным и доступным, превращая эту книгу в настоящий атлас.

Для студентов-биологов и преподавателей биологии, ботаников всех направлений.