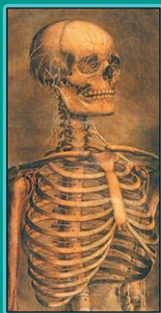




БИОЛОГИЯ



Ботаника. Зоология. Цитология



Анатомия и физиология человека



Эволюция и основы генетики



УДК 57(075.8)

ББК 28я73

Б 63

А. А. Каменский (раздел «Анатомия и физиология человека»)

доктор биологических наук,
профессор кафедры физиологии человека и животных
биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова

А. И. Ким (раздел «Генетика»)

доктор биологических наук, доцент кафедры генетики и селекции
биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова

Л. Л. Великанов (раздел «Эволюция»)

доктор биологических наук,
профессор кафедры микологии и альгологии
биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова

О. Д. Лопина (раздел «Цитология»)

доктор биологических наук,
старший научный сотрудник кафедры биохимии
биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова

С. А. Баландин (раздел «Ботаника»)

кандидат биологических наук, доцент кафедры геоботаники
биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова

М. А. Валовая (раздел «Зоология»)

кандидат биологических наук,
доцент кафедры зоологии беспозвоночных животных
биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова

Г. А. Белякова (раздел «Цитология»)

кандидат биологических наук,
доцент кафедры микологии и альгологии
биологического факультета МГУ им. М. В. Ломоносова

Б63

Биология / А. А. Каменский, А. И. Ким, Л. Л. Великанов и др. — М.: АСТ: СЛОВО, 2010. — 640 с. — (Высшее образование)

ISBN 978-5-17-067221-9 (АСТ)

ISBN 978-5-8123-0573-4 (СЛОВО)

Серия предназначена для студентов высших учебных заведений, а также абитуриентов. Книги этой серии написаны ведущими специалистами МГУ им. М. В. Ломоносова.

УДК 57(075.8)

ББК 28я73

ISBN 978-5-17-067221-9 (АСТ)

ISBN 978-5-8123-0573-4 (СЛОВО)

© ООО «Филологическое общество «СЛОВО»», 2010

© ООО «Филологическое общество «СЛОВО»», оформление, 2010

Оглавление

Глава 1. Ботаника	3
Ткани растений	3
Вегетативные органы высших растений	11
Общие сведения	11
Корень	13
Функции корня	13
Первичное строение корня	15
Вторичное строение корня	17
Корневые системы	18
Специализации и метаморфозы корней	19
Побег	21
Строение побега	21
Ветвление побега	22
Метаморфозы побега	24
Лист	27
Морфология листа	27
Анатомия листа	33
Стебель	35
Анатомия стебля	35
Систематика и биологическое разнообразие растений	42
Основные принципы систематики и номенклатуры	42
Размножение растений	44
Обзор биологического разнообразия	47
Водоросли	49
Грибы	57
Высшие растения	62
Класс Двудольные (Dicotyledones)	89
Подкласс Ранункулиды (Ranunculidae)	89
Подкласс Дилленииды (Dilleniidae)	91
Подкласс Розиды (Rosidae)	94
Подкласс Ламиды (Lamiidae)	100

Подкласс Астериды (Asteridae)	105
Класс Однодольные (Monocotyledones)	108
Подкласс Лилииды (Liliidae)	108
Растительные сообщества и экосистемы	117
Представление о биогеоценозе и экосистеме; основные компоненты экосистем	117
Консорции как структурно-функциональные единицы биоценозов	118
Представление о фитоценозе	119
Состав, или конституционная структура, сообществ ..	120
Количественные соотношения между видами	121
Ценотипы и их соотношения в растительном сообществе (различия в ценотической значимости видов)	123
Состав и структура ценопопуляций видов	124
Экобиоморфный состав сообщества, или спектр жизненных форм	125
Морфологическая структура фитоценозов	127
Вертикальная структура	127
Горизонтальная структура	128
Динамика сообществ. Сукцессии. Механизмы и причины сукцессий	129
Изменчивость фитоценозов	130
Смены фитоценозов во времени.	132
Взаимодействие растений в условиях совместного произрастания	134
Контактные взаимоотношения	134
Косвенные трансбиотические взаимоотношения	136
Косвенные трансбиотические взаимоотношения	137
Экологические факторы и окружающая среда	138
Классификация экологических факторов	138
Общие закономерности влияния экологических факторов	140
Взаимодействие экологических факторов	142
Лимитирующие факторы	142
Аутэкологический и синэкологический ареал и оптимум	143
Основа фитогеографии	144
Предмет и задачи географии растений и ее место в системе естественных наук	144
Основа фитоценологии	146
Основа флористической географии растений	149

Глава 2. Зоология	156
Клетка животного организма	156
Типы размножения и эмбриональное развитие животных	156
Размножение простейших	157
Размножение многоклеточных животных	158
Бесполое размножение	158
Половое размножение	158
Обоеполое размножение	159
Партеногенез	159
Половые и соматические клетки	160
Гаметогенез	163
Дробление яиц	166
Образование бластулы	167
Образование гастролы	167
Зародышевые листки	168
Ткани животных	169
Эктодерма и ее производные	169
Энтодерма и ее производные	169
Мезодерма и ее производные	170
Типы тканей животного организма	170
Эпителиальные ткани	170
Соединительная ткань	172
Мышечная ткань	174
Нервная ткань	176
Эволюция систем органов животных	177
Понятие об органе и системе органов	177
Покровы	178
Внутренний скелет	179
Мышечная система	180
Нервная система	181
Органы чувств	183
Пищеварительная система	185
Дыхательная система	186
Система кровообращения	188
Органы выделения	189
Органы размножения	190
Регуляция жизнедеятельности	190
Гомеостаз	192
Систематика и биологическое разнообразие животных ...	192
Принципы зоологической номенклатуры	192
Царство Простейшие (Protista)	194
Тип Sarcomastigophora	196
Тип Apicomplexa	205

