Г. П. Яковлев В. А. Челомбитько

БОТАНИКА



Г.П. Яковлев
В.А. Челомбитько

БОТАНИКА



Под редакцией И. В. Грушвицкого

Допущено Главным управлением
учебных заведений
Министерства здравоохранения СССР
в качестве учебника
для студентов фармацевтических институтов
и фармацевтических факультетов
медицинских институтов

Москва «Высшая школа» 1990

ББК 28.5
Я26

Рецензенты:

кафедра ботаники Харьковского фармацевтического института (зав. кафедрой проф. Н. М. Ткаченко); д-р биол. наук А. И. Шретер (Всесоюзный научно-исследовательский институт лекарственных растений)

Яковлев Г. П., Челомбитько В. А.

Я26 Ботаника: Учеб. для фармац. институтов и фармац. фак. мед. вузов/Под ред. И. В. Грушвицкого.— М.: Высш. шк., 1990.— 367 с.: ил.

ISBN 5-06-000084-2

Учебник написан на основе новой программы и включает материал по всем традиционным вопросам ботаники. С учетом современных данных составлены разделы, посвященные анатомии, морфологии, физиологии и размножению растений. В разделе «Систематика» в новой трактовке рассматриваются 3 царства: дробянки, грибы и растения. В разделе «Основы ботанической географии» обращено внимание на экологию, охрану редких и исчезающих растений.

Я $\frac{1906000000\,(4309000000)-029}{001(01)-90}$ 141—89

ББК 28.5
58

ISBN 5-06-000084-2

© Г. П. Яковлев, В. А. Челомбитько, 1990

Учебное издание

Яковлев Геннадий Павлович
Челомбитько Вячеслав Александрович

БОТАНИКА

Редактор *Н. А. Соколова*
Младшие редакторы *Е. В. Бурова, Е. И. Попова*
Художник *И. Д. Блынский*
Художественный редактор *Т. А. Коленкова*
Технический редактор *Т. Д. Гарина*
Корректор *С. К. Завьялова*

ИБ № 7557

Изд. № Е—576. Сдано в набор 12.01.89. Подп. в печать 27.09.89. Формат 70 × 100¹/₁₆. Бум. кн.-журн. имп. Гарнитура Таймс. Печать офсетная. Объем 29,9 усл. печ. л. 59,8 усл. кр.-отт. 33,83 уч.-изд. л. Тираж 63 000 экз. Зак. № 1926. Цена 1 р. 50 к.

Издательство «Высшая школа». 101430, Москва, ГСП-4, Неглинная ул., д. 29/14.

Ордена Октябрьской Революции, ордена Трудового Красного Знамени Ленинградское производственно-техническое объединение «Печатный Двор» имени А. М. Горького при Госкомпечати СССР. 197136, Ленинград, П-136, Чкаловский пр., 15.

ВВЕДЕНИЕ

Все окружающее нас существует в двух основных формах – живого и неживого. Положение промежуточных форм – вирусов – до настоящего времени спорно, но большинство специалистов относят их к живым организмам.

Жизнь представляет собой форму существования живого. Она зародилась спонтанно, т. е. самопроизвольно, как закономерный результат космических процессов и явилась завершением химической эволюции – естественного образования и накопления органических соединений. В самом общем смысле жизнь можно определить как активное поддержание и самовоспроизведение специфической структуры, идущее с затратой полученной извне энергии. Из этого определения непосредственно вытекает необходимость постоянной связи организма с окружающей средой, осуществляемой путем обмена веществом и энергией.

Проблема зарождения жизни и живого была и остается одной из главнейших проблем наряду с космологией и познанием тайн строения материи. Современная наука не располагает прямыми доказательствами того, как и где возникла жизнь. Существуют лишь косвенные свидетельства, полученные путем соответствующих модельных экспериментов, и данные из области палеонтологии, геологии, палеоклиматологии, астрономии, биохимии и т. д. Все эти свидетельства современной наукой оцениваются неоднозначно. Наиболее известны два основных взгляда на место и характер зарождения жизни. Суть первого сводится к абиогенному (т. е. вне организма) возникновению живого в условиях юной Земли. Теорию такого рода в 20-х годах нашего столетия выдвинули А. И. Опарин и Дж. Холдейн. Основы этой теории изложены в школьном курсе «Общей биологии». Этим взглядам наиболее соответствует мнение о том, что жизнь на Земле монофилетична, т. е. ведет начало от единого корня.

Согласно другим гипотезам местом возникновения жизни считается Космос, откуда зачатки живого могли быть занесены на нашу планету в составе метеоритов, комет или иным образом (метеоритная бомбардировка Земли закончилась около 4 млрд. лет назад). Такого рода гипотезы тесно связаны с идеей полифилетического, т. е. неоднократного, зарождения жизни и в свое время поддерживались создателем учения о биосфере В. И. Вернадским.

Возможность абиогенного синтеза органических соединений типа аминокислот, пуринов, пиримидинов, сахаров и т. д. в условиях восстановительной атмосферы древнейшей Земли в 50–60-х годах была подтверждена экспериментально, но в то же время органические, довольно сложные молекулы найдены в околозвездном пространстве и могли быть занесены на Землю из Космоса.

Однако сложность решения вопроса связана не с доказательствами возможностей синтеза органики на Земле или в Космосе, а с проблемой возникновения генетического кода. Иначе говоря, ключевой и до сего времени нерешенный вопрос состоит в том, каким образом органические молекулы организовались в системы, способные к самовоспроизведению. Никакими удовлетворительными экспериментальными доказательствами на этот счет наука пока не располагает.

НЕКОТОРЫЕ ПРИНЦИПЫ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

Живое характеризуется некоторыми типичными чертами. Главнейший признак живого — *дискретность*, т. е. существование в виде отдельных организмов (особь, индивидуум), причем каждый организм представляет собой открытую целостную систему, через которую, как явствует из определения жизни, проходят потоки вещества и энергии. Поэтому нередко говорят не просто о живом, но о живых системах.

Неотъемлемое свойство любой живой системы — *обмен веществ*, или *метаболизм*. Параллельно метаболизму в любом организме осуществляются постоянное превращение энергии и ее обмен.

Следующее главнейшее свойство живых организмов — *самовоспроизведение*, обеспечивающее непрерывность и преемственность жизни.

Живые организмы — самоорганизующиеся системы, т. е. способные к *саморегуляции*. Путем саморегуляции автоматически устанавливаются на определенном уровне те или иные физиологические процессы. С точки зрения термодинамики, все живые организмы являются открытыми системами, способными к любому обмену вещества и энергии. Без поступления энергии извне эти системы не могут существовать и поддерживать свою целостность.

Перечисленные основные свойства в конечном итоге определяют сложность живых систем, а также способность самостоятельно поддерживать и увеличивать относительно высокую степень упорядоченности в среде с меньшей упорядоченностью.

ХИМИЧЕСКИЙ СОСТАВ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Основу живого составляют два класса химических соединений — белки и нуклеиновые кислоты.

Белки ответственны прежде всего за обмен веществ и энергии в живой системе, т. е. за все реакции синтеза и распада, осуществляющиеся в любом организме от рождения и до смерти. *Нуклеиновые кислоты* обеспечивают способность живых систем к самовоспроизведению. Они — основа матрицы, удивительного «изобретения» природы. Матрица представляет своего рода чертеж, т. е. полный набор информации, на основе которого синтезируются видоспецифические молекулы белка.

Помимо белков и нуклеиновых кислот, в состав живых организмов входят *липиды* (жиры), *углеводы* и очень часто *аскорбиновая кислота*. Органические вещества других классов встречаются лишь в отдельных группах живых организмов.

В живых системах найдены многие химические элементы, присутствующие в окружающей среде, однако для жизни необходимо около 20 из них. Эти элементы получили название *биогенных*, поскольку постоянно входят в состав организмов и обеспечивают их жизнедеятельность. В среднем около 70% массы организмов составляет кислород, 18% — углерод, 10% — водород. Далее идут азот, кальций, калий, фосфор, магний, сера, хлор, натрий. Это так называемые универсальные биогенные элементы, присутствующие в клетках всех организмов, нередко называемые *макроэлементами*.

Часть элементов содержится в организмах в крайне низких концентрациях (не выше тысячных долей процента), но они также необходимы для нормальной жизнедеятельности (*микроэлементы*). Их функции и роль весьма разнообразны. Многие микроэлементы входят в состав ферментов, некоторые влияют на рост.

Присутствие в клетках целого ряда биогенных элементов зависит не только от особенностей организма, но и от состава среды, пищи, экологических условий, в частности от растворимости и концентрации солей в почвенном растворе. Резкая недостаточность или избыточность биогенных элементов приводит к ненормальному развитию организма или даже к его гибели. Добавки биогенных элементов в почву для создания их оптимальных концентраций широко используются в сельском хозяйстве.

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ И ЭНЕРГИИ

Обмен веществ, или *метаболизм*, — это совокупность протекающих в организмах химических превращений, обеспечи-

вающих их рост, развитие, жизнедеятельность, воспроизведение, постоянный контакт и обмен с окружающей средой. В ходе обмена веществ происходит расщепление и синтез молекул, входящих в состав клеток, образование, разрушение и обновление клеточных структур и межклеточного вещества.

Обмен веществ сводится к двум противоположным по своему характеру и одновременно взаимосвязанным процессам: *анаболизму* и *катаболизму*. Первый сводится к построению веществ тела в результате реакций синтеза с потреблением энергии, второй объединяет реакции распада с высвобождением энергии.

Процессы синтеза и распада белков, нуклеиновых кислот, липидов, углеводов и аскорбиновой кислоты получили название *первичного обмена*, или *первичного метаболизма*. Они свойственны всем живым существам и играют решающую роль в поддержании их жизнедеятельности. Образование и превращение прочих классов органических соединений относятся к *вторичному метаболизму*. Вторичный метаболизм наиболее обычен для растений, грибов и ряда *прокариот* (от греч. «про» — перед, «карион» — ядро), т. е. организмов, не имеющих морфологически оформленного ядра. Процессы вторичного метаболизма и сами вторичные метаболиты играют существенную адаптивную, т. е. приспособительную, роль прежде всего у организмов, лишенных способности к активному перемещению в пространстве.

Все организмы могут поддерживать свое существование и целостность, только получая энергию извне. Накапливается эта энергия прежде всего в виде энергии химических связей, причем наиболее энергоемкими оказываются жиры, углеводы, менее энергоемкими — белки. Первоначальный источник энергии для всего живого на Земле — энергия солнечной радиации, но способы использования ее живыми организмами различны. *Автотрофные организмы* (зеленые растения и часть прокариот) запасают энергию, синтезируя органические соединения из неорганических в процессе фотосинтеза или хемосинтеза. *Гетеротрофные организмы* (животные, грибы, часть прокариот) не могут создавать органические соединения непосредственно из неорганических. В качестве источника энергии они используют готовые органические вещества, созданные в процессе жизнедеятельности автотрофов.

Высвобождение энергии осуществляется в процессе распада органических соединений чаще всего с помощью двух процессов — *брожения* и *дыхания*.

ОНТОГЕНЕЗ И ЭВОЛЮЦИЯ

Индивидуальное развитие отдельного организма от зарождения до смерти получило название *онтогенеза*. Отдельные онтогенезы в цепи поколений складываются в единый последовательный процесс, называемый гологенезом. Совокупность онтогенезов, т. е. *гологенез*, лежит в основе эволюции. Под *эволюцией* подразумевается процесс необратимого исторического развития живой природы и отдельных его звеньев, ведущий к усложнению или упрощению организации живого. В эволюционном процессе принято различать микроэволюцию и макроэволюцию.

Под *микроэволюцией* подразумевают процессы видообразования, сопровождающиеся изменением генетического состава популяций, формированием адаптаций и т. д.

Макроэволюция — это образование таксонов выше ранга вида. Ход макроэволюции определяется микроэволюцией. Макроэволюция реализуется в *филогенезе*, т. е. в процессе исторического становления и развития отдельных видов и других систематических групп более высокого ранга (рис. 1). Как и вся эволюция, филогенез связан с онтогенезом и гологенезом. Этот процесс принято изображать графически в виде филогенетического древа (или филемы), показывающего возможные родственные связи между отдельными ветвями живого (или филами). Ход филогенеза чаще всего подчиняется определенным правилам, установленным эмпирически, называемым правилами эволюции.

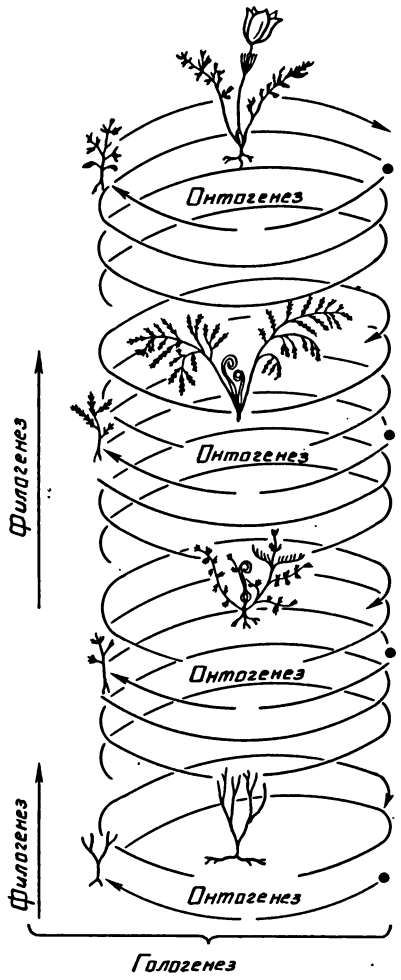


Рис. 1. Схема соотношения онтогенеза, гологенеза и филогенеза (пояснения терминов в тексте)

УРОВНИ ОРГАНИЗАЦИИ ЖИВОГО

Проявления жизни на Земле чрезвычайно многообразны. Достаточно указать, что в мире существует около 2—2,5 млн. видов организмов и около 500 млн. (согласно Д. Симпсону) видов вымерло в предшествующие геологические эпохи. Однако при всем, казалось бы, бесконечном многообразии живого можно выделить несколько разных уровней строения и изучения живого. Главнейшие *уровни строения живого: молекулярно-генетический, онтогенетический, популяционно-видовой и биогеоценотический.* На каждом уровне строения живое характеризуется специфическими элементарными структурами и элементарными явлениями.

В частности, на молекулярно-генетическом уровне гены представляют элементарные структуры, а элементарными явлениями можно считать их способность к конвариантной редупликации, т. е. самовоспроизведению с изменениями на основе матричного принципа, и к мутациям. На онтогенетическом уровне элементарной структурой живого следует считать особь, индивид, а элементарным явлением — онтогенез, т. е. развитие особи от зарождения до смерти. Основу популяционно-видового уровня представляет популяция, а процесс свободного скрещивания (панмиксии) — элементарное явление.

Наконец, биогеоценотический уровень жизни характеризуется элементарной структурой — биогеоценозом, а обмен веществ и энергии в нем — элементарное явление.

Для удобства изучения живого выделяют большее количество уровней: *молекулярный, клеточный, тканевой, органный, онтогенетический, популяционный, видовой, биогеоценотический, биосферный.*

Каждому уровню изучения живого соответствует особая биологическая наука, несколько биологических наук или раздел биологии. В частности, на молекулярно-генетическом уровне живые организмы исследуются молекулярной биологией и генетикой; на клеточном — цитологией; на тканевом и органном — анатомией и морфологией, а также физиологией; на онтогенетическом — морфологией и физиологией; на популяционном — популяционной генетикой; на видовом — систематикой и эволюционным учением; на биогеоценотическом — геоботаникой, экологией и биогеоценологией; на биосферном — биогеоценологией.

ЭТАПЫ ЭВОЛЮЦИИ ЖИВОГО

Исследования лунных пород показывают, что Земля и ее спутник сформировались как плотные тела около 4,6 млрд. лет назад. Этой цифрой датируется начало так называемого *гадейского эона* (надэры) (табл. 1). Геологические доказательства, подтверждающие существование жизни на Земле в это время, отсутствуют, но несомненно, что живое возникло или было занесено на нашу планету именно

Таблица 1. **Характеристика эонов (надэр)**

Эон (надэра)	Временные границы (млрд. лет назад)	Главные геологические и биологические события
Гадейский эон	4,6—3,9	Образование системы Земля—Луна; интенсивная метеоритная бомбардировка, завершившаяся около 4 млрд. лет назад; образование океанов около 4 млрд. лет назад; осадочные породы отсутствуют; ископаемых остатков жизни нет, но, возможно, шло накопление «органики» в водоемах, образование «первичного бульона»
Архейский эон	3,9—2,6	Образование древнейших континентов, активный тектонизм; восстановительная атмосфера; существование древних осадочных пород со строматолитами и микрофоссилиями — ископаемыми остатками живого; анаэробные сообщества архебактерий, прокариотических гетеротрофов и прокариот, способных к аноксигенному фотосинтезу
Протерозойский эон	2,6—0,6	Обильные осадочные породы с мощно развитыми строматолитами и микрофоссилиями; появление в начале Протерозоя оксифотобактерий и около 2 млрд. лет назад окислительной атмосферы; господство аэробных сообществ: первые 1,5 млрд. лет — цианобактериальных, позднее — альгобактериальных; около 1,8 млрд. лет назад появляются одноклеточные эукариоты; 0,95—0,7 млрд. лет назад — многоклеточные формы
Фанерозойский эон	0,6—0	Обильные ископаемые остатки всех групп живых организмов; строматолиты почти исчезают; разнообразные типы сообществ (см. табл. 2).

в гадее, поскольку в архейских отложениях в начале следующего эона уже встречаются разнообразные организмы. Предполагается также, что обогащение водоемов в конце гадея аминокислотами, пуриновыми и пиримидиновыми основаниями, сахарами и т. п. создало так называемый «первичный бульон», служивший источником питания древнейшим гетеротрофам. *Архейский эон*, или *архей*, охватывает период времени от 3900 до 2600 млн. лет тому назад. К этому времени относится возникновение древнейших осадочных пород (т. е. пород, образованных частицами, осаждавшимися из водной среды), часть которых сохранилась в районах Лимпопо (Африка), Исуа (Гренландия), Варавууна (Австралия), Алдана (Азия). Эти породы содержат либо биогенный углерод, связанный в своем происхождении с жизнедеятельностью организмов, либо строматолиты и микрофоссилии.

Строматолиты — кораллоподобные осадочные образования (карбонатные, реже кремниевые), представляющие собой продукты жизнедеятельности древнейших автотрофов. В протерозое они всегда связаны с цианобактериями, но их происхождение в архее не вполне ясно. *Микрофоссилии* — микроскопические включения в осадочные породы ископаемых микроорганизмов.

