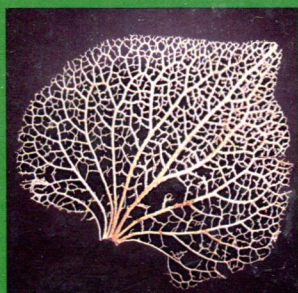


ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК



РЭЙ Ф. ЭВЕРТ

АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ

ЭЗАУ

МЕРИСТЕМЫ,
КЛЕТКИ И ТКАНИ РАСТЕНИЙ:
СТРОЕНИЕ, ФУНКЦИИ И РАЗВИТИЕ



ИЗДАТЕЛЬСТВО

БИНОМ



ЛУЧШИЙ ЗАРУБЕЖНЫЙ УЧЕБНИК

Рэй Ф. Эверт

АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ ЭЗАУ

МЕРИСТЕМЫ, КЛЕТКИ И ТКАНИ РАСТЕНИЙ: СТРОЕНИЕ, ФУНКЦИИ И РАЗВИТИЕ

Кэтрин Эзау, почетный профессор ботаники
и фитопатологии Висконсинского университета в Мэдисоне

При содействии Сьюзан Э. Эйкхорн,
Висконсинский университет, Мэдисон

Перевод 3-го английского издания
О. В. Аверчевой, М. А. Гречниковой, А. Г. Кулибабиной,
А. А. Синюшина

Под общей редакцией
канд. биол. наук А. В. Степановой



Москва
БИНОМ. Лаборатория знаний

Серия основана в 2006 г.

Эверт Р. Ф.

Э15 **Анатомия растений Эзау. Меристемы, клетки и ткани растений : строение, функции и развитие / Р. Ф. Эверт ; пер. с англ. под ред. канд. биол. наук А. В. Степановой. — М. : БИНОМ. Лаборатория знаний, 2016. — 600 с. : ил. — (Лучший зарубежный учебник).**

ISBN 978-5-9963-1572-7

Переиздание классической монографии К. Эзау «Анатомия растений», подготовленное, переработанное и дополненное современными данными Р. Эвертом. Книга содержит исчерпывающие сведения о строении, функциях и развитии клеток, тканей и органов растений. Текст сопровождается подробными иллюстрациями.

Книга предназначена для студентов и преподавателей биологических факультетов, научных работников ботанических и агрономических специальностей.

УДК 58
ББК 28.56

Учебное издание

Серия: «Лучший зарубежный учебник»

Эверт Рэй Франклин

АНАТОМИЯ РАСТЕНИЙ ЭЗАУ. МЕРИСТЕМЫ, КЛЕТКИ И ТКАНИ РАСТЕНИЙ
Строение, функции и развитие

Ведущий редактор канд. биол. наук *Н. А. Майсурян*. Редактор канд. биол. наук *Т. Е. Толстикова*

Обложка: *И. Е. Марев*. Художественный редактор *Н. А. Новак*

Технический редактор *Е. В. Денюкова*. Корректор *Е. Н. Клитина*

Компьютерная верстка: *Е. А. Голубова*

Подписано в печать 25.12.14. Формат 60×90/8.

Усл. печ. л. 75,00. Тираж 1000 экз. Заказ 314.

Издательство «БИНОМ. Лаборатория знаний»

125167, Москва, проезд Аэропорта, д. 3

Телефон: (499) 157-5272, e-mail: binom@Lbz.ru, http://www.Lbz.ru

При участии ООО Агентство печати «Столица»

www.apstolica.ru, e-mail: apstolica@bk.ru

Отпечатано в ОАО «Первая Образцовая типография»,

филиал «УЛЬЯНОВСКИЙ ДОМ ПЕЧАТИ». 432980, г. Ульяновск, ул. Гончарова, 14

© John Wiley & Sons, Inc., 2006
Все права защищены. Авторизованный перевод издания на английском языке, опубликованного John Wiley & Sons Limited. Ответственность за точность перевода полностью возложена на «БКЛ Паблшерс» («БИНОМ. Лаборатория знаний»), и John Wiley & Sons Limited не отвечает за него. Никакая часть данной книги не может быть воспроизведена в любой форме без письменного разрешения первоначального правообладателя, John Wiley & Sons Limited.

© БИНОМ. Лаборатория знаний, 2016

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
Исследование свойств апикальных инициалей	155
Апекс вегетативного побега	157
Для апексов побегов споровых софудистых 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 экстраксиллярные	217
Ксилемные и экстраксиллярные волокна могут быть септированными или желатинозными	219
Промышленные волокна подразделяют на мягкие и жесткие	221
Склерейды	221
На основании формы и размера склерейды могут быть подразделены на несколько групп	222
Склерейды, как и волокна, широко распространены в теле растения	222
Возникновение и развитие волокон и склерейд	226
Факторы, контролирующие развитие волокон и склерейд	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 вакуолизованы	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 запасаения	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: рассеяннососудистая 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 инициали двух типов — веретеновидные и лучевые	351
Камбий может быть ярусным и неярусным	353
Образование вторичной ксилемы и вторичной флоэмы	354
Инициали и их непосредственные производные	356
Изменения в ходе развития	359
Образование новых лучевых инициалей из веретеновидных инициалей или их сегментов представляет собой обычное явление	360
В камбии могут быть выделены домены	364
Сезонные изменения в ультраструктуре клеток камбия	365
Цитокinesis веретеновидных 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
Осмифоры	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