Тип Инфузории, или Ресничные (Ciliophora)	207
Царство Животные (многоклеточные)	210
Тип Губки (Porifera)	210
Тип Кишечнополостные (Coelenterata)	212
Тип Гребневики (Ctenophora)	220
Раздел Билатеральные (Bilateria)	220
Тип Плоские черви (Plathelminthes)	220
Тип Немертины (Nemertini)	230
Тип Круглые, или Первичнополостные черви (Nemathelminthes)	232
Тип Скребни (Acanthocephala)	241
Тип Кольчатые черви (Annelida)	242
Тип Членистоногие (Arthropoda)	249
Подтип Жабродышащие (Branchiata)	252
Подтип Трахейные (Tracheata)	255
Подтип Трилобитообразные (Trilobitomorpha)	262
Подтип Хелицеровые (Chelicerata)	262
Тип Моллюски (Mollusca)	267
Подтип Боконервные (Amphineura)	269
Подтип Раковинные (Conchifera)	269
Тип Щупальцевые (Tenticulata)	275
Тип Иголокожие (Echinodermata)	277
Тип Полухордовые (Hemichordata)	283
Тип Погонофоры (Pogonophora)	285
Тип Хордовые (Chordata)	286
Подтип Оболочники (Tunicata)	287
Подтип Бесчерепные (Acrania)	290
Подтип Позвоночные (Vertebrata)	292
Глава 3. Анатомия и физиология человека	337
Ткани: строение и функции	338
Опорно-двигательная система	340
Скелет человека	340
Строение костей	341
Соединения костей в скелете	342
Отделы скелета	343
Мышцы человека	347
Поперечно-полосатые мышцы	348
Гладкие мышцы	353
Внутренняя среда организма	354
Функции и состав крови:	
плазма и форменные элементы	355
Группы крови	359

Свертывание крови	360
Лимфа	362
Иммунитет	362
Кровообращение	363
Сердце: его строение и функции	363
Электрокардиограмма	365
Регуляция деятельности сердца	366
Сосуды и круги кровообращения	368
Движение крови по сосудам	370
Лимфообращение	371
Дыхание	372
Строение органов дыхания	372
Дыхательные движения	375
Жизненная емкость легких	375
Обмен газов в легких и тканях	376
Регуляция дыхания	377
Пищеварение	378
Компоненты пищи	378
Функции и строение органов пищеварения	379
Пищеварение в ротовой полости	380
Пищеварение в желудке	381
Пищеварение в тонком кишечнике	382
Пищеварение в толстом кишечнике	384
Регуляция пищеварения	385
Обмен веществ	386
Обмен белков	387
Обмен углеводов	388
Обмен жиров	389
Обмен воды и минеральных солей	389
Витамины и их роль в организме	390
Выделение	393
Строение почек	393
Работа почек	395
Регуляция деятельности почек	396
Строение и функции кожи	397
Нервная система	399
Общее представление о деятельности нервной системы	399
Понятие о рефлексе	402
Отделы центральной нервной системы	403
Вегетативная нервная система	414
Органы чувств. Анализаторы	417
Зрительный анализатор	417

Слуховой анализатор	419
Вестибулярный анализатор	421
Тактильный анализатор. Осязание	422
Вкусовой анализатор	422
Обонятельный анализатор	423
Высшая нервная деятельность	423
Безусловные и условные рефлексы	424
Память	427
Эмоции	428
Бодрствование и сон	428
Сознание и мышление	429
Железы внутренней секреции	430
Гипофиз	432
Щитовидная железа	433
Паращитовидные железы	434
Поджелудочная железа	434
Надпочечники	435
Эпифиз	436
Тимус	436
Половые железы	436
Размножение и развитие	437
Мужская половая система	437
Женская половая система	438
Оплодотворение	440
Развитие человеческого зародыша	441
Глава 4. Цитология	443
Основные положения клеточной теории	443
Общая биология	443
Прокариотические (доядерные) клетки и эукариотические (ядерные) клетки	444
Строение прокариотической клетки	444
Строение эукариотической клетки	445
Ядро	445
Цитоплазма	448
Мембранные компоненты	449
Немембранные компоненты	456
Химический состав клетки	460
Неорганические вещества	460
Органические вещества клетки. Биополимеры	465
Белки	465
Нуклеиновые кислоты	473
Углеводы	476

Липиды	477
Обмен веществ и превращение энергии	480
Энергетический обмен	482
Пластический обмен	488
Биосинтез белков	493
Глава 5. Основы генетики	501
Предмет, задачи, объекты и методы генетики	501
Хромосомы. Кариотип. Митоз. Мейоз	502
Закономерности наследования	506
Закон расщепления в моногибридном скрещивании ..	508
Закон независимого наследования	
в дигибридном скрещивании	509
Взаимодействие генов	512
Условия выполнения законов наследования	513
Хромосомное определение пола	513
Сцепленное наследование и кроссинговер	516
Хромосомная теория наследственности	520
Репликация, транскрипция, трансляция	
наследственного материала	520
Генетический код	521
Изменчивость	523
Обратная генетика	526
Выделение гена	526
Генетика популяций	529
Основы селекции	530
Основные этапы развития генетики	533
Глава 6. Эволюция	535
Эволюционное учение	535
Додарвиновский период развития эволюционных	
идей в биологии	535
Предпосылки возникновения эволюционного	
учения	537
Создание эволюционной теории Ч.Дарвина	
и А.Уоллеса	539
Вид как этап эволюционного процесса	540
Критерии вида	541
Популяции	544
Движущие силы эволюции	545
Наследственность	545
Цитоплазматическая наследственность	546
Наследственная изменчивость	547