В архее все организмы относились к прокариотам. Часть из них, очевидно, была гетеротрофами-деструкторами (разрушителями), использовавшими органические вещества, растворенные в «первичном бульоне» и превращавшими их в процессе жизнедеятельности в простые соединения типа H_2O, CO_2 и NH_3. Другая часть микроорганизмов архея составила группу *продуцентов*, т. е. организмов, способных к осуществлению либо аноксигенного фотосинтеза (фотосинтеза без выделения кислорода), либо хемосинтеза.

На стадии аноксигенного фотосинтеза остались современные пурпурные и зеленые серные фотобактерии. Донором электронов в процессе фотосинтеза у них служил главным образом H_2S, а не H_2O. Микроорганизмы-продуценты могли уже фиксировать атмосферный азот.

Получение энергии у большинства архейских организмов осуществлялось путем брожения или специфического анаэробного дыхания, при котором источником кислорода, отсутствующего в атмосфере, служили сульфаты, нитриты, нитраты и т. д.

Древнейшие бактериальные биоценозы, т. е. сообщества живых организмов, включавшие только продуцентов и деструкторов, были похожи на пленки плесени (так называемые бактериальные маты), располагавшиеся на дне водоемов или в их прибрежной зоне. Оазисами жизни часто служили вулканические области, где на поверхность из литосферы поступали водород, сера и сероводород — основные доноры электронов. Геохимический цикл (круго-

ворот веществ), существовавший на планете до возникновения жизни и наиболее ярко проявлявшийся, очевидно, в циркуляции атмосферы, пополнился биогеохимическим циклом.

Биогеохимические циклы (круговорот веществ, связанный с организмами), совершавшиеся при помощи продуцентов — аноксигенных фотосинтетиков и деструкторов, были относительно простыми и осуществлялись главным образом в форме восстановленных соединений типа сероводорода, аммиака и т. п.

Положение существенно изменилось в *протерозойском эоне*, или *протерозое*. Протерозой начался примерно 2600 млн. и закончился 570 млн. лет тому назад. Ископаемые остатки и разнообразные следы жизни в осадочных породах этого времени довольно обычны. Строматолиты образуют мощные многометровые толщи и их существование в протерозое прямо связывают с жизнедеятельностью цианобактерий. Эта новая группа продуцентов появилась на арене жизни в самом начале протерозойского эона или даже в конце архея. Она обладала способностью к оксигенному фотосинтезу, т. е. могла использовать H_2O в качестве донора электронов, при этом свободный кислород выделялся в атмосферу. Появление цианобактерий привело поистине к революционным преобразованиям всей биосферы Земли. Анаэробный мир превратился в аэробный.

Концентрация кислорода в результате жизнедеятельности цианобактерий постепенно повышалась и примерно 2 млрд. лет назад достигла 1% от современного[1]. Атмосфера стала окислительной. Это послужило предпосылкой развития аэробного хемосинтеза и эволюционно самого молодого из процессов получения энергии — аэробного дыхания. Существенно изменяются и усложняются биогеохимические циклы. Накопление кислорода стало препятствием для циркуляции элементов в форме восстановленных соединений. Бактериальные архейские сообщества строгих анаэробов заменяются цианобактериальными сообществами (цианобактериальные маты), в которых главенствующую роль играют фотосинтезирующие прокариоты.

Изменение характера атмосферы оказалось главной предпосылкой появления строгих аэробов эукариот — этого важнейшего биологического события середины протерозоя. Первые эукариоты появились около 1,8 млрд. лет назад и были, по-видимому, планктонными, т. е. свободноплавающими организмами. Древние эукариотические организмы могли быть как гетеротрофами, так и автотрофами, пополнявшими две основные, ранее существовавшие экологические группы продуцентов и деструкторов. Длительное время в протерозое прокариоты и эукариоты существовали совместно в составе альгобактериальных сообществ (сообществ, где компонентами были эукариотические водоросли и бактерии), заменивших 1,4 млрд. лет назад цианобактериальные сообщества.

Происхождение эукариот объясняют различно. Традиционная точка зрения связывает их появление с постепенным усложнением структуры прокариотической клетки. Согласно другой теории, которая разделяется сейчас большинством биологов, эукариоты — это продукты внутриклеточного симбиоза каких-то безоболочечных анаэробных микроорганизмов с разными типами оксифотобактерий.

В конце протерозоя, очевидно, существовали многоклеточные растения и грибы, но их ископаемые остатки, по-видимому, не сохранились. Что касается древнейших многоклеточных животных, то они появились примерно 0,95 млрд. лет назад. С этого времени начинают исчезать строматолиты, а экологические системы Земли надстроились на одно промежуточное звено. В них, помимо продуцентов и деструкторов, включились *консументы*, т. е. потребители органического вещества живых организмов. Незадолго до начала четвертого эона — фанерозоя — уже существовала развитая система сообществ, в которых преобладали планктонные (свободноплавающие) и бентосные, т. е. донные, водоросли и многоклеточные растительноядные животные. Что касается роли цианобактерий и прочих прокариот в формировании основной массы биогеоценозов позднего протерозоя, то она, очевидно, была весьма скромной.

Фанерозойский эон, или *фанерозой* (надэра явной жизни), начался примерно 570 млн. лет тому назад и продолжается до настоящего момента. Породы фанерозоя изобилуют ископаемыми животными и растениями. Собственно само начало фанерозоя датируется по появлению в ископаемых остатках большого числа многоклеточных животных, имеющих внутренние или наружные скелеты.

Фанерозой принято делить на три эры: *палеозойскую*, или эру древней жизни, *мезозойскую* — эру средней жизни и *кайнозойскую* — эру новой жизни (табл. 2).

Особенность истории развития живых организмов в фанерозое состояла в том, что определенным группам животных соответствовали определенные группы растений. Это и понятно, поскольку основу для развития животных создавало процветание тех или иных растительных сообществ. Поэтому эволюция

[1] Существует гипотеза абиогенного происхождения кислорода в атмосфере протерозоя.

Таблица 2. **История развития жизни в Фанерозое**

Эры	Периоды и эпохи	Начало, млн. лет назад	Длительность, млн. лет	Растительный и животный мир
Кайнозойская, или Кайнозой	Четвертичный период	1,8–2	1,8–2	Состав флоры и фауны приближается к современным, формируются современные, климатически обусловленные растительные зоны
	Неоген, палеоген	67±3	65	Господство покрытосеменных, однако многочисленны некоторые ныне реликтовые хвойные (мамонтово дерево, болотный кипарис и т. д.). Расцвет млекопитающих
Мезозойская, или Мезозой	Мел (эпохи раннего и позднего мела)	137±5	70	В раннем мелу продолжают господствовать голосеменные, но архаичные формы, например беннеттиты и часть саговников, вымирают. Первые покрытосеменные появляются в раннем мелу, примерно 120 млн. лет назад, в позднем мелу покрытосеменные обильны, существуют как двудольные, так и однодольные. В раннем мелу животный мир является продолжением фауны юрского периода, в позднем мелу – начало расцвета млекопитающих
	Юра	195±5	58	Преобладают различные голосеменные (хвойные, гинкговые, отчасти саговники) и многие папоротники. Расцвет рептилий. Обычны гигантские ящеры. Появляются первые птицы
	Триас	230±5	35	Главнейшую роль в формировании растительного покрова играют голосеменные – саговники и беннеттиты, а также гинкговые и хвойные. Семенные папоротники вымирают. Появляются первые млекопитающие, но господствуют разнообразные рептилии
Палеозойская, или Палеозой	Пермь	285±10	55	В поздней перми начинается господство голосеменных: обычны саговники, архаичные хвойные, первые гинкговые. Вымирают древовидные хвощевидные и плауновидные, а из голосеменных – кордаиты. В ранней перми растительный мир является продолжением флоры карбона.
	Карбон	350±10	65	Обширны каменноугольные леса из папоротниковидных, плауновидных и хвощевидных. Обычны птеридоспермы, появляются саговники, кордаиты и хвойные. Господство рыб и амфибий
	Девон	405±10	55	В позднем девоне растительный покров составляют папоротниковидные, хвощевидные и плауновидные, древовидные формы которых образуют древнейшие леса. Архаичные представители этих групп возникли в среднем и раннем девоне. В конце девона появляются древнейшие голосеменные, в частности птеридоспермы. Риниофиты вымирают в позднем девоне. В раннем девоне они господствуют в растительном покрове. Животный мир – древние амфибии, бескрылые насекомые и рыбы
	Силур	440±10	35	В конце силура растения выходят на сушу. Появляются древнейшие риниофиты, возможно, существуют некоторые мхи. Господствуют морские беспозвоночные, возникают архаичные группы рыб
	Ордовик	500±15	70	Наземные растения неизвестны, разнообразие водорослей. Первые позвоночные
	Кембрий	570±15	70	Наземные растения неизвестны, разнообразие водорослей, расцвет морских беспозвоночных, позвоночные отсутствуют

растений всегда шла с некоторым опережением эволюции животных.

Древнейшие наземные растения – риниофиты – появились в конце силура, т. е. 410–420 млн. лет назад. Во второй половине девона – карбоне возникли все основные группы (таксоны) ныне живущих и вымерших растений, исключая покрытосеменные. Однако господствующими формами в течение всего палеозоя, начиная с середины девона, были различные споровые: хвощевидные, плауновидные и папоротники, древовидные формы которых нередко образовывали леса.

Голосеменные появились на Земле не позднее верхнего карбона, но их господство начинается с конца перми, т. е. около 220 млн. лет назад, и продолжается в течение почти всего мезозоя до середины мела. В нижнем мелу, примерно 120 млн. лет тому назад, появляются покрытосеменные, которые к середине верхнего мела занимают господствующее положение. Это положение они сохранили в течение всего кайнозоя вплоть до нашего времени.

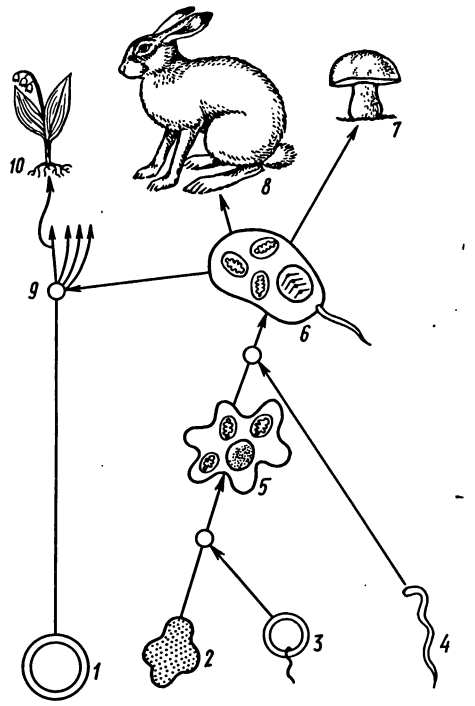


Рис. 2. Схема происхождения эукариотических клеток путем эндосимбиоза (по Маргелис, с изменениями):

1 – разные группы оксифотобактерий, обладающие различными пигментами, – предшественники хлоропластов, *2* – термоплазмы – термостойкие прокариоты, *3* – подвижные нефотосинтезирующие прокариоты – предшественники митохондрий, *4* – подвижные спирохеты или спироплазмы – предшественники ундулиподий, *5* – гетеротрофная амебоидная эукариотическая клетка, *6* – древнейшая эукариотическая подвижная клетка, обладающая ундулиподием, *7* – царство грибов, *8* – царство животных, *9* – зона нескольких предполагаемых симбиозов подвижной эукариотической клетки с различными группами оксифотобактерий; возникли различные линии эволюции растений, одна из них дала начало высшим растениям (*10*)

ТЕОРИЯ ЭНДОСИМБИОЗА (СИМБИОГЕНЕЗА)

Эта теория была выдвинута еще в конце XIX – начале XX в. Современный этап ее развития связан с работами американского биолога Линн Маргелис, которая объясняет происхождение эукариотической клетки. Предполагается, что эукариотическая клетка возникла в результате нескольких последовательных эндосимбиозов (симбиотического существования одной клетки внутри другой) каких-то безоболочечных анаэробных прокариот, способных к процессу брожения с различными прокариотическими аэробами. Согласно одному из вариантов теории клетки эукариоты сформировались в результате симбиоза между чрезвычайно далекими друг от друга видами прокариот: нуклеоцитоплазма образовалась из организмов-«хозяев», митохондрии – из бактерий, дышащих кислородом, пластиды эукариот – из разных групп бактерий, способных к оксигенному фотосинтезу.

Ундулиподии (жгутики эукариотических клеток) возникли из спирохет, прикреплявшихся к поверхности клетки-хозяина. Митотическое деление эукариотической клетки выработалось после того, как клетки-хозяева стали поглощать спирохеты и передвигать их части.

На первом этапе эндосимбиоза возникли различные одноклеточные эукариотические простейшие, которые в процессе эволюции дали начало многоклеточным эукариотам из царств грибов, растений и животных. Общая схема процесса эндосимбиоза показана на рис. 2.

МАКРОСИСТЕМЫ ЖИВЫХ ОРГАНИЗМОВ

Со времени К. Линнея (XVIII в.) в науке господствовала система двух царств: растений (Vegetabilia, или Plantae) и животных (Animalia). Однако открытие в XX в. ряда важных различий в метаболизме и ультраструктуре клетки у разных групп организмов побудило биологов изменить устоявшийся взгляд. Начиная с середины 50-х годов широко обсуждаются другие возможные системы

(Р. Уиттейкер, Г. Кёртис, Ч. Джефри, Е. Додсон, А. Тахтаджян, Я. Старобогатов). Количество выделяемых царств в этих системах колеблется от трех до десяти. В основу деления живого на царства положены способы питания, особенности ультраструктуры митохондрий и пластид и другие принципы.

В учебнике принята макросистема, т. е. система крупных единиц живого, близкая к предложенной в 1973 г. отечественным ботаником-эволюционистом А. Л. Тахтаджяном, с учетом новейших открытий. Ниже приведен краткий перечень крупнейших систематических групп, позволяющий представить значимость и положение в общей системе живого изучаемых таксонов. Упрощенная схема филогенетических (родственных) отношений между основными группами живых организмов показана на рис. 3.

I. **Надцарство доядерные (предъядерные) — Procaryota** (организмы, не имеющие морфологически оформленного ядра).

Только одно царство дробянки — Mychota, включающее три подцарства: архебактерии, настоящие бактерии и оксифотобактерии.

1. Подцарство архебактерии — Archaebacteria, или Archaebacteriobionta. Сюда относятся главным образом метансинтезирующие бактерии, для анаэробного дыхания использующие как акцептор электронов преимущественно CO_2 и восстанавливающие его до CH_4.

2. Подцарство настоящие бактерии — Bacteria, или Bacteriobionta. Это различные группы анаэробных и аэробных гетеротрофных, реже автотрофных прокариот способных к анаэробному фотосинтезу.

3. Подцарство оксифотобактерии — Oxyphotobacteria, или Oxyphotobacteriobionta.

Автотрофные прокариоты, способные к аэробному фотосинтезу. К ним относятся цианобактерии и хлороксибактерии.

II. **Надцарство настоящие ядерные организмы — Eucaryota** (организмы, имеющие морфологически оформленное ядро).

Надцарство объединяет три царства: животные, грибы и растения.

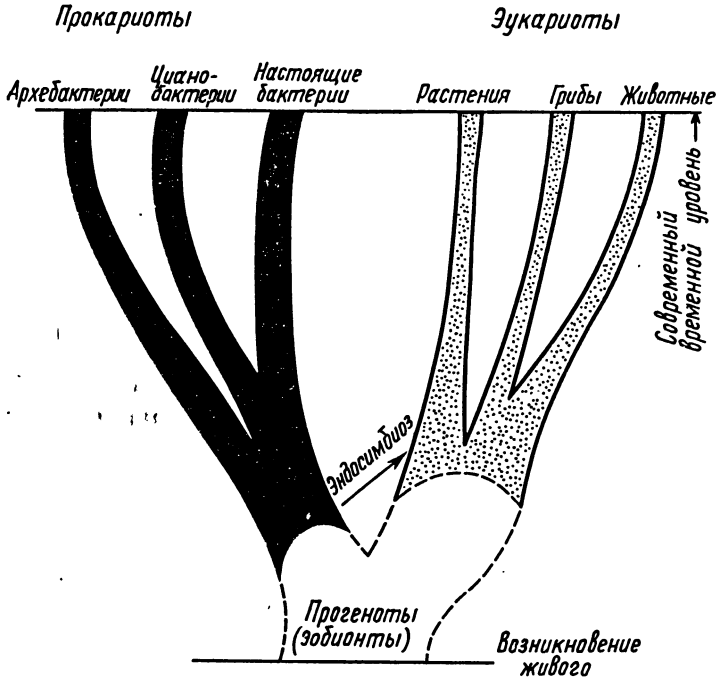


Рис. 3. Схема филогенетических отношений крупнейших групп организмов, основанная на теории эндосимбиоза (масштаб времени не соблюден)

1. Царство животные — Animalia. Гетеротрофы; питание преимущественно путем заглатывания (т. е. голозойное) или реже всасывания (адсорбция). Плотная клеточная стенка обычно отсутствует. Обычно диплоидные организмы.

2. Царство грибы — Fungi, или Mycota. Гетеротрофы; питаются путем всасывания веществ. Обычно имеется плотная клеточная оболочка. Гаплоидные или дикариотические организмы.

3. Царство растения — Plantae. Автотрофы; питаются, осуществляя синтез органических веществ из неорганических за счет энергии солнечного света. Фотосинтез аэробный. Имеется плотная клеточная оболочка. Характерно чередование поколений; преобладают чаще диплоидные организмы.

Царство делится на три подцарства: багрянки (Rhodophyta), настоящие водоросли (Phycophyta) и высшие растения (Embryophyta).

Тело багрянок и настоящих водорослей не имеет развитых органов и тканей. Оно чаще всего представляет собой недифференцированное слоевище *(таллом)*. Бесполое размножение осуществляется неподвижными спорами и подвижными зооспорами, образующимися обычно в одноклеточных спорангиях или зооспорангиях. Багрянки и настоящие водоросли иногда называют *низшими растениями*. Обитают преимущественно в воде.

К высшим растениям относятся ныне вымершие риниофиты и современные таксоны: моховидные, хвощевидные, плауновидные, папоротниковидные, голосеменные и покрытосеменные. Тело большинства этих растений расчленено на органы и ткани. Бесполое размножение осуществляется спорами, но спорангии многоклеточные. У голосеменных и покрытосеменных появляется особый орган полового размножения и расселения — семя. Зигота, возникающая после слияния гамет, при половом размножении у высших растений вначале превращается в многоклеточный зародыш, из которого затем развивается взрослое растение. Высшие — преимущественно наземные растения.

Каждая из основных групп организмов является предметом изучения самостоятельной биологической науки или комплекса близких наук (см. табл. 3). В частности, бактерии (исключая цианобактерии, которые традиционно исследовались ботаниками-альгологами, т. е. специалистами по водорослям) изучаются бактериологией или наукой более широкого плана — микробиологией, предметом интереса которой служат все микроскопические живые организмы. Протистология исследует простейших, т. е. одноклеточных или колониальных эукариот, микология (от греч. «микес» — гриб) — представителей царства грибов. Ботаника изучает царство растений и автотрофных прокариот, а также нередко грибы. Наконец, зоология занимается животными организмами.

Таблица 3. **Главнейшие группы (таксоны) организмов и науки, их изучающие**

Группы организмов	Основная наука	Области перекрывания			
				Микробиология	Ботаника
I. Прокариоты	Бактериология				
II. Эукариоты					
1. Грибы	Микология	Протистология	Микология		
2. Растения	Ботаника				
3. Животные	Зоология				

БОТАНИКА И ЕЕ РАЗДЕЛЫ

Ботаника (от греч. «ботанэ» — растение, трава) — комплекс биологических наук о растениях.

Человек рано осознал свою зависимость от растительного мира, поэтому зачатки практических знаний о растениях относятся к древнейшим этапам развития человеческих цивилизаций. Первые датируемые сведения о растениях содержатся в клинописных таблицах Древнего Востока. Основы ботаники как науки заложили древние греки. Древнегреческий философ и естествоиспытатель Теофраст (ок. 370 — ок. 285 до н. э.) назван К. Линнеем «отцом ботаники». После общего упадка естествознания в средние века ботаника начинает интенсивно развиваться с XVI в. В XVIII—XIX вв. происходит интенсивная дифференциация ботаники на отдельные ботанические дисциплины и к первой половине XX в. складывается весь комплекс наук о растениях.

Основной раздел ботаники — систематика растений. *Систематика* изучает их классификацию и филогению, т. е. родство таксонов. Это одна из старейших по времени возникновения ботанических дисциплин. *Морфология* исследует особенности и закономерности внешнего строения растений. Основные успехи в этой области знаний были достигнуты преимущественно в XIX и XX вв. Исследование внутренней структуры растений — задача *анатомии*, которая зародилась в середине XVII в. после изобретения микроскопа, но, подобно морфологии, главнейшие открытия были также сделаны в XIX и XX вв.

Эмбриология — ботаническая дисциплина, изучающая закономерности образования и развития зародыша растений. Основы эмбриологии заложены во второй половине XVIII в., но фундаментальные открытия были сделаны к началу XX в.

Физиология тесно связана с морфологией и биохимией растений. Начало физиологии было положено опытами по питанию растений, осуществленными во второй половине XVIII в. Ныне это активно развивающаяся наука, занимающаяся изучением происходящих в растениях процессов: фотосинтеза, транспорта веществ, водного обмена, роста, развития и т. д. *География растений* зародилась в начале XIX в. Она занимается изучением распространения таксонов. Из ботанической географии к концу XIX в. выделилась *геоботаника* — наука, исследующая распространение растительных сообществ и их особенности. *Экология растений* выясняет взаимоотношения растений со средой и другими организмами. Она возникла на стыке экологии и ботаники на рубеже XIX и XX вв. и в настоящее время это одна из важнейших отраслей знаний о природе.

Помимо фундаментальных ботанических дисциплин, выделяют ряд прикладных наук, также относимых к ботанике. Главнейшей из них считается *ботаническое ресурсоведение*, или *экономическая ботаника*. Она рассматривает все аспекты использования растений человеком.

В зависимости от объектов и методов их изучения, а также практических потребностей выделяют ряд других ботанических дисциплин. В пределах морфологии растений выделяют *карпологию* — раздел знаний о плодах, из анатомии — *палинологию*, изучающую пыльцу. Предметом исследования *палеоботаники* являются ископаемые растения. У палеоботаники свои методы изучения, близкие к методам палеонтологии.

Альгология изучает водоросли, *бриология* — мхи, *птеридология* — папоротники и т. д. *Дендрология* исследует деревья и кустарники.

РАСТЕНИЯ И БИОСФЕРА

Особая роль растений в жизни нашей планеты состоит в том, что без них было бы невозможно существование животных и человека. Только содержащие хлорофилл зеленые растения способны аккумулировать энергию солнца, создавая органические вещества из неорганических; при этом растения извлекают из атмосферы диоксид углерода (углекислый газ) и выделяют кислород, поддерживая ее постоянный состав. Будучи первичными продуцентами органических соединений, растения являются определяющим звеном в сложных цепях питания большинства гетеротрофов, населяющих Землю.

Благодаря фотосинтезу и непрерывно действующим круговоротам биогенных элементов создается устойчивость всей биосферы Земли и обеспечивается ее нормальное функционирование.

Произрастая в неодинаковых условиях, растения образуют различные растительные сообщества (фитоценозы), обусловливая разнообразие ландшафтов и экологических условий для других организмов. При непосредственном участии растений формируются почва, торф; скопления ископаемых растений образовали бурый и каменный уголь. Глубокие нарушения растительности неизбежно влекут за собой необратимые изменения биосферы и отдельных ее частей и могут оказаться гибельными для человека как биологического вида.

РАСТЕНИЯ И ЧЕЛОВЕК

Существует пять основных сфер, где прямо или косвенно используются растения: 1) в качестве продуктов питания для человека и корма для животных, 2) как источники сырья для промышленности и хозяйственной деятельности, 3) как ле-

карственные средства и сырье для получения медицинских препаратов, 4) в декоративном озеленении и 5) в охране и улучшении окружающей среды.

Пищевое значение растений общеизвестно. В качестве продуктов питания человека и корма для животных, как правило, используются части, содержащие запасные питательные вещества или сами вещества, извлеченные тем или иным образом. Потребность в углеводах в основном удовлетворяется за счет крахмало- и сахаросодержащих растений. Роль источников растительного белка в рационе человека и животных выполняют в основном некоторые растения из семейства бобовых. Плоды и семена многих видов используют для получения растительных масел. Большинство витаминов и микроэлементов также поступает вместе со свежей растительной пищей. Существенную роль в питании людей играют пряности и растения, содержащие кофеин,— чай и кофе.

Техническое использование растений и продуктов из них осуществляется по нескольким основным направлениям. Наиболее широко применяются древесина и волокнистые части растений. Ценность древесины определяется прежде всего ее необходимостью при изготовлении деревянных конструкций любых типов, мебели и при производстве бумаги. Сухая перегонка древесины позволяет получить значительное количество важных органических веществ, широко употребляемых в промышленности и в быту. Во многих странах древесина — один из основных видов топлива. Остро стоит вопрос о замене угля и нефти энергетически богатыми веществами, продуцируемыми некоторыми растениями.

Несмотря на широкое распространение синтетических волокон, растительные волокна, получаемые из хлопчатника (морфологически это трихомы), льна, конопли и джута, сохранили большое значение при производстве многих тканей.

Для лечебных целей растения применяют очень давно. В народных и традиционных медицинах они составляют основную массу лекарственных средств. В научной медицине СССР примерно треть препаратов, применяемых для лечения, получают из растений. Считается, что с лечебными целями народы мира используют не менее 21 000 видов растений (включая грибы). В СССР около 55 видов лекарственных растений культивируется. Подробно с использованием растений в медицине студенты ознакомятся в курсах фармакогнозии и фармакологии.

Не менее 1000 видов растений разводят с декоративными целями либо из-за красивых цветков, либо из-за эффектной «зелени».

Существование и нормальное функционирование всех экологических систем биосферы, частью которой является и человек, целиком определяется растениями.

Растения, используемые или потенциально могущие быть использованными человеком, составляют растительные ресурсы. Растительные ресурсы относятся к категории восполняемых (при правильной эксплуатации) в противоположность, например, невосполняемым минеральным ресурсам. Чаще всего растительные ресурсы делят на ресурсы природной флоры (сюда относятся все дикорастущие виды) и ресурсы культивируемых растений. По объему и значимости в жизни человечества они существенно различаются.

Природные ресурсы флоры ограничены и по подсчетам специалистов в их первоначальном объеме могли бы обеспечить питанием лишь около 10 млн. человек. Оптимизация[1] этой части растительных ресурсов возможна в сравнительно ограниченных пределах. Наиболее широко дикорастущие растения используются в качестве технических источников сырья, в хозяйственной деятельности человека, а также как лекарственные средства.

Появление культурных растений и возникновение таким образом дополнительных растительных ресурсов связано со становлением древнейших человеческих цивилизаций. Существование этих цивилизаций могло обеспечиваться только определенным «ассортиментом»

[1] Оптимизация — это повышение продуктивности естественных популяций с помощью биотехнических мероприятий (внесение удобрений, расчистка, осветление и т. д.).

окультуренных растений, дающих необходимое количество растительных белков, жиров и углеводов. Жизнь современного человека и современная цивилизация невозможны без широчайшего использования культивируемых растений. Почти все культурные растения, число которых достигает сейчас примерно 1500 видов, относятся к покрытосеменным. К середине XX в. культивируемые растения занимали 1,5 млрд. га, т. е. около 10% всей поверхности суши земного шара.

Наращивание ресурсов культурных растений возможно в весьма широких пределах как за счет увеличения площадей их возделывания (экстенсификации), так и за счет улучшения агротехники и выведения высокопродуктивных сортов (интенсификация). Считается, что полная мобилизация восполняемых ресурсов, включая растительные, может обеспечить существование на Земле не менее 6 млрд. человек.

Переходящие к земледелию племена часто независимо друг от друга вводили в культуру растения окружающей их дикой флоры. Можно выделить ряд основных *очагов древнейшего земледелия*, называемых еще центрами происхождения культурных растений (рис. 4). Учение о центрах происхождения культурных растений впервые было разработано Н. И. Вавиловым (1887—1943). Согласно его представлениям существовало восемь таких центров. В настоящее время выделяют десять центров происхождения культурных растений.

У европеоидных народов с примыкающей к ним группой эфиопов отмечены четыре центра (или очага): средиземноморский, переднеазиатский, эфиопский, среднеазиатский.

Монголоиды имели один очаг — северокитайский.

У австралоидных народов юго-востока и юга Азии земледелие развилось автохтонно (т. е. независимо) в двух очагах: индийском и индонезийском (или индомалайском).

У американских народов возникли мексиканский и перуанский центры. Негроидные народы тропической Африки имели один основной очаг земледелия — западносуданский.

Средиземноморский очаг объединяет области Европы, Африки и Азии, прилегающие к Средиземному морю. Это родина некоторых сортов овса, льна, мака, белой горчицы, маслины, рожкового дерева, капусты, моркови, свеклы, лука, чеснока, спаржи, редьки.

Переднеазиатский очаг расположен в Малой Азии, Закавказье, Иране. Это родина пшеницы однозернянки и двузернянки, твердой пшеницы, ржи, ячменя.

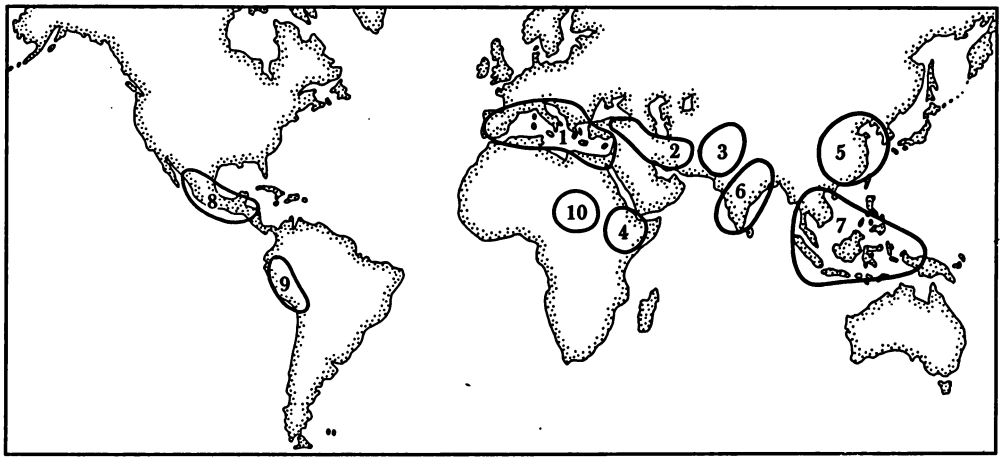


Рис. 4. Центры (очаги) происхождения культурных растений (по Н. И. Вавилову, с изменениями):

1 — средиземноморский, *2* — переднеазиатский, *3* — среднеазиатский, *4* — эфиопский, *5* — китайский, *6* — индийский, *7* — индонезийский, *8* — мексиканский, *9* — перуанский, *10* — западносуданский

Среднеазиатский (Центральноазиатский) очаг охватывает бассейны Сырдарьи и Амударьи, индийское Пятиречье (формирующее реку Инд). Он является родиной мягкой пшеницы, гороха, чечевицы, нута, маша, возможно, конопли, сарептской горчицы, винограда, груши, абрикоса и яблони.

Эфиопский очаг — Эфиопия и Сомали. Это родина сорго, кунжута, клещевины, кофейного дерева, некоторых форм овса, финиковой пальмы.

Китайский очаг располагается в области умеренного пояса бассейна реки Хуанхэ. Здесь сформировались культуры проса, гречихи, сои, ряда листопадных плодовых деревьев, таких, как хурма, китайские сорта сливы и вишни.

Индийский очаг находится на п-ве Индостан. Основными культурами древнего земледелия этого очага были тропические виды, часть которых затем продвинулась в страны умеренного климата. Индийский очаг — родина риса, азиатских хлопчатников, манго, культурных форм огурца и баклажана.

Индонезийский очаг занимает главным образом территорию современной Индонезии. Здесь была родина ямса, хлебного дерева, мангустана, бананов, дуриана и, возможно, кокосовой пальмы. Тропическое садоводство получило отсюда своих важнейших представителей. В Индонезийском очаге взяты в культуру такие важные пряные растения, как черный перец, кардамон, гвоздичное дерево, мускатный орех.

Мексиканский очаг включает большую часть территории Центральной Америки. Отсюда человечество получило маис (кукурузу), обыкновенную фасоль, красный стручковый перец, хлопчатники Нового света (так называемые упленды), махорку и, вероятно, папайю, или дынное дерево.

Перуанский (Южноамериканский) очаг занимает территорию Перу, Эквадора, Боливии, Чили, отчасти Бразилии. Из этого очага в культуру взяты картофель, томат, длинноволокнистый «египетский» хлопчатник — сиайленд, ананас и табак. В новейшее время отсюда вывезено и окультурено хинное дерево.

Западносуданский очаг расположен на части территории тропической Африки. Отсюда началась культура масличной пальмы, орехов кола, ряда тропических зернобобовых.

БОТАНИКА И ФАРМАЦИЯ

Около 30% всех выпускаемых медицинских препаратов готовят из лекарственного растительного сырья. Источником сырья служат как дикорастущие, так и культивируемые растения. Это определяет целый комплекс проблем, в которых провизор обязан квалифицированно разобраться. Прежде всего он должен уметь узнавать и характеризовать растения, что делает строго необходимым хорошее знание их морфологии и систематики.

Подлинность лекарственного растительного сырья в процессе товароведческого анализа определяется на основе изучения различных макроскопических и микроскопических признаков. Обязательным разделом всех стандартов, регулирующих качество лекарственного сырья, является подробная макроскопическая и микроскопическая характеристики. Макроскопический анализ предполагает хорошее знание морфологии растений и владение соответствующей ботанической терминологией. При микроскопическом анализе провизоры-аналитики изучают растительное сырье анатомически. В этом случае им помогает знание анатомии растений. К анатомическим исследованиям объектов нередко прибегают при судебно-медицинских экспертизах в тех случаях, когда на месте преступления обнаруживаются растительные остатки.

Изучение физиологии растений позволяет понять суть процессов, которые приводят к образованию в растениях продуктов первичного и вторичного обмена (метаболизма). Многие из них оказываются фармакологически активными и используются в медицинской практике.

С культивированием лекарственных растений провизор сталкивается относительно редко, но заготовки дикорастущего лекарственного растительного сырья осуществляются многими сельскими и городскими аптеками. Поэтому знание

флоры своего края необходимо для правильного планирования и организации заготовок.

В последние десятилетия различные причины привели к истощению главнейших зарослей ряда лекарственных растений в традиционных районах заготовок. Актуальными сделались ресурсные исследования по выявлению новых промышленных массивов лекарственных растений и инвентаризация запасов лекарственного растительного сырья. Эти работы осуществляют провизоры-фармакогносты. Выполнение ресурсных исследований невозможно без знания местной флоры, элементов ботанической географии и владения основными геоботаническими методами. Наконец, провизор обязан выполнять главнейшие природоохранные мероприятия, которые должны учитываться при сборе растительного сырья. Это залог длительной эксплуатации зарослей дикорастущих лекарственных растений.

I. АНАТОМИЯ И МОРФОЛОГИЯ

Глава I
КЛЕТКА. СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНОЙ КЛЕТКИ

Основной структурно-функциональной единицей тела растения является клетка (cellula). Лишь вирусы, положение которых в системе живого не ясно, лишены клеточной структуры. Клетка может существовать либо как отдельный (одноклеточный) организм (бактерии, простейшие, многие водоросли и грибы), либо в составе тела многоклеточных животных, растений и грибов.

Исследование клетки стало возможно после изобретения в 1590 г. братьями Янсон первого светового микроскопа. Световой, или оптический, микроскоп оставался почти единственным инструментом изучения клетки на протяжении 350 лет. Лишь в 50-х годах нашего столетия ученые получили в руки новое мощное орудие изучения клетки — электронный микроскоп, позволивший сделать ряд крупнейших открытий. Электронный микроскоп обладает почти неограниченной разрешающей способностью.

Впервые клеточное строение у растений наблюдал и описал англичанин Роберт Гук (1665), рассматривая под микроскопом срез пробки. Открытие ядра и органоидов клетки, выяснение основных функций и структурных особенностей протопласта, т. е. живого содержимого клетки, было осуществлено главным образом в XIX и первой половине XX в. усилиями многих ученых. В конечном итоге сложилась особая наука о клетке, получившая название *цитологии* (от греч. слов — «китос» — вместилище и «логос» — учение).