Генотипическая изменчивость	548
Геномные мутации	548
Хромосомные мутации	549
Генные, или точечные, мутации	550
Трансформация и трансдукция	550
Мутационная теория	551
Особенности наследования мутаций у разных групп организмов	552
Закон Харди и Вайнберга	553
Популяционные волны	554
Изоляция	555
Пространственная изоляция	556
Биологическая изоляция	556
Миграции	557
Естественный отбор	557
Формы естественного отбора	558
Стабилизирующий естественный отбор	558
Движущий отбор	559
Дизруптивный или разрывающий отбор	560
Борьба за существование	561
Межвидовая борьба	562
Внутривидовая борьба	562
Борьба с абиотическими факторами среды	563
Искусственный отбор	563
Адаптации организмов к условиям обитания	566
Морфологические адаптации	566
Покровительственная окраска	566
Маскировка	567
Предостерегающая или угрожающая окраска	567
Мимикрия	567
Физиологические адаптации	567
Биохимические адаптации	567
Поведенческие адаптации	568
Приспособления к периодическим факторам среды ..	568
Приспособления к экстремальным условиям обитания	568
Микроэволюция, или видообразование	569
Развитие органического мира. Макроэволюция	570
Доказательства эволюции органического мира	571
Цитологические доказательства	571
Морфологические доказательства	571
Палеонтологические доказательства	572
Эмбриологические доказательства	573

Доказательства биогеографии	574
Доказательства из области генетики и молекулярной биологии	574
Основные типы эволюционного процесса	575
Дивергенция	575
Конвергенция	575
Параллелизм	575
Филетическая эволюция	576
Закон гомологических рядов Н.И.Вавилова	576
Главные направления эволюции	577
Ароморфоз, или арогенез	577
Общая дегенерация, или катагенез	580
Идиоадаптации, или аллогенез	581
Биологический прогресс и регресс в эволюции	582
Соотношение различных направлений в эволюции	583
Правила эволюции	584
Скорость эволюционных процессов	585
Филогения и систематика как отражение эволюционных процессов	585
Механизмы и способы филогенетических изменений	586
Систематика как отражение эволюционных процессов	586
Происхождение и развитие жизни на Земле	588
Современные гипотезы о происхождении жизни	589
Абиогенный биосинтез органических соединений	590
Этап полимеризации органических мономеров	591
Формирование коацерватов	592
Появление биологических мембран	592
Возникновение пробионтов — первых самовоспроизводящихся организмов	593
Невозможность самозарождения жизни в современных условиях	593
Развитие жизни на Земле	594
Представления о геохронологической шкале	594
Основные этапы развития жизни на Земле	595
Алфавитный указатель	597

1

Ботаника

Ткани растений

Тканями называются группы клеток, сходные по происхождению, форме, строению и функциям.

По форме составляющих клеток различают ткани *паренхимные*, сложенные из изодиаметрических (с примерно равными внутренними диаметрами) клеток, и *прозенхимные*, которые состоят из удлинённых клеток, имеющих отличные друг от друга «длину» и «ширину».

Ткани обычно классифицируются по основной из выполняемых ими функций.

Образовательные ткани, или меристемы, обеспечивают непрерывающийся рост растений. Клетки меристем длительное время сохраняют способность к делению, не превращаясь в постоянные ткани. Клетки образовательных тканей тонкостенные, заполнены густой цитоплазмой, мелкие, значительную часть объёма клетки занимает ядро. У высших растений с первых стадий развития зародыша образуются *верхушечные (апикальные)* меристемы на верхушке стебля и на кончике корешка. По мере роста и ветвления на каждом боковом побеге и каждом боковом корне образуются свои верхушечные меристемы. Они обеспечивают рост растения в длину. В стеблях и корнях могут возникать *боковые (латеральные)* меристемы (*камбий*). У двудольных растений деление клеток камбия обеспечивает рост стеблей и корней в толщину. Из постоянных паренхимных тканей иногда возникает *вторичная меристема — феллоген* (пробковый камбий), формирующий покровную ткань — пробку.

У основания междоузлий стебля и у основания молодых растущих листьев расположена *вставочная (интеркалярная)* меристема. По окончании роста стеблевого участка или листа интеркалярная меристема перестаёт действовать, превращаясь в постоянные ткани.

При повреждении растений около пораненного места за счёт клеток постоянных тканей возникает *раневая (травматическая)* меристема, образующая защитную пробку или другие ткани.

В **ассимиляционных тканях** происходит фотосинтез. Ассимиляционные ткани располагаются в основном в листе и в стебле под эпидермисом, состоят из паренхимных тонкостенных клеток, содержащих хлоропласты.

В **запасющих тканях** откладываются запасные вещества. Эти ткани состоят из живых паренхимных клеток. У многолетних растений запасющие ткани имеются в стеблях, корнях, корневищах, клубнях, луковицах. Запасными веществами могут быть углеводы, белки и жиры.

Воздухоносная ткань (аэренхима) — ткань с очень большими межклетниками, основная функция которой — вентиляция. Системы межклетников связаны с внешней средой через отверстия в покровных тканях (устьица, чечевички). По межклетникам кислород из листьев, где он накапливается в результате фотосинтеза, может проникать до кончиков корней, что очень важно для болотных, водных и других растений, обитающих в условиях затрудненного газообмена.

Всасывающие ткани в основном представлены *ризодермой*. Это наружная однослойная ткань на молодых корнях. Через ризодерму в корень всасываются вода и растворенные в ней минеральные вещества. Основную массу воды и солей растение воспринимает через тот участок ризодермы на кончике корня, где развиты многочисленные корневые волоски. Есть и другие виды всасывающих тканей, возникающие в особых условиях существования растений (у паразитических, водных растений и др.).

Покровные ткани защищают высшие растения от высыхания, резких колебаний температуры, от избытка лучистой энергии, от механических повреждений, от избыточной инсоляции.