На рубеже 30—40-х годов XIX в. немецкими учеными зоологом Т. Шванном и ботаником М. Шлейденом была сформулирована *клеточная теория*, которую Ф. Энгельс назвал одним из трех великих открытий естествознания, сделанных в первой половине и середине XIX в. наряду с законом сохранения и превращения энергии и эволюционной теорией Ч. Дарвина. Главный тезис клеточной теории — признание общего для всех организмов принципа клеточного строения и роста. Позднее, в 1858 г., немецкий ученый Р. Вирхов обосновал принцип преемственности клеток путем деления: «каждая клетка от клетки». Современная клеточная теория рассматривает многоклеточный организм как сложно организованную интегрированную систему, состоящую из функционирующих и взаимодействующих клеток. Единство клеточного строения подтверждается как в сходстве строения различных клеток, так и в сходстве их химического состава и процессов обмена веществ.

У современных и ископаемых организмов известны два главнейших типа клеток: *прокариотическая* и *эукариотическая*. Различия в их строении послужили основанием для выделения двух надцарств живого мира — прокариот, т. е. доядерных организмов, и эукариот, т. е. настоящих ядерных.

ПРОКАРИОТИЧЕСКАЯ И ЭУКАРИОТИЧЕСКАЯ КЛЕТКИ

Прокариотические клетки в большинстве своем мельче эукариотических. Их размеры обычно не превышают 10 мкм и часто составляют 2—3 мкм. Размеры эукариотических клеток тканей животных и растений варьируют, как правило, от 10 до 100 мкм.

Особая внутриклеточная структура в прокариотической клетке, несущая гены, называется *генофором*. Это кольцевая цепь ДНК, не имеющая белковой оболочки. В электронном микроскопе генофор выглядит как сравнительно прозрачная область клетки и называется *нуклеоидом*. В эукариотической клетке носители генов — *хромосомы*. Они находятся в морфологически оформленном ядре, отграниченном от остальной клетки мембраной. В исключительно тонких, прозрачных препаратах живые хромосомы можно видеть с помощью светового микроскопа. Чаще же их изучают на фиксированных и окрашенных препаратах. Хромосомы состоят из ДНК, которая находится в комплексе с белками-гистонами, богатыми аминокислотами аргинином и лизином. *Гистоны* составляют значительную часть массы хромосом. Эукариотическая клетка имеет разнообразные постоянные внутриклеточные структуры — *органоиды (органеллы)*, отсутствующие в прокариотической клетке (рис. 5).

Прокариотические клетки могут делиться перетяжкой на равные части или почковаться, т. е. образовывать дочернюю клетку меньшего размера, чем материнская, но никогда не делятся путем митоза. Клетки эукариотических организмов, напротив, делятся путем митоза (исключая некоторые очень архаичные группы). Хромосомы при этом «расщепляются» продольно, и их «половинки» — *хроматиды* расходятся группами к противоположным полюсам клетки. Каждая из образующихся затем клеток получает одинаковый набор хромосом и соответственно генетической информации.

Рибосомы прокариотической клетки существенно отличаются от рибосом эукариот. Ряд процессов, свойственных цитоплазме многих эукариотических клеток, — *фагоцитоз, пиноцитоз* и *циклоз* (т. е. вращательное движение цитоплазмы) у прокариот не обнаружены. Прокариотической клетке в процессе метаболизма,

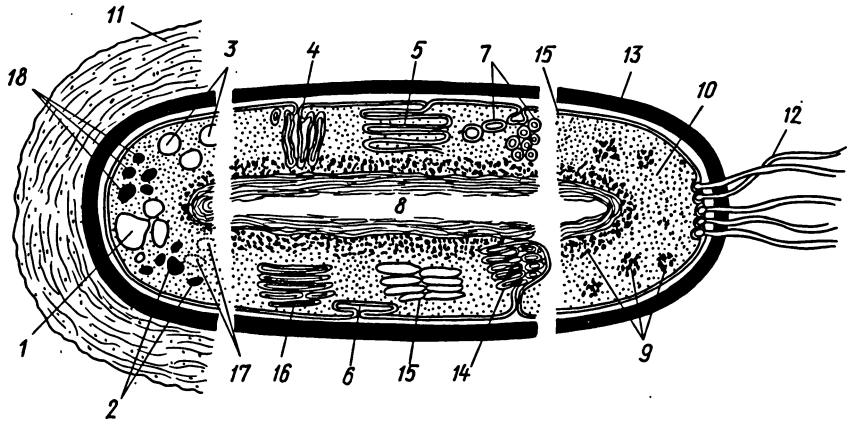


Рис. 5. Схематическое изображение бактериальной клетки (пример прокариотической клетки):

1 — гранулы поли-β-оксимасляной кислоты, *2* — жировые капли, *3* — включения серы, *4* — трубчатые тилакоиды, *5* — пластинчатые тилакоиды, *6* — выросты цитоплазматической мембраны, *7* — так называемые хроматофоры (участки протопласта, несущие пигмент), *8* — нуклеоид, *9* — рибосомы (отличаются от рибосом эукариотических клеток), *10* — цитоплазма, *11* — слизистая капсула, *12* — жгутики, *13* — клеточная оболочка, *14* — мезосома, *15* — газовые вакуоли, *16* — ламеллярные структуры, *17* — гранулы полисахарида, *18* — гранулы полифосфата

т. е. обмена веществ, не требуется аскорбиновая кислота, но эукариотические не могут без нее обходиться.

Существенно различаются подвижные формы прокариотических и эукариотических клеток. Прокариоты имеют двигательные приспособления в виде жгутиков или ресничек, состоящих из белка *флагеллина*. Двигательные приспособления подвижных эукариотических клеток получили название *ундулиподиев*, закрепляющихся в клетке с помощью особых телец кинетосом. Электронная микроскопия выявила структурное сходство всех ундулиподиев эукариотических организмов и резкие их отличия от жгутиков.

ЖИВОТНАЯ, РАСТИТЕЛЬНАЯ И ГРИБНАЯ КЛЕТКИ

Все три группы организмов — животные, растения и грибы — являются эукариотами. Однако строение их клеток неодинаково (рис. 6). Эти различия наряду с особенностями питания легли в основу деления надцарства эукариот на три царства.

Животная клетка не имеет клеточной оболочки. В ней отсутствуют пластиды, а также вакуоли, характерные для растений и некоторых грибов. В качестве резервного энергетического вещества обычно накапливается полисахарид гликоген.

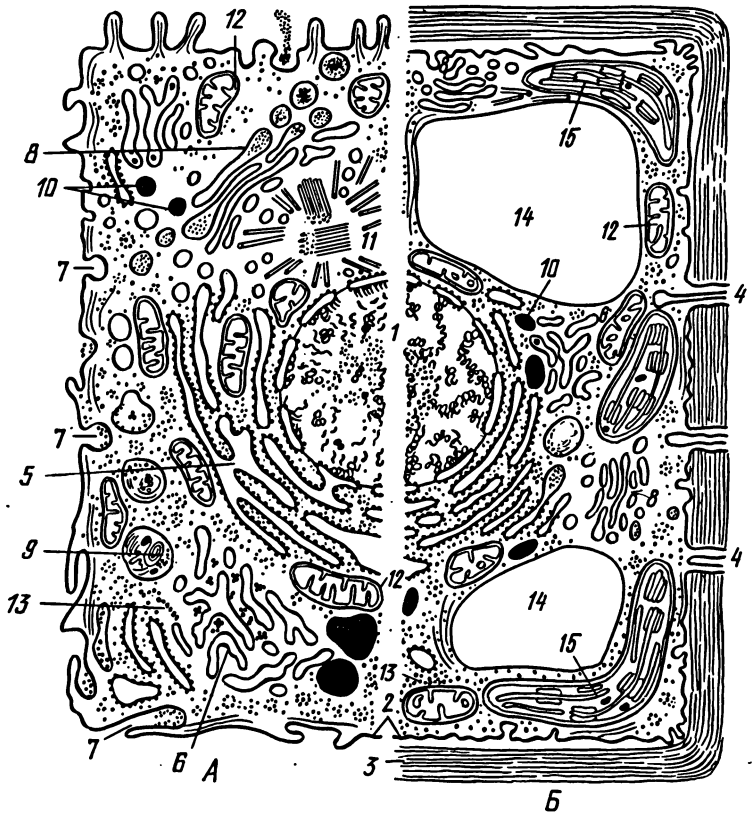


Рис. 6. Комбинированная схема строения эукариотической клетки. *А* — животного происхождения; *Б* — растительного происхождения:
1 — ядро с хроматином и ядрышком, *2* — плазматическая мембрана, *3* — клеточная оболочка, *4* — плазмодесмы, *5* — гранулярная (с прикрепленными к ней рибосомами) эндоплазматическая сеть, *6* — гладкая (агранулярная) эндоплазматическая сеть, *7* — образующиеся пиноцитозные вакуоли, *8* — комплекс (аппарат) Гольджи, *9* — лизосома; *10* — жировые включения, *11* — центриоль и микротрубочки, *12* — митохондрии, *13* — полирибосомы, *14* — вакуоли, *15* — хлоропласты.

Большинство клеток растений и грибов, подобно клеткам прокариот, окружено твердой оболочкой. Однако химический ее состав различен. В то время как основой оболочки растительной клетки является полисахарид целлюлоза, *грибная клетка* окружена оболочкой, в значительной части состоящей из азотсодержащего полимера хитина.

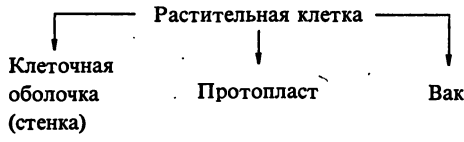
Клетки растений всегда содержат пластиды, в то время как у грибов пластид нет. Резервным веществом у большинства растений служит полисахарид крахмал, а у основной массы грибов, как и у животных, — гликоген.

СТРОЕНИЕ РАСТИТЕЛЬНЫХ КЛЕТОК

Размеры клеток тела большинства покрытосеменных растений колеблются от 10 до 100 мкм. Гигантских размеров достигают лишь некоторые вытянутые клетки. Так, волоски семян у некоторых сортов хлопчатника достигают 5 см длины, а волокна растения рами — 55 см. Однако поперечник этих вытянутых клеток составляет всего 50—100 мкм. Число клеток в теле высших растений очень велико. Например, один лист дерева содержит более 100 млн. клеток.

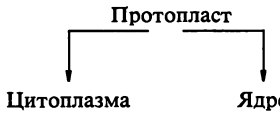
По форме различают два основных типа растительных клеток: паренхимные и прозенхимные. *Паренхимные клетки* более или менее изодиаметричны, т. е. их величина приблизительно одинакова во всех трех измерениях. *Прозенхимные клетки* вытянуты в длину, которая превышает ширину в 5—6 раз и более.

Растительная клетка обязательно окружена клеточной оболочкой (стенкой), состоящей в основном из целлюлозы. Живое содержимое клеток получило название протопласта. Основной компонент протопласта — белок. У большинства зрелых растительных клеток центральную часть занимает крупная, заполненная клеточным соком вакуоль, главное содержимое которой — вода. Клеточная оболочка и вакуоль представляют собой продукты жизнедеятельности протопласта (см. рис. 6).



Протопласт

Протопласт — живое содержимое клетки, имеющей сложную структуру. Большую часть протопласта занимает цитоплазма, меньшую по массе — ядро. От вакуоли протопласт отграничен мембраной, называемой *тонопластом*, от клеточной оболочки — другой мембраной — *плазмалеммой*. В протопласте осуществляются все основные процессы клеточного метаболизма. Ядро отделено от цитоплазмы мембранами. В нем главным образом сосредоточен генетический аппарат клетки.



Протопласт представляет собой многофазную коллоидную систему. Обычно это гидрозоль, где дисперсной средой является вода (90—95% массы протопласта), а дисперсной фазой — перечисленные ниже вещества. Основными классами соединений, образующих протопласт, являются белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы.

Белки — биополимеры, образованные мономерами-аминокислотами. Они определяют строение и свойства живой материи. На долю белков приходится основная масса органических веществ клетки (около 40—50% сухой массы протопласта). Белки подразделяются на простые *(протеины)* и сложные *(протеиды)*. Последние образуют комплексы с другими веществами — липидами (липопротеиды), углеводами (гликопротеиды), нуклеиновыми кислотами (нуклеопротеиды) и т. д. В качестве ферментов (или энзимов) белки регулируют все жизненные процессы клетки.

Нуклеиновые кислоты — ДНК и РНК — вторая важнейшая группа биополимеров протопласта. Содержание их невелико, обычно не более 1—2% массы протопласта клетки, но роль нуклеиновых кислот огромна, поскольку они являются веществами хранения и передачи наследственной информации. Основ-

ное количество ДНК сосредоточено в ядре, РНК встречается как в ядре, так и в цитоплазме.

Липиды очень разнообразны по функциям, выполняемым в клетке. Обычно они содержатся в количестве 2—3%. Часть из них представляет энергетические вещества, другие, имея полярные молекулы, входят в состав клеточных мембран, т. е. являются структурными компонентами клетки.

Углеводы входят в состав живой клетки либо в виде мономеров и олигомеров (глюкоза, фруктоза, сахароза), либо в виде полимерных соединений, так называемых полисахаридов. К последним относится *крахмал* — резервный энергетический полисахарид многих растительных клеток и *целлюлоза* — основной компонент клеточной оболочки.

Помимо перечисленных классов соединений, в клетке обычно имеется от 2 до 6% неорганических веществ (в виде катионов и анионов), витамины, контролирующие общий ход обмена веществ, и гормоны — физиологически активные вещества, регулирующие процессы роста и развития.

Белки, нуклеиновые кислоты, липиды и углеводы синтезируются в самой растительной клетке. В основе этого синтеза лежат процессы фотосинтеза, осуществляемые за счет энергии света. Непосредственным накопителем и переносчиком энергии при всех реакциях метаболизма служат молекулы *аденозинтрифосфата* (АТФ). Энергия АТФ накапливается в виде фосфатных связей. При необходимости она легко высвобождается, а АТФ переходит в аденозиндифосфат (АДФ).

Продукты жизнедеятельности протопласта

В процессе жизнедеятельности протопласта возникают разнообразные вещества, получившие обобщенное название *эргастических* (от греч. «эргастикос» — деятельный). Они образуются непосредственно в цитоплазме и отчасти сохраняются в ней в растворенном виде либо в форме включений. В значительно больших количествах эргастические вещества концентрируются вне протопласта, образуя оболочку клетки. Другая часть накапливается в клеточном соке вакуоли в виде растворов или откладывается в виде включений. Природа и основные функции эргастических веществ различны. Главнейшие из них: простые белки (протеины); некоторые углеводы, в частности глюкоза, сахароза и крахмал или близкий к нему инулин, а также целлюлоза; запасные жиры и жироподобные вещества, продукты вторичного метаболизма — *танниды, полифенольные соединения, алкалоиды, изопренпроизводные* и др. К эргастическим веществам относится также обычный во многих растениях *оксалат кальция*. Вещества вторичного метаболизма нередко химически связаны с сахарами и образуют так называемые гликозилированные формы, или *гликозиды*. Гликозиды отличаются от негликозилированных соединений прежде всего повышенной способностью проникать через биологические мембраны.

Почти все эргастические вещества независимо от их природы в той или иной мере могут вновь вовлекаться в процессы активного метаболизма клетки. Поэтому деление этих веществ на ряд групп по их главнейшей функции в известной мере условно.

Важнейшая группа эргастических веществ — запасные вещества. Это протеины, перечисленные выше углеводы, исключая целлюлозу, и жиры. Их образование и формы накопления будут подробнее рассмотрены в разделе «Включения». Целлюлоза и близкие к ней по химической природе гемицеллюлозы и пектиновые вещества — структурные компоненты клеточной оболочки. Вторичные метаболиты выполняют различные функции, но главнейшая из них связана с «организацией» защиты от поедания растений животными, внедрения болезнетворных микроорганизмов и т. д. Таким образом они являются группой защитных веществ. Оксалат кальция чаще всего рассматривается в качестве конечного продукта метаболизма, формы «захоронения» ненужных или вредных клетке веществ. Реутилизируется, т. е. вторично используется в процессах активного метаболизма, оксалат кальция редко.

Большинство эргастических веществ

физиологически активно. Многие из них накапливаются в значительных количествах и имеют исключительное значение в хозяйственной деятельности человека и медицине. Общеизвестно многообразное использование целлюлозы, или клетчатки. В технике пищевой промышленности и медицине широко используются крахмал, глюкоза и сахароза. Танниды, или *дубильные вещества*, полифенольные соединения и изопренпроизводные — основа для получения большинства медицинских препаратов растительного происхождения.

Наконец, отметим еще один момент, связанный с эргастическими веществами и важный для подготовки будущих провизоров. Многие соединения откладываются в форме разного рода включений — крахмальных зерен, кристаллов и т. д., имеющих характерную форму. Это широко используется для распознавания, т. е. диагностики, объектов в процессе микроскопического анализа лекарственного растительного сырья.

Цитоплазма

Цитоплазма — часть протопласта, заключенная между плазмалеммой и ядром. Основу цитоплазмы составляет ее *матрикс*, или *гиалоплазма*, — сложная бесцветная, оптически прозрачная коллоидная система, способная к обратимым переходам из золя в гель. Важнейшая роль гиалоплазмы заключается в объединении всех клеточных структур в единую систему и обеспечении взаимодействия между ними в процессах клеточного метаболизма. В цитоплазме растительных клеток имеются органоиды: небольшие тельца, выполняющие специальные функции, — пластиды, комплекс Гольджи, эндоплазматическая сеть, митохондрии и т. д. В цитоплазме осуществляется большая часть процессов клеточного метаболизма, исключая синтез нуклеиновых кислот, происходящий в ядре. Цитоплазма пронизана мембранами — тончайшими (4—10 нм) пленками, построенными в основном из фосфолипидов и липопротеинов (рис. 7). Мембраны придают структуру всем органоидам клетки и ядру, отграничивают цитоплазму от клеточной оболочки и вакуоли и внутри цитоплазмы образуют *эндоплазматическую сеть (ретикулум)* — систему мелких вакуолей и канальцев, соединенных друг с другом. Структурную основу мембран составляют молекулы липидов. Они располагаются в мембранах упорядоченно в два параллельных слоя таким образом, что гидрофильные части молекул направлены наружу, в водную среду, а гидрофобные остатки жирных кислот — внутрь, перпендикулярно к поверхности мембраны. Молекулы белков оказываются разнообразным способом «встроенными» в мембрану. Большинство мембранных белков является ферментами. Считается, что в клетке около 10 тыс. разных типов ферментов, насчитывающих до 50 млн. молекул. Мембраны органоидов (исключение — митохондрии и пластиды) и ядра связаны с мембранами эндоплазматической сети.