Листья и молодые стебли растения на первом году жизни покрыты слоем плотно сомкнутых клеток — *эпидермисом (кожицей)*. Клетки эпидермиса живые, содержат ядро, густую цитоплазму и мелкие лейкопласты. По мере роста клеток в них образуются вакуоли, нередко с растворенным в клеточном соке пигментом *антоцианом*, обуславливающим лилово-красное окрашивание листьев и стеблей.

Клетки эпидермиса имеют приспособления, препятствующие потере воды растением: наружные стенки их сильно утолщены и покрыты тонкой водонепроницаемой пленкой — *кутикулой (надкожицей)*. У некоторых растений поверх кутикулы бывает развит восковой налет. Иногда стенки эпидермальных клеток бывают пропитаны кремнеземом (хвощи, осоки, злаки). Нередко эпидермальные клетки образуют выросты — волоски, густым слоем покрывающие листья и стебли. Волоски могут быть очень разно-

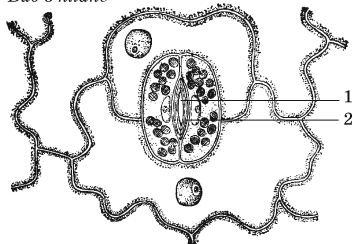
образны по величине и форме (нитевидные, ветвистые, звездчатые и др.). Если волоски заканчиваются вздутием и способны накапливать и выделять слизь, эфирные масла и пр., они называются железистыми.

Поступление воздуха внутрь растения, выделение кислорода и паров воды осуществляется особыми образованиями, имеющимися в эпидермисе — *устьицами*. Обычно у сухопутных растений устьица расположены на нижней стороне листа, у водных растений с плавающими листьями — на верхней. Каждое устьице состоит из пары бобовидных *замыкающих клеток* и *устьичной щели*, представляющей собой выраженный межклетник. В замыкающих клетках устьиц, в отличие от остальных клеток эпидермиса, всегда содержатся хлоропласты и активно проходит фотосинтез. Устьичная щель может расширяться и сужаться за счет изменения осмотического давления внутри замыкающих клеток (рис. 1).

Через открытые устьица проходит интенсивная диффузия водяного пара, кислорода и углекислого газа. При закрытых устьицах транспирация и газообмен резко сокращаются. У растений умеренного пояса количество устьиц колеблется в зависимости от вида растения и условий обитания от 100 до 700 на 1 мм² поверхности листа.

У многолетних наземных органов растений первичная покровная ткань (эпидермис) через некоторое время сменяется вторичной, более надежно защищающей растения, — пробкой (перидермой). Перидерма возникает в результате деятельности пробкового камбия (*феллогена*), закладывающегося под эпидермисом. Клетки феллогена при делении откладывают наружу слои клеток пробки, которая и выполняет защитные функции. Ряды кле-

Вид в плане



Вид в разрезе

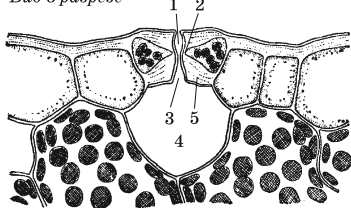


Рис. 1. Устьице и примыкающие к нему клетки в листе чабреца обыкновенного (*Thymus serpyllum*): 1 — передний дворик; 2 — центральная щель устьица; 3 — задний дворик; 4 — дыхательная полость; 5 — кутикула.

ток в пробке плотно примыкают друг к другу, межклетников в пробке нет. Феллоген откладывает внутрь слои клеток феллодермы, которая состоит из живых клеток и обеспечивает питание клеток феллогена.

По мере утолщения стебля и образования перидермы эпидермис сбрасывается и стебель из зеленого становится бурым. Стебли со сформировавшейся перидермой способны к перезимовыванию.

Для обеспечения газообмена внутренних тканей в пробке формируются так называемые чечевички. В чечевичках пробковые клетки и живые паренхимные клетки соединяются между собой рыхло. Газообмен осуществляется по межклетникам. Чечевички на молодых стеблях выглядят как небольшие бугорки.

У большинства древесных пород через несколько лет формируется третичная покровная ткань — корка. У *яблони* она возникает в 6–8 лет, у *сосны* — в 8–10, у *дуба* — в 25–30, у *граба* — в 50 лет. Корка образуется в результате многократного заложения новых слоев перидермы во все более глубоких слоях коры. По мере утолщения ствола и многократного заложения и деятельности феллогена периферийные мертвые ткани корки дают трещины и поверхность ствола деревьев становится неровной. Покрытые коркой стволы защищены от резких смен температуры, от низовых лесных пожаров, от повреждений животными.

Выделительные ткани накапливают или выделяют вещества, исключаящиеся из метаболизма. Внутренние выделительные ткани накапливают отбросы метаболизма внутри организма. Они состоят из отдельных разобщенных клеток среди клеток других тканей. Это так называемые идиобласты. В них накапливаются кристаллы щавелевокислого кальция, эфирные масла, дубильные вещества и др. В межклетниках могут образовываться вместилища выделений (например, у цитрусовых) и выделительные ходы (смоляные ходы хвойных, каналцы зонтичных и др.). Живые клетки, накапливающие в вакуолях млечный сок, называются млечниками. Млечный сок содержит смолы, каучук, эфирные масла, белковые соединения, алкалоиды.

Наружные выделительные ткани также многообразны. Железистые волоски, образующие опушение некоторых растений, выделяют наружу эфирные масла, соли и другие вещества. *Гидатоды* — это группы клеток, связанные с проводящими тканями листа и заканчивающиеся водяными устьицами, выделяют воду и растворенные в ней соли. К наружным выделительным тканям относятся нектарники, расположенные в цветках и выделяющие наружу сахаристую жидкость (нектар), которая привлекает на-

секомых-опылителей; а также пищеварительные железки хищных растений (у *росянки*, *росолиста*, *жирянки* и др.), выделяющие ферменты и кислоты, необходимые для переваривания тканей пойманных беспозвоночных животных.

Механические (арматурные) ткани выполняют опорную функцию. В молодых органах высших растений клеточные стенки и тургор обеспечивают достаточную прочность и определенную форму органа. Однако у наземных растений по мере их роста возникает необходимость в формировании специализированных механических тканей с утолщенными клеточными оболочками. В зависимости от формы клеток и способа утолщения их стенок различают три типа механических тканей: колленхиму, склеренхиму (волокна) и склереиды (каменистые клетки).

Колленхима — механическая ткань из живых клеток, обычно паренхимных или слегка вытянутых. Она встречается в черешках и пластинках листьев, в растущих частях стеблей. В зависимости от особенностей утолщения клеток различают уголковую и пластинчатую колленхимы. Наиболее распространена уголковая колленхима, которая характеризуется частичным утолщением стенок, по углам соприкасающихся друг с другом клеток. В целом в ткани создается своеобразная прочная арматура. Клеточные стенки в такой ткани состоят из клетчатки. В пластинчатой колленхиме частичные утолщения оболочек располагаются параллельными рядами.

Склеренхима сильно отличается от колленхимы. Она обычно состоит из прозенхимных (вытянутых) клеток, которые называют волокнами. Оболочки в них равномерно утолщены, часто одревесневают. Содержимое клеток отмирает, и механическую функцию выполняют утолщенные оболочки клеток ткани. Волокна, входящие в состав древесины, называют древесинными волокнами, или либриформом. Волокна, входящие в состав луба (флоэмы), называют лубяными волокнами. В текстильной промышленности используют лубяные недревесневающие волокна, состоящие из чистой клетчатки (*лён*).

Склереиды — это клетки с сильно утолщенными одревесневшими оболочками, не обладающие формой волокна. Из таких клеток состоит, например, скорлупа орехов, косточки сочных костянок и т.д. Каменистые клетки в мякоти плодов *груши* или *айвы* представляют собой паренхимные клетки с сильно утолщенными одревесневшими стенками.

Механические ткани создают прочный каркас тела растения, который наполняется упругой массой живых клеток. Механичес-

кая ткань в стебле располагается по периферии и увеличивает тем самым сопротивление изгибу, перелому. В корне механические элементы сосредоточены в основном в центре, что препятствует разрыву органа.

Проводящие ткани осуществляют функцию проведения воды и питательных веществ в тела растений. У растения есть два типа проводящих тканей: ксилема и флоэма. По ксилеме (древесине) осуществляется восходящий ток: передвижение воды и растворенных в ней минеральных веществ из корня ко всем органам растений. Ксилема — сложная ткань, состоящая из собственно проводящих элементов (сосудов или трахеид), определяющих характер ткани, а также из клеток, выполняющих механическую и запасающую функции.

Трахеиды — мертвые, вытянутые, иногда заостренные на концах клетки с ненарушенными первичными стенками. Через эти стенки (в окаймленных порах) путем фильтрации происходит проникновение воды из одной трахеиды в другую. Первичная оболочка трахеиды утолщается и одревесневает, неутолщенными остаются лишь многочисленные поры. Трахеиды характерны для древесины папоротниковидных и голосеменных, где они выполняют и проводящую, и механическую функции.

Наиболее совершенна проводящая система у цветковых растений. У них ксилема представлена более совершенными водопроводящими элементами — сосудами. Сосуд состоит из ряда члеников, в поперечных стенках которых образуются отверстия. Благодаря им осуществляется беспрепятственное движение растворов по длинной и узкой капилляроподобной трубке сосуда. Оболочки сосудов, как и у трахеид, неравномерно утолщены и пропитаны лигнином. Утолщения придают сосудам механическую прочность. Через неутолщенные участки сосудов (поры) растворы могут поступать и в горизонтальном направлении в соседние сосуды и клетки паренхимы. По характеру утолщения оболочек различают сосуды кольчатые, спиральные, лестничные и точечно-поровые (рис. 2). Вследствие того, что в регионах с сезонным климатом в весеннее время камбий откладывает в древесине трахеиды или сосуды с широкими просветами и относительно тонкой стенкой, а в осеннее время — с узкими просветами и более толстой стенкой, различаются так называемые годовичные кольца. Механические элементы древесины — либриформ — так же как и сосуды, эволюционно возникли из трахеид путем усиления механической, а не проводящей функции: у волокон либриформа развилась утолщенная вторичная оболочка и уменьшились число и размеры пор.

Нисходящий ток растворенных органических веществ, поступающих от листьев, осуществляет флоэма. В состав флоэмы входят ситовидные трубки, по которым происходит передвижение ассимилятов, клетки-спутницы, механические клетки (лубяные волокна), паренхимные клетки.

Ситовидные трубки состоят из цепочки живых клеток. Между смежными клетками (члениками) трубки расположены ситовидные пластинки, пронизанные отверстиями (перфорациями), через которые протопласты соседних члеников сообщаются цитоплазматическими тяжами. Ситовидная пластинка, таким образом, представляет собой поперечную стенку двух смежных клеток, составляющих ситовидную трубку. В клетках, образующих ситовидные трубки, как правило, отсутствуют ядра, но протопласты остаются живыми и активно проводят органические вещества. Около ситовидных трубок располагаются сопровождающие клетки, или клетки-спутницы. Они имеют ядра и цитоплазму с многочисленными митохондриями; в них происходит интенсивный обмен веществ. Членики ситовидных трубок и клетки-спутницы структурно и функционально тесно связаны между собой; ядра клеток-спутниц координируют функции цитоплазмы клеток ситовидных трубок.

Проводящие ткани вместе с волокнами механической ткани организованы в особые структуры — проводящие, или сосудисто-волокнистые пучки. Эти пучки пронизывают все органы растения, объединяясь в единую проводящую систему.

Сосудисто-волокнистые пучки различаются по расположению в них ксилемы и флоэмы друг относительно друга; различают концентрические, коллатеральные, биколлатеральные и радиальные пучки.