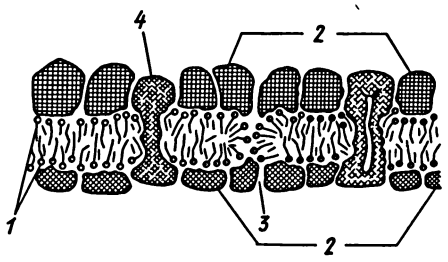


Рис. 7. Модель биологической мембраны.
В двойном липидном слое (*1*) молекулы липидов направлены своими гидрофильными концами (обозначены кружочками) к слоям белков (*2*). В зонах гидрофильных пор (*3*) гидрофильные концы липидных молекул обращены друг к другу. Белковые слои состоят из отдельных субъединиц. Некоторые субъединицы (*4*) пересекают всю мембрану (туннельные белки)

Одно из основных свойств мембран клетки — их избирательная проницаемость *(полупроницаемость)*: одни вещества проходят через нее с трудом или вообще не проходят, другие проникают легко. Избирательная проницаемость мембран создает возможность одновременного и независимого протекания различных биохимических реакций, нередко противоположных по направлению, в изолированных отсеках, образованных эндоплазматической сетью.

Эндоплазматическая сеть может быть *гранулярной*, т. е. несущей прикрепленные рибосомы, и *гладкой (агранулярной)* — лишенной рибосом. Гранулярная сеть вы-

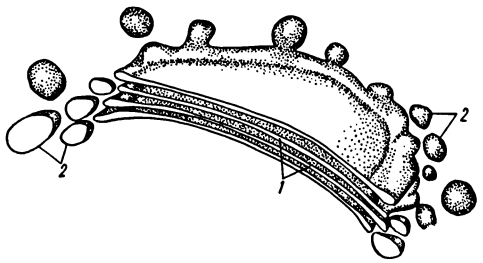


Рис. 8. Схема строения комплекса Гольджи с отделившимися от них пузырьками Гольджи: *1* – цистерны, *2* – пузырьки

полняет ряд важных функций, в частности, она представляет собой центр образования и роста большинства клеточных мембран. По каналам гранулярной сети могут направленно передвигаться макромолекулы и ионы как внутри клетки, так и, вероятно, между клетками.

Важнейшим свойством цитоплазмы, связанным прежде всего с физико-химическими особенностями гиалоплазмы, является ее способность к движению. В клетках с одной крупной вакуолью движение осуществляется обычно в одном направлении (циклоз) за счет особых органоидов – микрофиламентов, представляющих собой нити особого белка – актина. Движущаяся гиалоплазма увлекает пластиды и митохондрии. В молодых клетках с многочисленными мелкими вакуолями движение осуществляется струйчато. Интенсивность движения зависит от температуры, степени освещения, снабжения кислородом и т. д.

В цитоплазме, а также ядре, митохондриях и пластидах всегда находятся мельчайшие гранулы, выявляемые на ультратонких срезах под электронным микроскопом. Это *рибосомы,* представляющие собой частицы, образованные *рибонуклеопротеидами.* Располагаются рибосомы поодиночке, либо группами *(полисомы)*, где отдельные составляющие связаны между собой нитевидной молекулой РНК. Рибосомы эукариотических организмов состоят из двух неравных по величине субъединиц, по-видимому, объединенных ионами Mg^{2+}. Рибосомы нередко прикреплены к мембранам эндоплазматической сети (гранулярная сеть) или свободно располагаются в гиалоплазме. Рибосомы (точнее, полисомы) – центры синтеза белка.

Комплекс Гольджи (аппарат Гольджи) назван в честь итальянского ученого К. Гольджи, описавшего его. Комплекс состоит из отдельных *диктиосом* (от греч. «диктион» – сеть, «сома» – тело) и *пузырьков Гольджи* (рис. 8). *Диктиосомы* представляют собой стопку плоских, не соприкасающихся друг с другом дисковидных мешочков – цистерн, ограниченных мембраной. Часто диктиосомы переходят по краям в систему тонких ветвящихся трубок. Число диктиосом в растительной клетке обычно колеблется от одной до нескольких десятков. Пузырьки Гольджи отчленяются от краев диктиосомных пластинок или концов трубок и направляются обычно в сторону плазмалеммы или тонопласта. Считается, что в диктиосомах синтезируются полисахариды. Пузырьки Гольджи транспортируют образовавшиеся полисахариды, которые у растений нередко участвуют в формировании клеточной стенки. Кроме того, комплекс Гольджи, по-видимому, участвует в формировании вакуолей.

Лизосомы (от греч. «лизис» – растворение, распад и «сома» – тело) – органоиды грибов и животных, отсутствующие в растениях. Представляют собой пузырьки, окруженные мембраной. Образуются в комплексе Гольджи. Содержат набор гидролитических ферментов. С их помощью осуществляется внутриклеточное пищеварение.

Микротрубочки представляют собой полые длинные цитоплазматические частицы диаметром 18–30 нм, видимые в электронный микроскоп. Предполагают, что благодаря активному перемещению микротрубочек осуществляются направленные движения пузырьков Гольджи. Нити веретена, появляющегося при делении ядра, также построены из большого числа микротрубочек.

Микрофиламенты (от греч. «микро» – малый и лат. «филаментум» – нить) – органоиды эукариотических, в том числе растительных клеток, образующих под цитоплазматической мембраной сплошные сплетения нитей белка-актина. Микрофиламенты способны к сокращению и непосредственно участвуют в изменении формы клеток, не обладающих твердой оболочкой. В растительных клет-

ках микрофиламенты ответственны за циклоз.

Митохондрии — неотъемлемая часть всех живых эукариотических клеток. Форма, величина и их число постоянно меняются. Число митохондрий варьирует от нескольких десятков до сотен, особенно много их в секреторных тканях растений. Размеры этих органоидов не превышают 1 мкм, по форме они чаще всего эллиптические или округлые. Снаружи митохондрии окружены оболочкой, состоящей из двух мембран, которые не связаны с эндоплазматической сетью цитоплазмы. Внутренняя мембрана образует выросты в полость митохондрии в виде пластин или трубок, называемых кристами. Кристы бывают различных типов. Пространство между кристами заполнено однородным прозрачным веществом — матриксом митохондрий (рис. 9). В матриксе встречаются рибосомы, подобные по величине и строению рибосомам прокариотических клеток, и собственная митохондриальная ДНК, заметная под электронным микроскопом в виде тонких нитей.

Основная функция митохондрий состоит в обеспечении энергетических потребностей клетки. Здесь синтезируются богатые энергией АТФ и АДФ путем реакций окислительного фосфорилирования. Энергия, запасаемая в молекулах АТФ, получается в результате окисления в митохондриях различных энергетически богатых веществ, главным образом сахаров.

Митохондрии способны к независимому от ядра синтезу своих белков на собственных рибосомах под контролем митохондриальной ДНК. Митохондрии образуются только от митохондрий путем деления. Согласно теории эндосимбиоза, митохондрии наряду с пластидами являются прокариотическими эндосимбионтами эукариотической клетки.

Пероксисомы. Эти органеллы обнаружены с помощью электронного микроскопа в большинстве типов клеток. Они представляют собой чаще всего сферические или эллипсоидальные образования диаметром 0,2—1,5 мкм. Функции пероксисом зависят от типа клетки. Подобно пластидам и митохондриям, пероксисомы до известной степени автономны.

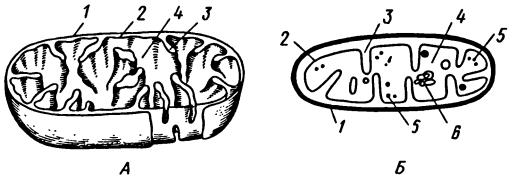


Рис. 9. Схема строения митохондрий в трехмерном изображении (*А*) и на срезе (*Б*):
1 — наружная мембрана оболочки митохондрий, *2* — внутренняя мембрана, *3* — криста, *4* — матрикс митохондрии, *5* — митохондриальные рибосомы (отличаются от цитоплазматических рибосом); *6* — нить митохондриальной ДНК

Плазмиды. Плазмиды представляют собой кольцевые двуцепочечные молекулы ДНК, существующие в большинстве изученных клеток в автономном, не связанном с хромосомами состоянии. Они являются внехромосомными факторами наследственности и интенсивно используются в генетических исследованиях, особенно в генетической инженерии, в качестве молекулярных переносчиков чужеродной ДНК. Наиболее изучены бактериальные плазмиды.

Пластиды характерны только для растений. Они не найдены у грибов и у большинства животных, исключая некоторых фотосинтезирующих простейших. В зависимости от окраски, связанной с наличием тех или иных пигментов или их отсутствием, различают три основных типа пластид: *хлоропласты* (зеленого цвета), *хромопласты* (желтого, оранжевого или красного цветов) и *лейкопласты* (бесцветные). Обычно в клетке встречаются пластиды только одного типа. Однако установлено, что одни типы пластид могут переходить в другие.

Пластиды — относительно крупные образования клетки. Самые большие из них — хлоропласты — достигают у высших растений 4—10 мкм длины и хорошо различимы в световой микроскоп. Форма окрашенных пластид чаще всего линзовидная или эллиптическая. В клетках встречается, как правило, несколько десятков пластид, но у водорослей, где пластиды нередко крупны и разнообразны по форме, число их иногда невелико (1—5). Такие пластиды называются *хроматофорами.* Лейкопласты и хромопласты могут иметь различную форму.

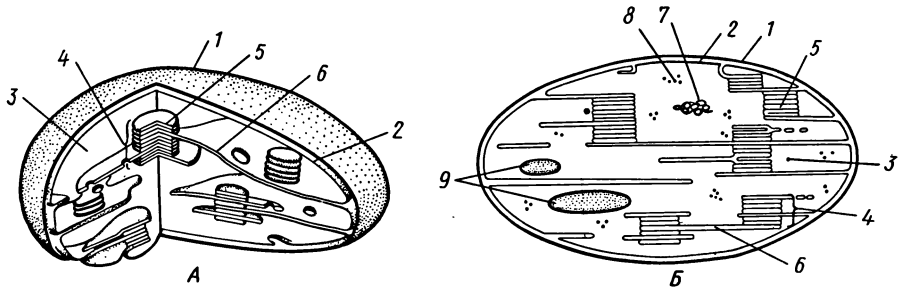


Рис. 10. Строение хлоропласта. *А* — схема строения хлоропласта в объемном изображении (трехмерная); *Б* — схема среза через хлоропласт:
1 — наружная мембрана оболочки хлоропласта, *2* — внутренняя мембрана, *3* — строма, *4* — грана, *5* — тилакоид граны, *6* — тилакоид стромы, *7* — нить пластидной ДНК, *8* — рибосомы хлоропласта (отличаются от цитоплазматических рибосом), *9* — крахмальные зерна

Хлоропласты встречаются во всех зеленых органах растений, лейкопласты весьма обычны в клетках органов, скрытых от солнечного света — корнях, корневищах, клубнях, а также в ситовидных элементах некоторых покрытосеменных. Хромопласты содержатся в клетках лепестков многих растений, зрелых окрашенных плодах (томаты, шиповник, рябина), иногда — в корнеплодах (морковь). Строение пластид может быть рассмотрено на примере хлоропластов. Они имеют оболочку, образованную двумя биомембранами: наружной и внутренней. Внутренняя мембрана вдается в полость хлоропласта немногочисленными выростами. Мембранная оболочка отграничивает от гиалоплазмы клетки матрикс хлоропласта, так называемую строму. Как строма, так и выросты внутренней мембраны формируют в полости хлоропласта сложную систему мембранных поверхностей, отграничивающих особые плоские мешки, называемые *тилакоидами* или *ламеллами*. Группы дисковидных тилакоидов связаны друг с другом таким образом, что их полости оказываются непрерывными, образуют (наподобие стопки монет) *граны* (рис. 10). Тилакоиды стромы объединяют граны между собой. В мембранах тилакоидов сосредоточен главнейший пигмент зеленых растений *хлорофилл* и вспомогательные пигменты — каротиноиды. Внутренняя структура хромопластов и лейкопластов проще. Граны в них отсутствуют.

В строме хлоропластов содержатся ферменты и рибосомы, отличающиеся от рибосом цитоплазмы меньшими размерами. Часто имеются один или несколько небольших зерен первичного ассимиляционного крахмала. Генетический аппарат хлоропластов автономен, они содержат свою собственную ДНК. Хлоропласты развиваются из *пропластид*, которые способны к делению, независимому от деления клетки. Полагают, что хлоропласты — это древние эндосимбионты — прокариоты, некогда поселившиеся в эукариотической клетке и ставшие ее частью.

Основная функция хлоропластов — фотосинтез. Центральная роль в этом процессе принадлежит хлорофиллу, точнее, его нескольким модификациям. Световые реакции фотосинтеза осуществляются преимущественно в гранах, темновые — в строме хлоропласта. Как хлоропласты, так и митохондрии способны синтезировать собственные белковые молекулы, так как содержат автономный генетический материал.

Помимо фотосинтеза, в хлоропластах осуществляется синтез АТФ и АДФ (фосфорилирование), синтез и гидролиз липидов, ассимиляционного крахмала и белков, откладывающихся в строме.

Во многих случаях лейкопласты определяют синтез и накопление запасных питательных веществ, в первую очередь крахмала, иногда белков, редко жиров. Очень часто на основе лейкопластов возникают зерна вторичного запасного крахмала.

Красноватая или оранжевая окраска хромопластов связана с присутствием

в них каротиноидов. Считается, что хромопласты — конечный этап в развитии пластид, иначе говоря, это стареющие хлоропласты и лейкопласты. Косвенное биологическое значение хромопластов связано с яркой, привлекательной для животных окраской многих цветков и плодов.

Пигменты пластид

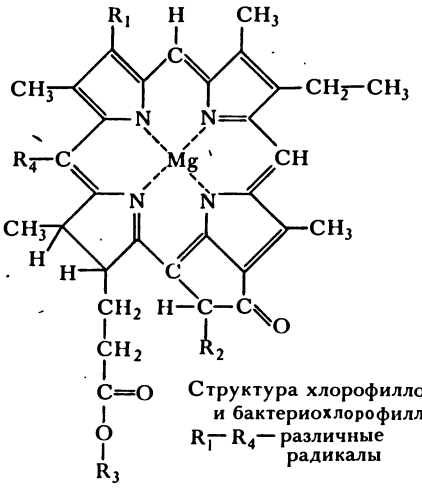
Пигменты, локализующиеся в пластидах и участвующие в процессах фотосинтеза, принадлежат к трем хорошо известным классам. Это *хлорофиллы*, *каротиноиды* и *фикобилины*. Все они входят в состав пигментных систем в виде хромопротеидов, т. е. пигмент-белковых комплексов.

В основе строения хлорофиллов лежит так называемый Mg-порфириновый скелет. Кроме того, имеются различные заместители, например спирт фитол, придающие молекуле хлорофилла способность встраиваться в липидный слой биологических мембран.

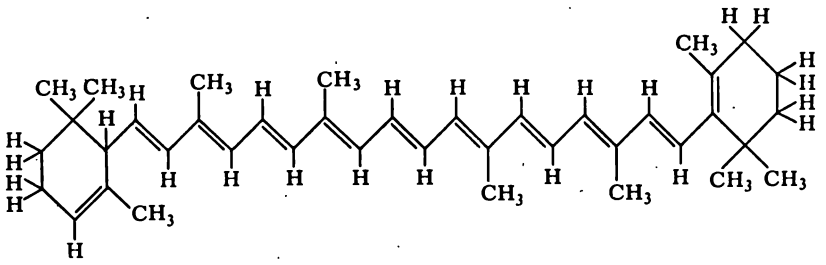
Существует несколько модификаций хлорофиллов *(a, b, c, d)*, отличающихся системой сопряженных связей в молекуле и заместителями, а следовательно, и спектрами поглощения. Все растения в качестве основного пигмента содержат хлорофилл *a*, а в качестве дополнительных — хлорофилл *b* (все высшие растения и зеленые водоросли), *c* и *d*. Хлорофилл *c* найден в бурых и диатомовых водорослях, хлорофилл *d* — в багрянках. Большая часть молекул хлорофилла поглощает энергию света, что сопровождается их возбуждением, т. е. запасанием энергии внутри молекул, которая передается реакционным центрам фотосинтеза. Меньшая часть молекул включена в состав реакционных центров фотосинтеза и непосредственно участвует в фотохимических реакциях.

Хлорофиллы легко извлекаются из растений водой и могут использоваться в качестве естественных зеленых красителей в пищевой промышленности и медицине.

Каротиноиды — желтые, оранжевые или красные пигменты, синтезируемые растениями (а также бактериями и грибами). Каротиноиды отчасти выполняют роль дополнительных фотосинтетических пигментов, но при этом могут осуществлять и другие функции, с фотосинтезом не связанные. К каротиноидам относятся широко распространенные *каротины* и *ксантофиллы*. По химической природе это изопреноидные углеводороды, содержащие 40 углеродных атомов. Ксантофиллы — окисленные каротины. Особенно богаты каротинами зеленые листья некоторых растений (например, шпината), корнеплоды моркови, плоды шиповника, смородины, томата и др.



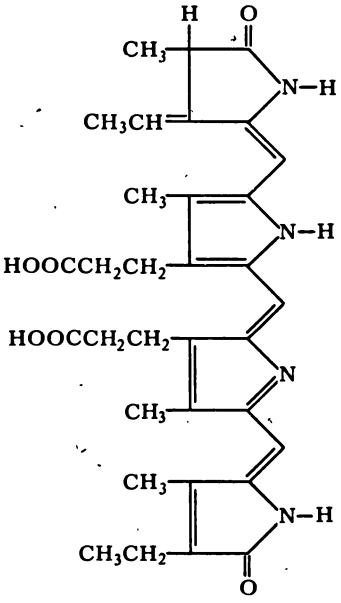
Структура хлорофиллов и бактериохлорофиллов
R_1—R_4— различные радикалы



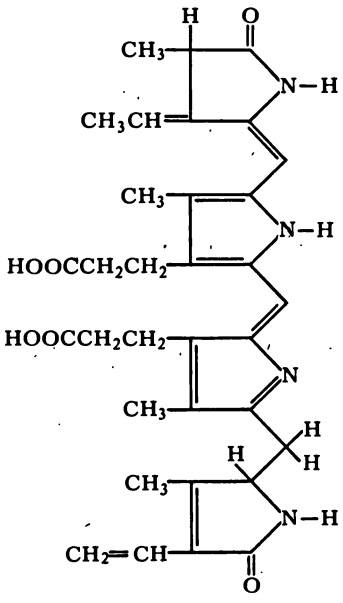
α – каротин

Животные и человек не способны к синтезу каротиноидов, но, получая его с пищей, используют для синтеза витамина А. Каротиноиды, подобно хлорофиллам, легко извлекаются из растений и используются в качестве лекарственных средств и красителей.