В *концентрических* пучках проводящая ткань одного рода окружает проводящую ткань другого рода: флоэма ксилему или ксилема флоэму.

В *коллатеральных* пучках ксилема и флоэма расположены бок о бок. В таких пучках область ксилемы чаще обращена к оси

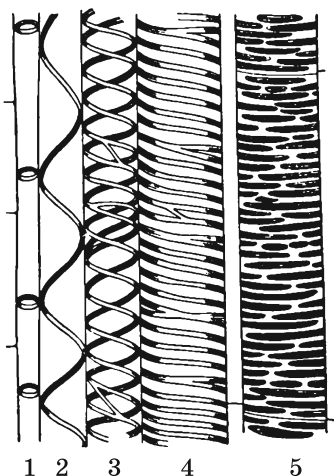


Рис. 2. Типы утолщения сосудов.
1 — кольчатое; 2–3 — спиральное;
4 — лестничное; 5 — пористое.

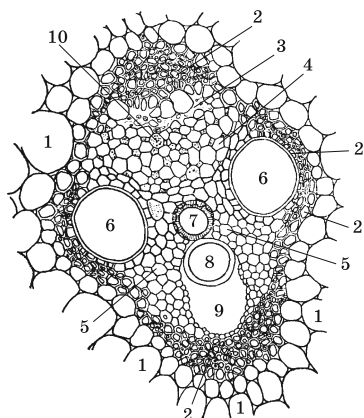


Рис. 3. Закрытый сосудисто-волокну́стый пучок на поперечном разрезе стебля кукурузы (*Zea mays*). 1 — основная паренхима стебля вокруг пучка; 2 — склеренхима; 3 — протофлоэма; 4 — флоэма; 5 — пучковая паренхима; 6–8 — сосуды ксилемы; 9 — воздушная полость; 10 — ситовидная пластинка.

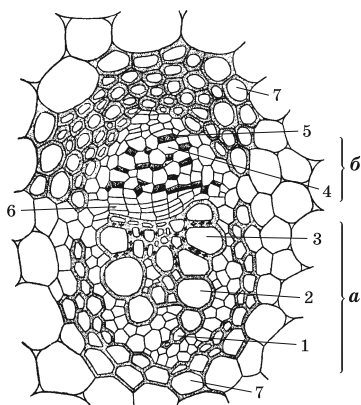


Рис. 4. Открытый коллатеральный проводящий пучок на поперечном разрезе стебля лютика ползучего (*Ranunculus repens*). а — ксилема, в ней: 1 — протоксилема; 2 — спиральные сосуды; 3 — пористые сосуды; б — флоэма, в ней: 4 — ситовидные трубки; 5 — сопровождающие клетки; 6 — камбий; 7 — склеренхима.

органа, а область флоэмы — к периферии. Такие пучки характерны для стеблей и листьев большинства современных растений.

В *биколлатеральных* пучках к ксилеме примыкают два тяжа флоэмы: один — ближе к оси органа, другой — ближе к наружной стороне.

Сложные радиальные пучки характерны для корней растений. В них ксилема расположена по радиусам органа, между ними находятся тяжи флоэмы.

Закрытыми называют такие сосудисто-волокну́стые пучки, в которых нет камбиальных клеток, и они не способны ко вторичному утолщению за счет образования новых клеток (рис. 3).

Открытые сосудисто-волокну́стые пучки имеют в своем составе помимо проводящих и механических элементов еще и камбиальную ткань. Пучковый камбий представляет собой один слой постоянно продольно делящихся клеток, которые развиваются в новые проводящие и механические элементы, обеспечивая тем самым вторичное утолщение пучков в частности и стебля в целом (рис. 4).

Вегетативные органы высших растений

Общие сведения

Орган — это часть растения, имеющая определенную внешнюю (морфологическую) и внутреннюю (анатомическую) структуру в соответствии с выполняемой ею функцией. Различают вегетативные и репродуктивные органы растения.

Основными вегетативными органами высших растений являются корень и побег (стебель с листьями). Они обеспечивают процессы питания, дыхания, проведения воды и растворенных в ней веществ, а также вегетативного размножения.

Репродуктивные органы (спороносные колоски, стробилы или шишки, цветок, плод, семя) выполняют функции, связанные с половым и бесполом размножением растений, и обеспечивают существование вида в целом, его воспроизводство и расселение. Характеристика этих органов будет дана при знакомстве с отделами высших растений.

Расчленение тела растений на органы, усложнение их строения происходило постепенно в процессе развития растительного мира. Тело первых наземных растений — риниофитов, или псилофитов, — не было расчленено на корень, стебель и листья, а было представлено системой ветвящихся осевых органов — теломов. По мере выхода растений на сушу и приспособления их к жизни в воздушной и почвенной средах происходило изменение теломов, что привело к формированию органов.

У водорослей, грибов и лишайников тело не дифференцировано на органы, а представлено талломом, или слоевищем весьма разнообразного облика.

При формировании органов обнаруживаются некоторые общие закономерности. При росте растения увеличиваются размеры и масса тела, происходит деление клеток и их растяжение в определенном направлении. Первая ступень любого новообразования — это ориентация клеточных структур в пространстве, т.е. *полярность*. У высших семенных растений полярность обнаруживается уже в зиготе и развивающемся зародыше, где формируются два зачаточных органа: побег с верхушечной почкой и корень. Передвижение многих веществ происходит по проводящим путям полярно, т.е. в определенном направлении.

Другая закономерность — *симметрия*. Она проявляется в расположении боковых частей по отношению к оси. Различают несколько типов симметрии: радиальная — можно провести две (и более) плоскости симметрии; билатеральная — только одну плос-

кость симметрии; при этом различают дорзальную (спинную) и вентральную (брюшную) стороны (например, листья, а также органы, растущие горизонтально, т.е. обладающие плагиотропным ростом). Побеги, растущие вертикально, — ортотропные — обладают радиальной симметрией.