Фикобилины – пигменты багрянок, а также цианобактерий. По химической природе они представляют собой билины – вещества, близкие по составу к желчным кислотам, но соединенные с белками. Существуют красные фикобилины – фикоэритрины и синие – фикоцианины.



фикоциан



фикоэритрин

Фикобилины участвуют в фотосинтезе, доставляя поглощенную энергию света к молекулам хлорофилла.

Ядро

Ядро – обязательная и существеннейшая часть живой клетки всех эукариотических организмов. Это место хранения и воспроизводства наследственной информации, определяющей признаки данной клетки и всего организма в целом. Ядро служит также центром управления обменом веществ и почти всех процессов, происходящих в клетке. Из органоидов лишь митохондрии и пластиды в некоторой степени автономны и в части своих функций независимы от ядра. Клетки с удаленным ядром, как правило, быстро погибают. Отсутствует ядро в норме лишь в члениках ситовидных трубок флоэмы.

Чаще всего в клетках эукариот имеется лишь одно ядро, редко — два или несколько. Нормальное длительное существование в одной клетке двух неслившихся ядер *(дикарион)* характерно для многих грибов.

Размеры ядра различны; от 2—3 до 500 мкм (у половых клеток). Однако без специальной окраски ядро малозаметно. Форма его чаще всего шаровидная или эллипсоидальная. В молодых клетках оно занимает центральное положение, но позднее обычно смещается к оболочке, оттесняемое растущей вакуолью.

Общий план строения ядра одинаков у всех эукариотических организмов. Снаружи оно окружено двойной мембраной — ядерной оболочкой, пронизанной порами, на краях которых наружная мембрана переходит во внутреннюю. Содержимое интерфазного неделящегося ядра составляет *кариоплазма* (или *ядерный сок*), близкая по структуре к гиалоплазме. В кариоплазму погружены оформленные элементы: *хроматин* и *ядрышки*, а также рибосомы. По химическому составу ядро отличается высоким содержанием ДНК. Большая часть ДНК клетки находится в ядре, в комплексах с ядерными белками. Основная масса ДНК сосредоточена в хроматине — особых нуклеопротеидных нитях, рассеянных по всему ядру. В ядре заметны одно или несколько ядрышек. Подобно хроматину, ядрышки не имеют мембраны и свободно лежат в кариоплазме. Основная функция ядрышек — синтез некоторых форм РНК (в основном рибосомной) и формирование предшественников рибосом.

Хромосомы — органоиды делящегося клеточного ядра, являющиеся носителями генов. Основу хромосом составляет одна непрерывная двухцепочечная молекула ДНК, связанная преимущественно с особыми белками (гистонами) в нуклеопротеид. Строение молекулы ДНК обеспечивает запись наследственной информации. Управление синтезом белков осуществляется через посредство информационной РНК, образующейся в ядре под контролем ДНК и переходящей в цитоплазму (рис. 11). Хромосомы становятся видимыми во время клеточного деления и незаметны в интерфазе. Они образованы двумя сложенными по длине одинаковыми хроматидами. Близ середины хромосомы имеют перетяжку, скрепляющую хроматиды,— центромеру (рис. 12). В клетках тела растений каждая пара хромосом представлена двумя так называемыми гомологичными хромосомами, происходящими одна от материнского, а другая от отцовского организма (двойной, или диплоидный, набор хромосом). Половые клетки содержат только одну из двух гомологичных хромосом (гаплоидный набор). Число хромосом у разных организмов варьирует от двух до нескольких сотен. Все хромосомы в совокупности составляют хромосомный набор. Каждый вид имеет характерный и постоянный набор хромосом, закрепленный в процессе эволюции данного вида. Совокупность признаков хромосомного набора (число, размер, форма хромосом), характерных для того или иного вида, получила название *кариотипа*. Изменение хромосомного набора происходит только в результате хромосомных и геномных мутаций. Наследственное кратное увеличение числа наборов хромосом получило название *полиплоидии*; не кратное гаплоидному изменению — *анеуплоидии*. Исследование кариотипа играет существенную роль при изучении систематики организмов *(кариосистематика)*.

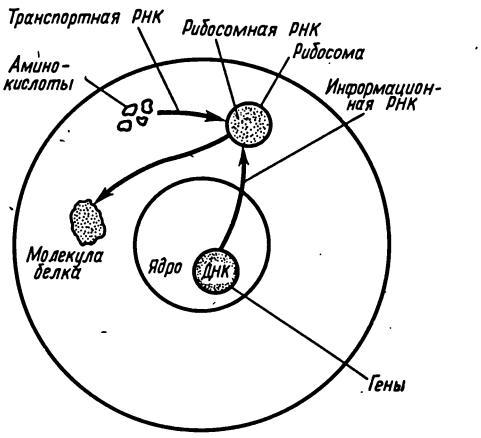


Рис. 11. Схема, демонстрирующая роль различных типов РНК в ядре и цитоплазме (по Винчестеру)

Растения *полиплоиды* часто характеризуются крупными размерами, повышенным содержанием ряда веществ,

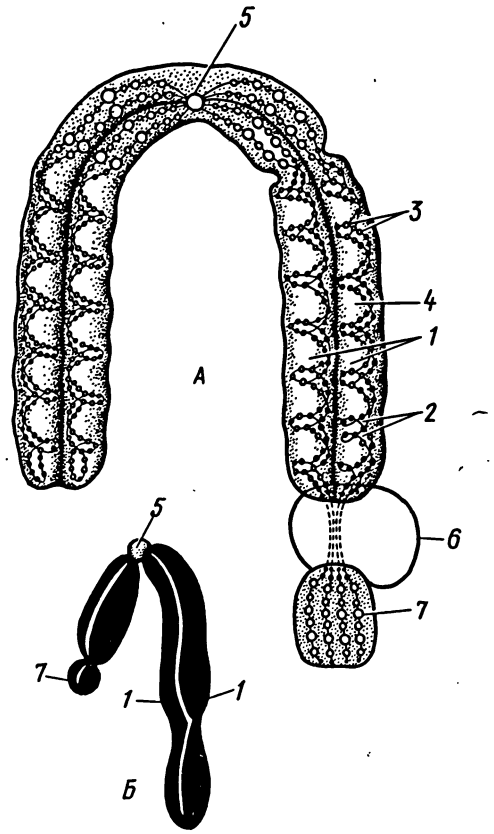


Рис. 12. Строение хромосом (схема). *А* – внутренняя структура; *Б* – общий вид:

1 – две хроматиды, т. е. половины хромосом, на которые она расщепляется продольно во время деления, *2* – хромонемы внутри хроматид, *3* – хромомеры, *4* – белковый матрикс хромосомы, *5* – первичная перетяжка с центромерой, *6* – ядрышко, *7* – спутник хромосомы

устойчивостью к неблагоприятным факторам внешней среды и другими хозяйственно полезными свойствами. Они представляют важный источник изменчивости и могут быть использованы как исходный материал для селекции и создания высокоурожайных сортов растений.

Цитокинез, митоз и мейоз

Деление и образование новых эукариотических клеток (цитокинез) связано с делением ядра. Новые ядра всегда возникают в результате деления уже существующих. Деление ядра сходно у подавляющего большинства организмов и получило название *митоза* (от греч. «митос» – нить). Биологическое значение митоза состоит в строго одинаковом распределении редуплицированных хромосом между дочерними клетками, что обеспечивает образование генетически равноценных клеток.

В процессе митоза выделяют несколько стадий, или фаз. Различают *профазу, метафазу, анафазу* и *телофазу* (рис. 13). В профазе при исследовании под световым микроскопом начинают появляться хромосомы, которые затем укорачиваются, обособляются и располагаются более упорядоченно. В конце профазы ядерная оболочка и ядрышко исчезают. В метафазе хромосомы окончательно обособляются и собираются в одной плоскости – экваториальной пластинке, посередине между полюсами бывшего ядра. Хроматиды начинают отделяться друг от друга, оставаясь связанными лишь в области центромеры. Микротрубочки в это время образуют ряд нитей, располагающихся между полюсами ядра подобно веретену («митотическое веретено»). В анафазе происходит деление центромеров, каждая хромосома разделяется на две самостоятельные хроматиды, которые становятся дочерними хромосомами и с помощью нитей веретена движутся к полюсам. К моменту телофазы дочерние хромосомы достигают полюсов клетки, веретено исчезает, хромосомы набухают, удлиняются и постепенно становятся вновь неразличимыми, принимая форму хроматиновых нитей. Одновременно появляются ядрышки и ядерная оболочка вокруг двух новых ядер, каждое из которых вступает в интерфазу. Вторая половина хромосом достраивается уже в интерфазном ядре. Продолжительность митоза в среднем составляет 1–2 ч.

После митоза происходит деление клетки (цитокинез). В процессе цитокинеза между двумя дочерними клетками образуется срединная пластинка, состоящая из пектиновых веществ. Первоначально клеточная пластинка имеет форму диска, растущего по направлению к стенкам материнской клетки за счет полисахаридов, доставляемых пузырьками Гольджи. Дочерние клетки вдвое меньше материнской, но затем растут, достигают

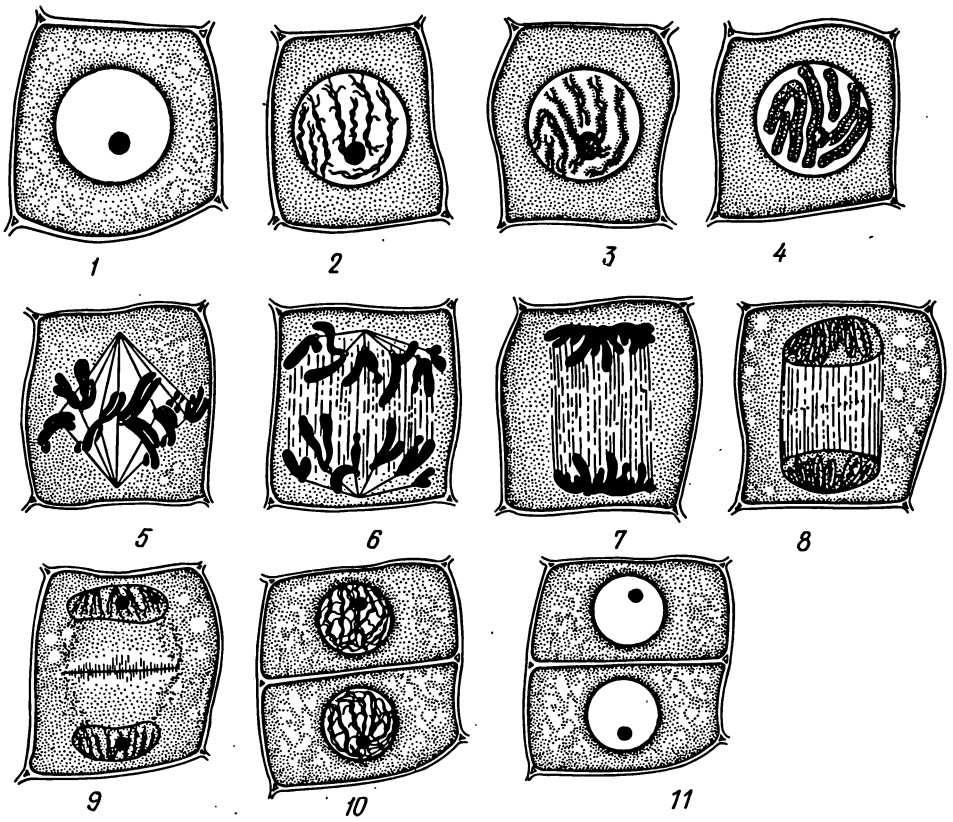


Рис. 13. Фазы митоза и цитокинез в кончике корня лука (схема):
1 – интерфаза, *2*, *3*, *4* – профаза, *5* – метафаза, *6* – анафаза, *7*, *8*, *9* – телофаза, *10* – цитокинез, *11* – дочерние клетки

определенного размера и могут снова делиться (в меристематических тканях) или начинают специализироваться (в постоянных тканях). Митоз осуществляется по мере роста тела растения, поэтому его нередко обозначают термином *соматическое деление* (от греч. «сома» – тело).

Мейоз (от греч. «мейозис» – уменьшение) – особый способ деления клеток, при котором в отличие от митоза происходит редукция (уменьшение) числа хромосом и переход клеток из диплоидного состояния в гаплоидное. У животных мейоз – основное звено гаметогенеза, т. е. процесса образования гамет, а у большинства растений – спорогенеза – процесса образования спор. Мейоз состоит из двух последовательных делений ядра, в процессе которых удвоение ДНК происходит один раз. Два деления мейоза сопровождаются редукцией (уменьшением) числа хромосом, и клетка из диплоидного состояния переходит в гаплоидное. Отличительной особенностью первого деления мейоза является сложная и сильно растянутая во времени профаза (профаза I), в которой выделяют 5 стадий. К моменту окончания профазы I фрагментируется ядерная оболочка и образуется веретено деления. На стадии метафазы I пары гомологичных хромосом (биваленты) выстраиваются по экватору веретена, образуя экваториальную пластинку. В анафазе I начинается движение гомологичных хромосом к противоположным полюсам клетки. Завершается первое деление телофазой I. Второе деление каждой из двух образовавшихся клеток условно делят на стадии: профаза II, прометафаза II, метафаза II, анафаза II

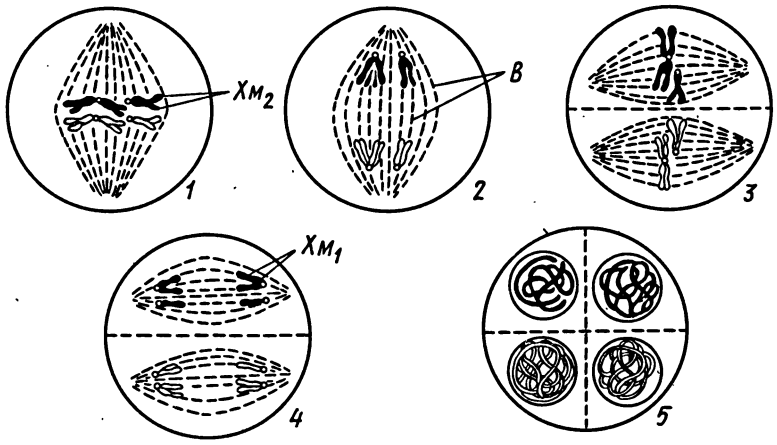


Рис. 14. Схема мейоза клетки с числом хромосом, равным 4:
1 – метафаза I (гомологичные хромосомы собраны попарно в экваториальной пластинке), *2* – анафаза I (гомологичные хромосомы отдаляются друг от друга к полюсам веретена без расщепления на хроматиды), *3* – метафаза II (хромосомы располагаются в экваториальной пластинке в один ряд, число их в каждой пластинке по сравнению с метафазой I уменьшено вдвое), *4* – анафаза II (после расщепления дочерние хромосомы отделяются друг от друга), *5* – телофаза II (образуется тетрада клеток). *В* – митотическое веретено, $Хм_1$ – хромосома из одной хроматиды, $Хм_2$ – хромосома из двух хроматид

и телофаза II. В результате двух последовательных делений из одной исходной диплоидной клетки образуются четыре гаплоидные, генетически разнородные клетки (рис. 14).

Вакуоли

Вакуоли (от лат. «вакуус» пустой) – полости в протопласте эукариотических клеток. У растений вакуоли – производные эндоплазматической сети, ограниченные мембраной – тонопластом и заполненные водянистым содержимым – клеточным соком. В молодых делящихся растительных клетках вакуоли представляют систему канальцев и пузырьков; по мере роста клеток они увеличиваются, а затем сливаются в одну большую центральную вакуоль. Она занимает от 70 до 90% объема клетки, в то время как протопласт располагается в виде тонкого постенного слоя.

Содержимое вакуоли – *клеточный сок* (pH 2–5) представляет собой водный раствор различных органических и неорганических веществ. По химическому составу и консистенции клеточный сок существенно отличается от протопласта. Эти различия связаны с избирательной проницаемостью тонопласта, выполняющего барьерную функцию. Большинство органических веществ, содержащихся в клеточном соке, относится к группе эргастических – продуктов метаболизма протопласта. В зависимости от потребностей клетки они могут накапливаться в вакуоле в значительных количествах либо полностью исчезать. Наиболее обычны различные углеводы, играющие роль запасных энергетических веществ, а также органические кислоты. В семенах вакуоли нередко содержат и белки-протеины. Растительные вакуоли часто служат местом концентрации разнообразных вторичных метаболитов – полифенольных соединений: *флавоноидов, антоцианов,* таннидов и азотсодержащих веществ – алкалоидов. В клеточном соке растворены также многие неорганические соединения.

Функции вакуолей многообразны. Они формируют внутреннюю водную среду клетки и с их помощью осуществляется регуляция водно-солевого обмена. Другая важнейшая роль вакуолей состоит в поддержании тургорного гидростатического давления внутриклеточной жидкости в клетке. Наконец, третья их функция –

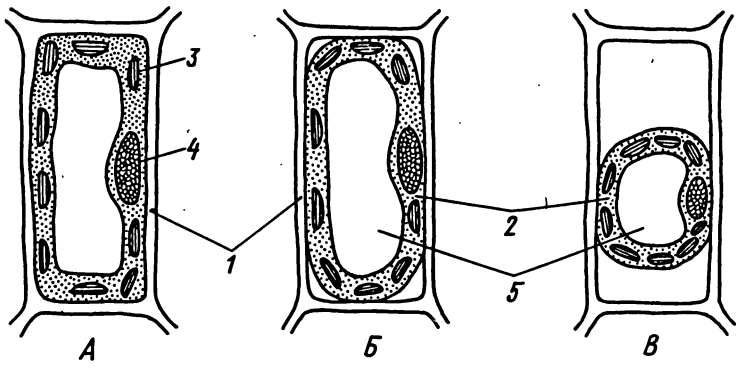


Рис. 15. Плазмолиз (схема). *А* – клетка в состоянии тургора (в изотоническом растворе); *Б* – начало плазмолиза; *В* – полный плазмолиз (*Б* и *В* – клетка помещена в раствор KNO_3):
1 – клеточная оболочка, *2* – цитоплазма, *3* – хлоропласт, *4* – ядро, *5* – центральная вакуоль

накопление запасных веществ и «захоронение» отбросов, т. е. конечных продуктов метаболизма клетки. Иногда вакуоли лизируют, разрушают токсичные или ненужные клетке вещества. Обычно это выполняется специальными небольшими вакуолями, содержащими соответствующие ферменты. Такие вакуоли получили название *лизосом*.