В связи с приспособлением основных органов к новым определенным условиям происходит изменение их функций, что приводит к их видоизменениям, или *метаморфозам* (клубни, луковицы, колючки, почки, цветки и др.). В морфологии растений различают гомологичные и аналогичные органы. *Гомологичные* органы имеют одинаковое происхождение, но могут различаться по форме и по выполняемым функциям. *Аналогичные* органы выполняют одинаковые функции и имеют одинаковый внешний вид, но различны по своему происхождению.

Органам высших растений свойствен ориентированный рост (движение), который является реакцией на одностороннее действие внешних факторов (свет, сила тяжести, влажность). Рост осевых органов к свету определяется как положительный (побеги) и отрицательный (главный корень) *фототропизм*. Ориентированный рост осевых органов растения, вызванный односторонним действием силы земного притяжения, определяется как *геотропизм*. Положительный геотропизм корня вызывает его направленный рост к центру Земли, отрицательный геотропизм стебля — от центра.

Побег и корень в зачаточном виде имеются у зародыша, находящегося в зрелом семени. Зародышевый побег состоит из оси (зародышевого стебелька) и семядольных листьев, или *семядолей*. Число семядолей у зародыша семенных растений колеблется от 1 до 10–12.

На конце оси зародыша находится точка роста побега. Она образована меристемой и нередко имеет выпуклую поверхность. Это конус нарастания, или *апекс*. На верхушке побега (апексе) закладываются зачатки листьев в виде бугорков или валиков, следующих за семядолями. Обычно зачатки листьев растут быстрее, чем стебель, при этом молодые листочки прикрывают друг друга и точку роста, образуя почечку зародыша.

Часть оси, где находятся основания семядолей, называют *семядольным узлом*; остальной участок зародышевой оси, ниже семядолей, называют *гипокотилем*, или подсемядольным коленом. Его нижний конец переходит в зародышевый корешок, представленный пока только конусом нарастания.

При прорастании семени постепенно начинают разрастаться все органы зародыша. Из семени первым выходит зароды-

шевый корешок. Он укрепляет молодое растение в почве и начинает поглощать воду и растворенные в ней минеральные вещества, давая начало *главному корню*. Участок на границе между главным корнем и стеблем называется *корневой шейкой*. У большинства растений главный корень начинает ветвиться, при этом появляются *боковые корни* второго, третьего и более высоких порядков, что приводит к формированию корневой системы. На гипокотиле, на старых участках корня, на стебле, а иногда и на листьях довольно рано могут образовываться *придаточные корни*.

Почти одновременно из зародышевой почечки (апекса) развивается побег первого порядка, или главный побег, который также ветвится, образуя новые побеги второго, третьего и более высоких порядков, что приводит к формированию системы главного побега.

Что касается высших споровых побегов (плауны, хвощи, папоротники), их тело (спорофит) развивается из зиготы. Начальные этапы жизни спорофита проходят в тканях заростков (гаметофитов). Из зиготы развивается зародыш, состоящий из зачаточного побега и корневого полюса

Итак, тело любого высшего растения состоит из побеговой и (кроме моховидных) корневой систем, построенных из повторяющихся элементов структуры — побегов и корней.

Во всех органах высшего растения три системы тканей — покровная, проводящая и основная — непрерывно продолжают от органа к органу, отражая целостность растительного организма. Первая система образует наружный защитный покров растений; вторая, включающая флоэму и ксилему, погружена в систему основных тканей. Принципиальное различие строения корня, стебля и листа определяется различным распределением этих систем.

В ходе первичного роста, который начинается вблизи верхушек корней и стеблей, образуются первичные ткани, составляющие первичное тело растения. Первичная ксилема и первичная флоэма и связанные с ними паренхимные ткани образуют центральный цилиндр, или стелу, стебля и корня первичного тела растения. Существует несколько типов стел.

Корень

Функции корня

Корень — один из основных органов растения. Он выполняет функцию поглощения из почвы воды с растворенными в ней элементами минерального питания. Корень закрепляет и удерживает растение в почве. Кроме того, корни имеют метаболи-

ческое значение. В результате первичного синтеза в них образуются аминокислоты, ферменты, гормоны и др., которые быстро включаются в последующий биосинтез, происходящий в стебле и листьях растения. В корнях могут откладываться запасные питательные вещества.

Корень — осевой орган, имеющий радиально-симметричное анатомическое строение. Корень неопределенно долго нарастает в длину благодаря деятельности апикальной меристемы, нежные клетки которой почти всегда прикрыты *корневым чехликом*. В отличие от побега, корень характеризуется отсутствием листьев и, в силу этого, расчленения на узлы и междоузлия, а также наличием чехлика. Вся растущая часть корня не превышает 1 см (рис. 5).

Корневой чехлик длиной около 1 мм состоит из рыхлых тонкостенных клеток, которые постоянно заменяются новыми. У