Тургорное давление в растительной клетке способствует поддержанию формы неодревесневших частей растений и их положения в пространстве. Оно служит также одним из факторов роста, обеспечивая рост клеток растяжением. Потеря тургора вызывает завядание растений. Тургорное давление связано с избирательной проницаемостью тонопласта для воды и явлением осмоса. *Осмос* – это односторонняя диффузия воды через полупроницаемую перегородку в сторону водного раствора солей. Поступающая в клеточный сок вода оказывает давление на цитоплазму, а через нее – на стенку клетки, вызывая напряженное ее состояние, или *тургор*. Недостаток воды в растении и тем самым в отдельной клетке ведет к явлению *плазмолиза*, т. е. к сокращению объема вакуоли и отделению протопластов от оболочки (рис. 15). Плазмолиз может быть вызван искусственно при погружении клетки в гипертонический раствор какой-либо соли или сахара. Плазмолиз обычно обратим и может служить показателем живого состояния протопласта.

Включения

Включения – это компоненты клетки, представляющие собой отложения веществ, временно выведенных из обмена, или конечные его продукты. Большинство включений видимы в световой микроскоп и располагаются либо в гиалоплазме и органоидах, либо в вакуоле. Существуют жидкие и твердые включения. К образованию включений ведет избыточное накопление веществ. Очень часто в виде включений откладываются запасные питательные вещества. Главнейшее и наиболее распространенное из них – полисахарид крахмал. Крахмал ряда злаков, клубней картофеля, ряда тропических видов – важнейший источник углеводов в рационе человека. Первичный ассимиляционный крахмал образуется только в хлоропластах. Ночью, когда фотосинтез прекращается, ассимиляционный крахмал ферментативно гидролизуется до сахаров и транспортируется в другие части растения.

В запасающих тканях различных органов, особенно в клубнях, луковицах, корневищах и др., в особом типе лейкопластов – *амилопластах* (от лат. «амилум» – крахмал) часть сахаров откладывается в виде зерен вторичного крахмала. Рост *крахмальных зерен* происходит путем наложения новых слоев крахмала на старые, поэтому они имеют слоистую структуру. Если имеется один центр, вокруг которого откладываются слои крах-

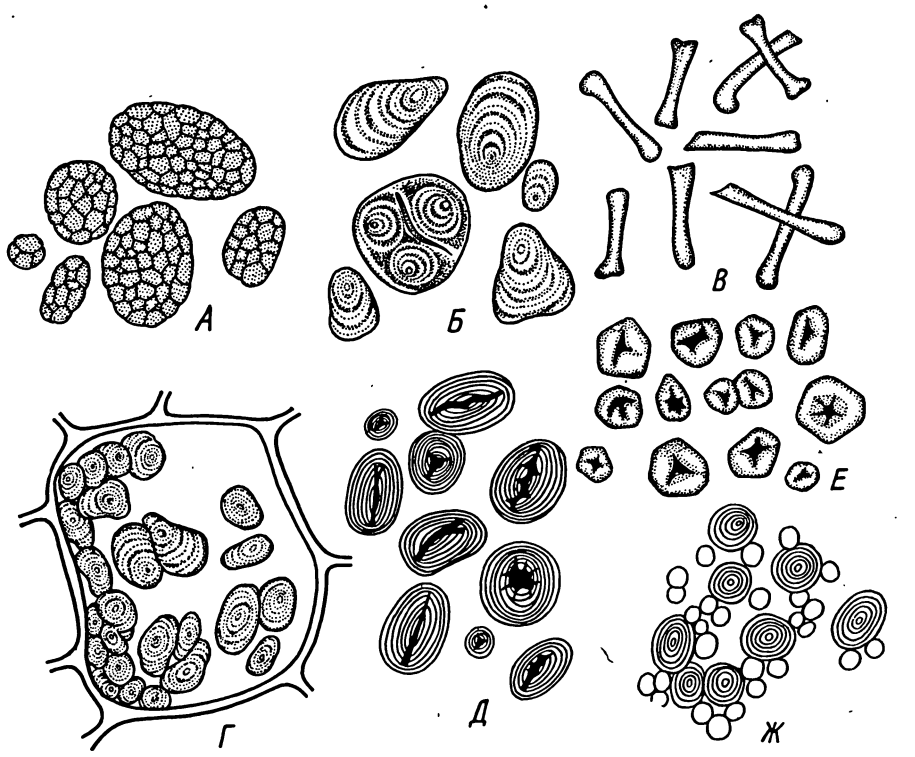


Рис. 16. Крахмальные зерна. *А* – овса (сложные); *Б* – картофеля (простые и полусложные); *В* – молочая (простые); *Г* – в клетках черешка герани; *Д* – фасоли (простые); *Е* – кукурузы (простые); *Ж* – пшеницы (простые мелкие и крупные)

мала, то возникает простое зерно, если два и более, то образуется сложное зерно, состоящее как бы из нескольких простых. Полусложное зерно формируется в тех случаях, если крахмал сначала откладывается вокруг нескольких точек, а затем после соприкосновения простых зерен вокруг них возникают общие слои (рис. 16). Расположение слоев может быть концентрическим или эксцентрическим, что также определяет особенности строения крахмальных зерен.

Липидные (жировые) капли обычно располагаются в гиалоплазме и встречаются практически во всех растительных клетках. Это основной тип запасных питательных веществ большинства растений. В семенах некоторых из них (подсолнечник, хлопчатник, арахис, соя) масло составляет до 40% массы сухого вещества. Растительные жиры, используемые человеком в технике, пищевой промышленности и медицине, добываются главным образом из семян путем прессования.

Запасные белки относятся к категории простых белков – протеинов в отличие от сложных белков – протеидов, составляющих основу протопласта. Наиболее часто запасные белки откладываются в семенах. Очень богаты белками семена многих используемых в пищу и кормовых видов бобовых. Иногда протеины обнаруживаются в ядре и гиалоплазме в виде трудно различимых в световой микроскоп кристаллоподобных структур. Однако чаще запасные белки накапливаются в вакуолях и выпадают в осадок при потере влаги в процессе созревания семян. Обычно осаждающиеся белки образуют зерна округлой или эллиптической формы, называемые *алейроновыми*. Если алейроновые зерна не имеют заметной внутренней структуры, их называют простыми. Иногда же в алейроновых зернах среди аморфного белка заметны один или несколько кристаллоподобных структур *(кристаллоидов)*, способных в отличие от настоящих кристаллов набухать в воде. Помимо кристаллоидов, в алей-

роновых зернах встречаются блестящие бесцветные тельца округлой формы — глобоиды. Алейроновые зерна, содержащие кристаллоиды и глобоиды, называют сложными. Алейроновые зерна каждого вида растений, подобно зернам крахмала, имеют определенную структуру (рис. 17).

Растения не имеют, подобно животным, специальных выделительных органов и нередко накапливают конечные продукты жизнедеятельности протопласта в виде солей оксалата или карбоната кальция. Кристаллические включения в значительных количествах образуются в тканях и органах, которые периодически сбрасываются растениями (листья, кора). Они откладываются исключительно в вакуолях. Форма их достаточно разнообразна: одиночные многогранники, стилоиды (палочковидные кристаллы), игольчатые кристаллы — *рафиды*, скопления множества мелких кристаллов — *кристаллический песок*, сростки кристаллов — *друзы* (рис. 18). Форма кристаллов нередко специфична для определенных таксонов и иногда используется для их микродиагностики

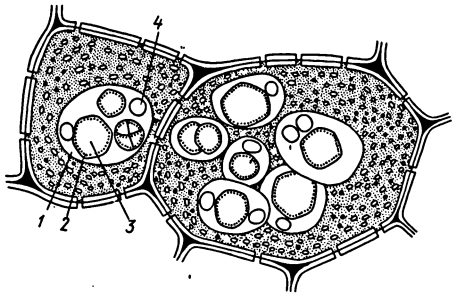


Рис. 17. Алейроновые зерна в семенах клещевины:
1 — алейроновое зерно, *2* — оболочка алейронового зерна, *3* — кристаллоид, *4* — глобоид

в фармакогнозии, в практике судебной экспертизы и т. д.

Кристаллическим включениям близки *цистолиты* (от греч. «цистис» — пузырь, «литос» — камень). Они чаще всего состоят из карбоната кальция или кремнезема и представляют собой гроздевидные образования, возникающие на выступах клеточной оболочки, вдающейся внутрь клетки. Цистолиты характерны для растений из семейств крапивных, тутовых и др.

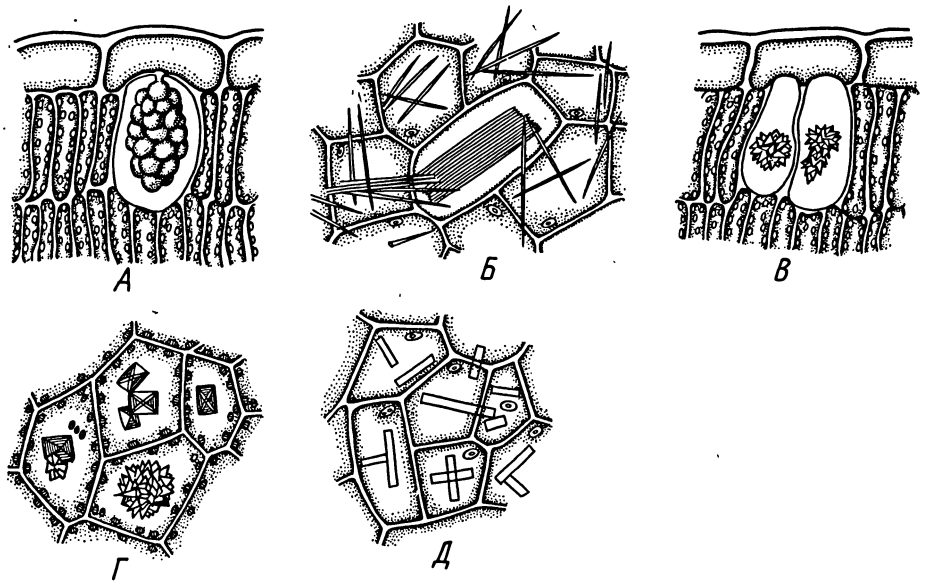


Рис. 18. Кристаллы и скопления минеральных солей в клетках. *А* — цистолит в клетке эпидермы листа инжира; *Б* — рафиды в клетках листа традесканции; *В* — друзы в клетках палисадной ткани листа инжира; *Г* — друзы и одиночные кристаллы в клетках черешка бегонии; *Д* — одиночные кристаллы в клетках эпидермы чешуи луковицы лука

Клеточная оболочка

Клеточная оболочка[1] у растений — это структурное образование, располагающееся по периферии клетки, за пределами плазмалеммы, придающее клетке прочность, сохраняющее ее форму и защищающее протопласт.

Клеточная оболочка растений противостоит высокому осмотическому давлению большой центральной вакуоли и препятствует разрыву клетки. Кроме того, совокупность прочных клеточных оболочек выполняет роль своеобразного внешнего скелета, поддерживающего форму растения и придающего ему механическую прочность. Клеточная оболочка, обладая большой прочностью, в то же время способна к росту и прежде всего к росту растяжением. Эти два в известной степени противоположных требования удовлетворяются за счет особенностей ее строения и химического состава.

Клеточная оболочка, как правило, прозрачна и легко пропускает солнечный свет. Через нее легко проникают вода и низкомолекулярные вещества, но для высокомолекулярных веществ она полностью или частично непроницаема. У многоклеточных организмов оболочки соседних клеток скреплены между собой пектиновыми веществами, образующими срединную пластинку.

При специальной обработке растительных тканей некоторыми веществами (крепкие щелочи, азотная кислота) оболочки соседних клеток разъединяются в результате разрушения срединной пластинки. Этот процесс называется *мацерацией*. Естественная мацерация происходит у перезрелых плодов груши, дыни, персика и др.

В результате тургорного давления оболочки соседних клеток в углах округляются и между ними образуются межклетники.

Оболочка клеток представляет собой продукт жизнедеятельности ее протопласта. Поэтому стенка может расти только находясь в контакте с протопластом. Однако при отмирании протопласта оболочка сохраняется и мертвая клетка может продолжать выполнять функции проведения или играет роль механической опоры.

Основу клеточной оболочки составляют высокополимерные углеводы: молекулы целлюлозы (клетчатки), собранные в сложные пучки — фибриллы, образующие каркас, погруженный в основу (матрикс), состоящую из гемицеллюлоз и пектинов. Молекулы целлюлозы состоят из большого числа линейно расположенных мономеров — остатков глюкозы. Она очень стойка, не растворяется в разбавленных кислотах и даже в концентрированных щелочах. Эластичный целлюлозный скелет придает клеточной оболочке механическую прочность. Первоначально число микрофибрилл, образованных молекулами целлюлозы, в клеточной оболочке относительно невелико, но с возрастом оно увеличивается и клетка становится не способной к росту растяжением (рис. 19).

Гемицеллюлозы отличаются от целлюлозы составом мономеров и разветвленным их расположением в молекулах. Являясь главными компонентами пластичного матрикса, гемицеллюлозы придают клеточной оболочке дополнительную прочность, но не препятствуют ее росту. Гемицеллюлозы могут быть и запасным веществом, так как легко гидролизуются на маннозу и галактозу. Кроме гемицеллюлоз в матрикс, а также в срединную пластинку входят *пектиновые вещества*, или *пектины*, полисахариды, образованные мономерами — уроновыми кислотами. Эти вещества скрепляют, склеивают оболочки соседних клеток.

Помимо полисахаридов, в матриксе оболочек многих клеток часто обнаруживаются неуглеводные компоненты. Наиболее обычен из них *лигнин* — полимерное вещество полифенольной природы. Содержание его в оболочках некоторых видов клеток может достигать 30%. Лигнин откладывается в конце роста оболочки. Процесс отложения лигнина получил название одревеснения, или лигнификации. Оболочка, пропитанная лигнином, очень прочна и тверда. Лигнифицируются чаще всего оболочки клеток, подвергаю-

[1] Нередко в качестве синонима термина «клеточная оболочка» в учебной и научной литературе используется термин «клеточная стенка».

щихся механическим нагрузкам. Клетка, покрытая сильно лигнифицированной оболочкой, обычно рано или поздно отмирает.

Оболочки некоторых типов клеток могут включать слои липидов: *восков, кутина* и *суберина*. Кутин и воск обычно покрывают наружные стенки клеток эпидермы. Слой кутина создает на поверхности растения водо- и воздухонепроницаемый слой кутикулы. Суберин пропитывает оболочку. Он полностью непроницаем для воды и газов, поэтому такая суберинизированная, или опробковевшая, клетка быстро отмирает.

Основную роль в образовании клеточной оболочки играют комплекс Гольджи и плазмалемма, синтезирующие необходимые полисахариды. При делении меристематических клеток первоначально образуется срединная пластинка, образованная главным образом аморфными пектиновыми веществами. Протопласт каждой дочерней клетки откладывает со своей стороны на срединную пластинку собственную оболочку, состоящую главным образом из гемицеллюлозы. При этом клетка растет, растягиваясь главным образом под влиянием тургорного давления, а новые порции гемицеллюлозы «внедряются» в растягивающуюся оболочку. В клетках, прекративших рост, новые порции целлюлозы и гемицеллюлоз откладываются изнутри (рост клеточной оболочки наложением). Оболочки делящихся и растущих клеток называют *первичными*. Они богаты водой и содержание целлюлозы в них относительно невелико (не более 30%). Для многих клеток отложение новых слоев оболочки прекращается с прекращением роста клетки. У других клеток отложение оболочки изнутри продолжается и по достижении окончательного размера. При этом толщина клеточной стенки увеличивается, а объем полости клетки сокращается. Такой процесс носит название вторичного утолщения оболочки, а сама оболочка называется *вторичной*. Вторичная оболочка выполняет главным образом механическую функцию (рис. 20). Наиболее обычна она в клетках опорных тканей. Химический состав вторичной оболочки иной, чем у первичной. В ней

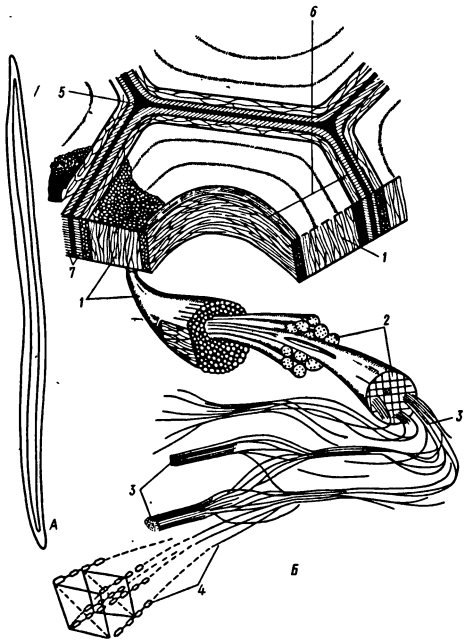


Рис. 19. Поперечный срез древесных волокон на стыке смежных клеток (схема). *А* – отдельное волокно; *Б* – последовательное изображение фибрилл, микрофибрилл, мицелл и участков молекулы целлюлозы:

1 – фибриллы, *2* – микрофибриллы, *3* – мицеллы, *4* – участок молекулы целлюлозы, *5* – срединная пластинка, *6* – слой вторичной оболочки, *7* – первичная оболочка

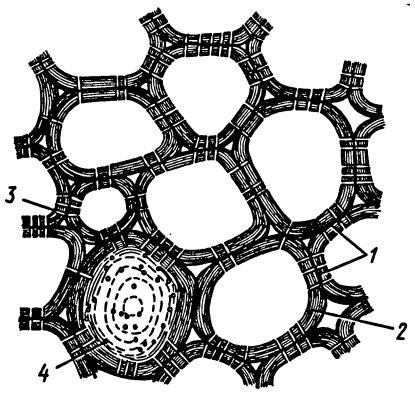


Рис. 20. Клетки сердцевины побега лавровишни лекарственной:

1 – первичная оболочка, *2* – вторичная оболочка, *3* – простые поры, *4* – то же, вид сверху

содержится меньше воды, а количество целлюлозы достигает 40–50% от массы сухого вещества.

Вторичная оболочка иногда откладывается неравномерно. У части сосудов она имеет вид отдельных колец или спи-

ралей. Это позволяет клеткам сохранять способность к растяжению в длину. Стенки клеток, имеющие вторичные утолщения, часто одревеснеют вследствие отложения в их матриксе лигнина.