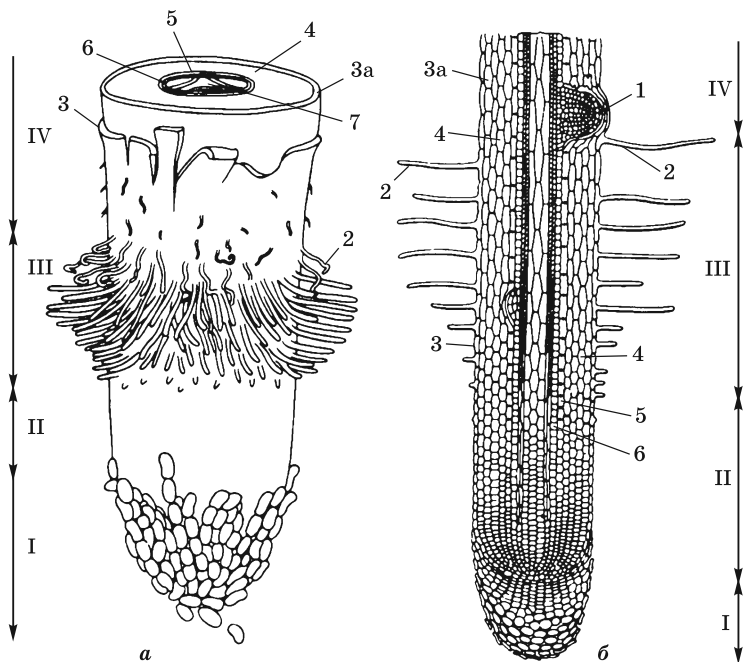


Рис. 5. Строение корня. *а* — внешний вид; *б* — продольный разрез; I — зона корневого чехлика; II — зоны деления и роста; III — зона всасывания; IV — зона проведения. 1 — начало роста бокового корня; 2 — корневые волоски; 3 — эпидермис; 4 — первичная кора; 5 — эндодерма; 6 — перicycle; 7 — центральный цилиндр.

растущего корня чехлик практически обновляется каждый день. Отслаивающиеся клетки образуют слизь, облегчающую продвижение кончика корня в почве. Функции корневого чехлика — защита точки роста и обеспечение корням положительного геотропизма, который особенно сильно выражен у главного корня.

К чехлику примыкает *зона деления* размером около 1 мм, состоявшая из клеток меристемы. Меристема в процессе митотических делений образует массу клеток, обеспечивая рост корня и пополняя клетки корневого чехлика.

За зоной деления следует *зона растяжения*. Здесь увеличивается длина корня в результате роста клеток и приобретения ими нормальной формы и размера. Протяженность зоны растяжения — несколько миллиметров.

За зоной растяжения располагается *зона всасывания*, или *поглощения*. В этой зоне клетки первичной покровной ткани корня — *эпидермы* — образуют многочисленные корневые волоски, которые всасывают почвенный раствор минеральных веществ. Зона поглощения имеет длину в несколько сантиметров, именно здесь корни всасывают основную массу воды и растворенных в ней солей. Эта зона, как и две предыдущие, постепенно передвигается, меняя свое место в почве с ростом корня. Корневые волоски по мере роста корня погибают, зона всасывания возникает на вновь вырастающем участке корня, и всасывание питательных веществ происходит из нового объема почвы. На месте прежней зоны поглощения формируется *зона проведения*.

Первичное строение корня

Первичное строение корня возникает в результате дифференциации меристемы апекса. В первичной структуре корня вблизи его кончика различают три слоя: наружный — *эпидерму*, средний — *первичную кору*, центральный осевой цилиндр — *стелу* (рис 6).

Внутренние ткани закономерно и в определенной последовательности возникают в зоне деления в апикальной меристеме. Здесь наблюдается четкое разделение на два отдела. Наружный отдел, происходящий от среднего слоя инициальных клеток, носит название *Периблемы*. Внутренний отдел происходит от верхнего слоя инициальных клеток и называется *Плеромой*.

Плерома дает начало стеле, при этом одни клетки превращаются в сосуды и трахеиды, другие — в ситовидные трубки, третьи — в клетки сердцевины и т.д. Клетки периблемы превраща-

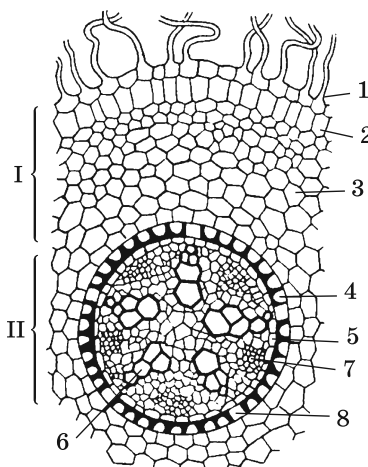


Рис. 6. Поперечный разрез через корень лука (первичное строение корня). I — первичная кора; II — центральный цилиндр; 1 — поглощающая ткань; 2 — экзодерма; 3 — мезодерма; 4 — эндодерма; 5 — перицикл; 6 — пучки флоэмы; 7 — пучки ксилемы; 8 — паренхима.

ются в первичную кору корня, состоящую из паренхимных клеток основной ткани.

Из наружного слоя клеток — *дерматогена* — на поверхности корня обособляется первичная покровная ткань — эпиблема, или ризодерма. Это однослойная ткань, достигающая полного развития в зоне поглощения. Сформированная ризодерма образует тончайшие многочисленные выросты — корневые волоски. Корневой волосок недолговечен и только в растущем состоянии активно поглощает воду и растворенные в ней вещества. Образование волосков способствует увеличению общей поверхности всасывающей зоны в 10 и более раз. Длина волоска не более 1 мм. Оболочка его очень тонка и состоит из целлюлозы и пектиновых веществ.

Возникшая из периблемы первичная кора состоит из живых тонкостенных паренхимных клеток и представлена тремя четко отличающимися друг от друга слоями: эндодермой, мезодермой и экзодермой.

Непосредственно к центральному цилиндру (стеле) прилегает внутренний слой первичной коры — *эндодерма*. Она состоит из одного ряда клеток, имеющих утолщения на радиальных стенках, так называемые пояски Каспари, которые перемежаются тонкостенными клетками — пропускными клетками. Эндодерма контролирует поступление веществ из коры в центральный цилиндр и обратно.

Кнаружи от эндодермы расположена *мезодерма* — средний слой первичной коры. Она состоит из рыхло расположенных клеток с системой межклетников, по которым идет интенсивный газообмен. В мезодерме происходит синтез и передвижение в другие ткани пластических веществ, накапливаются запасные вещества, располагается микориза.

Наружная часть первичной коры называется *экзодермой*. Она располагается непосредственно под ризодермой, а по мере отмира-