В стенках соседних клеток, как правило одна против другой, образуются поры. *Порой* называют перерывы во вторичной оболочке, т. е. те места, где она не откладывается и клетки разделяют лишь первичная оболочка и срединная пластинка. Участки первичной оболочки обеих клеток и срединную пластинку, разделяющие соседствующие поры смежных клеток, называют *замыкающей пленкой поры*. Поэтому, несмотря на отсутствие вторичных утолщений, сквозного отверстия в порах нет. Замыкающую пленку поры пронизывают плазмодесменные канальцы.

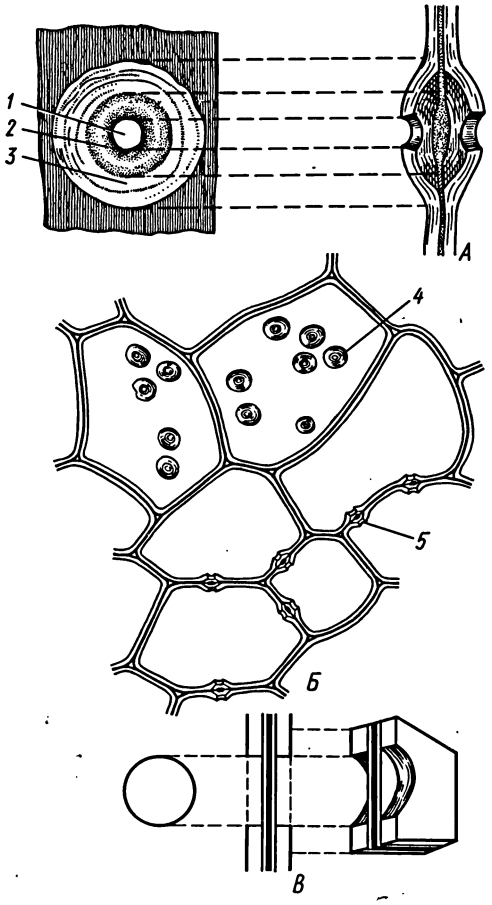


Рис. 21. Окаймленные и простые поры на стенках паренхимных клеток хвои сосны эльдарской. *А* – модель окаймленной поры (справа на поперечном срезе, слева – вид сверху); *Б* – вид окаймленных пор на стенках клеток; *В* – модель простой поры:

1 – отверстие (аппертура) поры, *2* – торус и тень каймы, образованной торусом, *3* – пленка поры (образована вторичной оболочкой), *4* – вид поры в плане, *5* – вид поры в разрезе на стенках клеток

Живое содержимое соседних клеток связано друг с другом через специальные цитоплазматические нити – *плазмодесмы*. Плазмодесмы располагаются в канальцах, образующихся при формировании клеточной стенки. Посредством плазмодесм осуществляется передача раздражений и передвижение веществ от клетки к клетке.

Каждая пора имеет поровую камеру. В тех случаях, когда откладывается мощная вторичная оболочка, камеры превращаются в поровые каналы. В клетках паренхимных и механических тканей вторичная оболочка обычно резко прерывается у краев камеры или порового канала, диаметр которых благодаря этому почти не изменяется по всей толще вторичной оболочки. Поры такого типа называются *простыми*, а комбинацию двух простых пор – *простой парой пор*. В водопроводящих элементах – сосудах и трахеидах – вторичная оболочка нередко нависает над камерой в виде свода, образуя окаймление. Такие поры получили название *окаймленных* или *окаймленной пары пор* (рис. 21). Поровая камера, ограниченная окаймлением, открывается в полость клетки через отверстие в окаймлении – апертуру поры. Поры облегчают транспорт воды и растворенных веществ от клетки к клетке.

Из 30 млрд. т углерода, которые высшие растения ежегодно превращают в органические соединения, около $^1/_3$ приходится на целлюлозу. Целлюлоза, получаемая из древесины, исключительно широко используется в промышленности, прежде всего для производства бумаги. Использовалась целлюлоза также для производства взрывчатых веществ и некоторых видов пластических масс. Почти чистую целлюлозу представляет собой так называемый алигнин, применяемый в качестве легкого укупорочного материала для ряда лекарственных форм.

Широко используются также пектиновые вещества в силу их желирующей способности. Пектиновые вещества применяют в кондитерской, пищевой и отчасти медицинской промышленности. Получают их из яблок, лимонов, сахарной свеклы, корзинок подсолнечника и т. д.

Глава II
ТКАНИ

У большинства наземных растений клетки тела неодинаковы по своим функциям, строению и происхождению. Эта разнородность возникла и закрепилась в процессе приспособления растений к различиям воздушной и почвенной сред. Системы клеток, структурно и функционально сходные друг с другом и обычно имеющие общее происхождение, получили название *тканей*. Ткани имеются почти у всех высших растений. Нет их только у части моховидных (печеночники). Водоросли и багрянки (низшие растения), как правило, также не имеют развитых тканей.

Ткани, состоящие из одного типа клеток, получили название простых, а состоящие из разных типов клеток – сложных, или комплексных. Существуют различные классификации тканей, но все они достаточно условны. Растительные ткани делят на несколько групп в зависимости от основной функции: 1) меристемы, или образовательные ткани; 2) покровные; 3) проводящие; 4) механические; 5) основные; 6) секреторные, или выделительные.

Лишь клетки меристематических тканей способны к делению. Клетки прочих тканей, как правило, к делению неспособны, и их число увеличивается за счет деятельности соответствующих меристем. Такие ткани называют *постоянными*. Постоянные ткани возникают из меристем в результате клеточной дифференцировки. Дифференцировка заключается в том, что в ходе индивидуального развития организма (онтогенеза) возникают качественные различия между первоначально однородными клетками, при этом изменяются строение и функциональные свойства клеток. Обычно дифференцировка необратима. На ход ее оказывают влияние вещества, выполняющие роль гормонов.

МЕРИСТЕМЫ, ИЛИ ОБРАЗОВАТЕЛЬНЫЕ ТКАНИ

Меристемы (от греч. «меристос» – делимый), или образовательные ткани, обладают способностью к делению и образованию новых клеток. За счет меристем формируются все прочие ткани и осуществляется длительный (в течение всей жизни) рост растения. У животных меристемы отсутствуют, чем объясняется ограниченный период их роста. Клетки меристем отличаются высокой метаболической активностью. Одни клетки меристем, получившие название инициальных, задерживаются на эмбриональной стадии развития в течение всей жизни растения, другие постепенно дифференцируются и превращаются в клетки различных постоянных тканей. Инициальная клетка меристемы принципиально может дать начало любой клетке организма. Тело наземных растений – производное относительно немногих инициальных клеток.

Первичные меристемы обладают меристематической активностью, т. е. способны к делению изначально. В ряде случаев способность к активному делению может вновь возникнуть и у клеток, уже почти утративших это свойство. Такие «вновь» возникшие меристемы называют *вторичными*.

В теле растения меристемы занимают различное положение, что позволяет их классифицировать. По положению в растении выделяют верхушечные, или апикальные (от лат. «апекс» – верхушка), боковые, или латеральные (от лат. «латус» – бок), и интеркалярные меристемы.

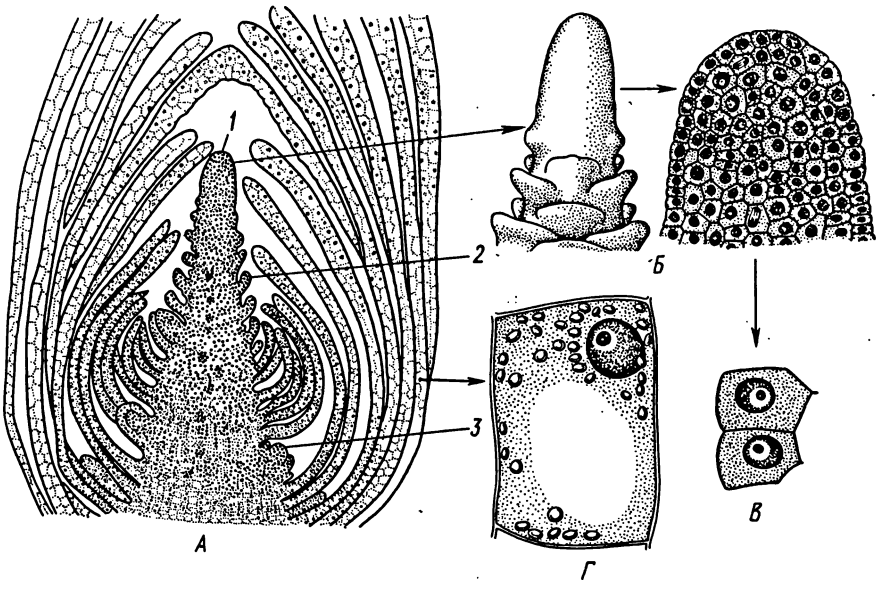
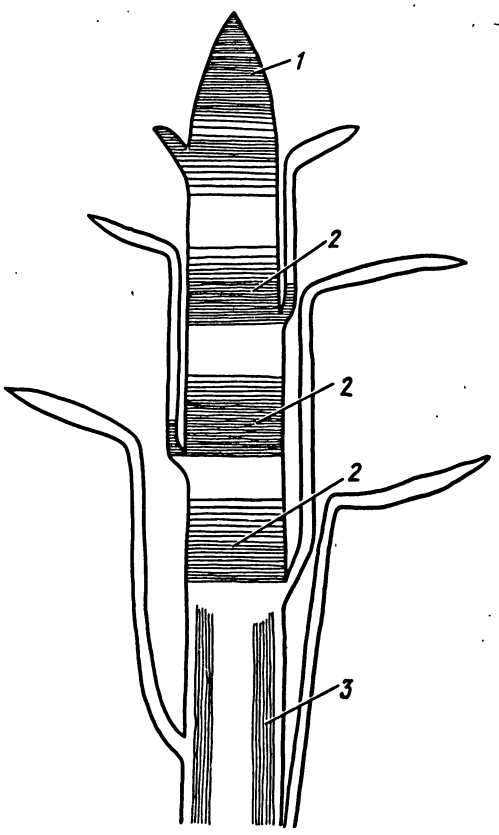


Рис. 22. Верхушечная меристема побега элодеи. *А* – продольный срез; *Б* – конус нарастания (внешний вид и продольный срез); *В* – клетки первичной меристемы; *Г* – паренхимная клетка сформировавшегося листа:
1 – конус нарастания, *2* – зачаток листа, *3* – бугорок пазушной почки



Апикальные меристемы располагаются на верхушках осевых органов растения и обеспечивают рост тела в длину, а латеральные – преимущественно рост в толщину. Каждый побег и корень, а также зародышевый корешок, почечка зародыша имеют апикальную меристему. Апикальные меристемы первичны и образуют конусы нарастания корня и побега (рис. 22).

Латеральные меристемы располагаются параллельно боковым поверхностям осевых органов, образуя своего рода цилиндры, на поперечных срезах имеющие вид колец. Часть из них относится к первичным. Первичными меристемами являются *прокамбий* и *перицикл*, вторичными – *камбий* и *феллоген*.

Интеркалярные, или *вставочные*, меристемы чаще первичны и сохраняются в виде отдельных участков в зонах активного роста (например, у оснований междоузлий, в основаниях черешков листьев) (рис. 23).

Рис. 23. Схема расположения различных меристем в растении:
1 – верхушечная (апикальная) меристема, *2* – интеркалярная меристема, *3* – боковая (латеральная) меристема

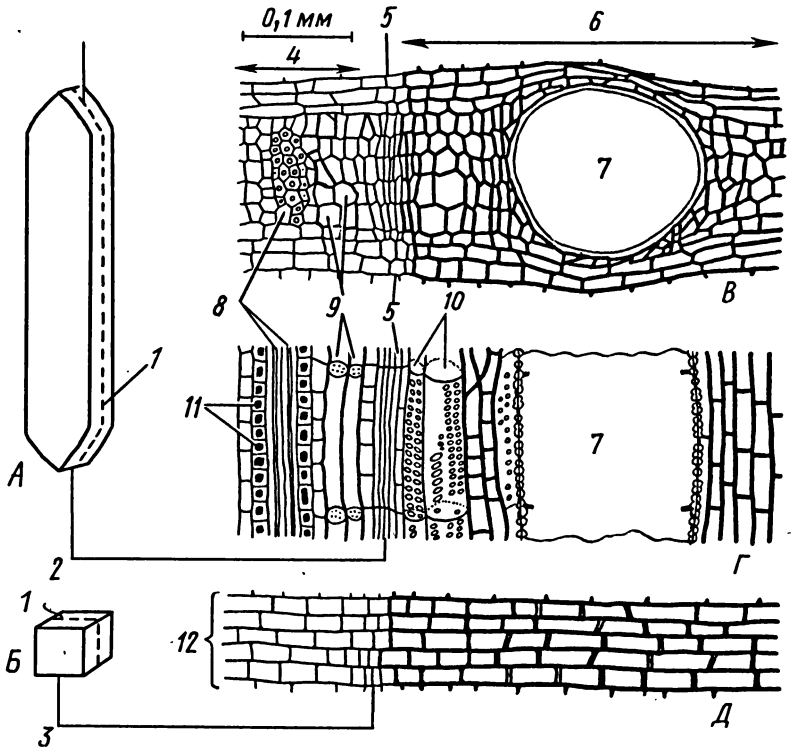


Рис. 24. Камбий и производные ткани. *А* – схема вычлененной инициальной клетки камбия, дающей начало проводящим и волокнистым элементам флоэмы и ксилемы; *Б* – схема вычлененной инициальной клетки камбия, дающей начало паренхимным элементам сердцевинных лучей; из аналогичных клеток возникает и паренхима флоэмы и ксилемы; *В* – поперечный срез через участок побега, захватывающий флоэму, камбий и ксилему; *Г* – продольно-радиальный срез через тот же участок (см. пункт *В*); *Д* – продольно-радиальный срез через сердцевинный луч (светлая сторона – флоэмная часть, более темная – ксилемная):

1 – плоскость деления инициальных клеток, *2* – инициальные клетки камбия, дающие начало проводящим и волокнистым элементам флоэмы и ксилемы, *3* – инициальные клетки камбия, дающие начало паренхимным клеткам сердцевинных лучей, *4* – флоэма, *5* – камбий, *6* – ксилема, *7* – крупный сосуд, *8* – группа волокон, *9* – ситовидные трубки, *10* – небольшие сосуды, *11* – кристаллы, *12* – сердцевинный луч

Существуют также *раневые меристемы*. Они образуются в местах повреждения тканей и органов и дают начало *каллюсу* – особой ткани, состоящей из однородных паренхимных клеток, прикрывающих место поражения. Каллюсообразовательная способность растений используется в практике садоводства при размножении их черенками и прививками. Чем интенсивнее каллюсообразование, тем больше гарантия срастания подвоя с привоем и укоренения черенков. Образование каллюса – необходимое условие культуры тканей растения на искусственных средах.

Клетки апикальных меристем более или менее изодиаметричны по размерам и многогранны по форме. Межклетников между ними нет, оболочки тонкие, содержат мало целлюлозы. Полость клетки заполнена густой цитоплазмой с относительно крупным ядром, занимающим центральное положение. Вакуоли многочисленные, мелкие, но под световым микроскопом обычно не заметны. Эргастические вещества, как правило, отсут-

ствуют. Пластид и митохондрий мало и они мелки.

Клетки боковых меристем различны по величине и форме. Они примерно соответствуют клеткам тех постоянных тканей, которые из них в дальнейшем возникают. Так, в камбии встречаются как паренхимные, так и прозенхимные инициали. Из паренхимных инициалей образуется паренхима проводящих тканей, а из прозенхимных — проводящие элементы (рис. 24).

ПОКРОВНЫЕ ТКАНИ

Покровные ткани располагаются на границе с внешней средой. Большинство из них состоит из плотно сомкнутых живых, реже мертвых клеток. Покровные ткани выполняют барьерную роль, защищая внутренние ткани от высыхания и повреждения. Одна из функций покровных тканей — регуляция газообмена и транспирации. Некоторые покровные ткани способны к всасыванию и выделению, активно регулируя скорость и избирательность проникновения веществ через них. Покровные ткани — барьер для проникновения патогенных микроорганизмов. Эволюционно покровная ткань — очень древнее образование, возникшее в момент выхода растений из водной среды на сушу. Подобно прочим постоянным тканям, покровные ткани возникают в процессе онтогенеза из меристем.

Принято различать первичные покровные ткани, образующиеся в результате дифференцировки клеток первичных меристем. Это *эпидерма* и *эпиблема*. Вторичная покровная ткань — *перидерма* — образуется из вторичной меристемы феллогена.

Эпидерма

Листья и молодые зеленые побеги, как чехлом, покрыты однорядной первичной покровной тканью — эпидермой. Изредка эпидерма многослойна. Эпидерма возникает из самого наружного слоя клеток — конуса нарастания. Это сложная ткань, поскольку ее клетки различаются по форме и отчасти по функциям. В частности, от остальных клеток эпидермы резко отличаются клетки, образующие устьица, и клетки трихом. Наружная поверхность клеток эпидермы часто покрыта слоем *кутикулы* или, реже, восковым налетом различной толщины. Кутикула может достигать значительной толщины, особенно у растений засушливых местообитаний. Нередко ее поверхность покрыта различного рода складками или бородавчатыми выростами. Исключая устьичные щели, клетки эпидермы плотно сомкнуты, т. е. отсутствуют межклетники. Главная функция эпидермы — регуляция газообмена и транспирации, т. е. испарения воды растением. Газообмен и транспирация осуществляются преимущественно через устьица, но частично и через кутикулу. Кроме того, через поры и тяжи пектиновых веществ в наружных стенках клеточных оболочек эпидермы проникают вода и неорганические питательные вещества, что особенно характерно для водных растений. Иногда эпидерма выполняет необычные для этой ткани функции — такие, как фотосинтез (у части водных растений), запасание воды (у некоторых пустынных растений), секрецию веществ вторичного метаболизма (ряд эфиромасличных растений).

Характер клеток эпидермы различен, большинство из них, получившее название основных клеток эпидермы, таблитчатые, разнообразны в очертаниях (рис. 25). Боковые стенки нередко извилисты, что повышает плотность их сцепления друг с другом, реже прямые. Эпидермальные клетки осевых органов и листьев многих однодольных сильно вытянуты вдоль оси органа.

В основных клетках эпидермы обнаруживается тонкий постенный слой протопласта с мелкими редкими лейкопластами и ядром.

Часто всю полость эпидермальной клетки занимает одна крупная вакуоля. Клеточный сок ее бесцветен, но иногда, особенно в эпидерме цветков и плодов, он окрашен. Стенки эпидермальных клеток утолщены неравномерно. Обычно наиболее сильно утолщена наружная стенка, а боковые и внутренние — тонкие. Иногда в клетках эпидермы встречаются кристаллы, клетки многих злаков пропитаны кремнеземом. Клетки эпидермы

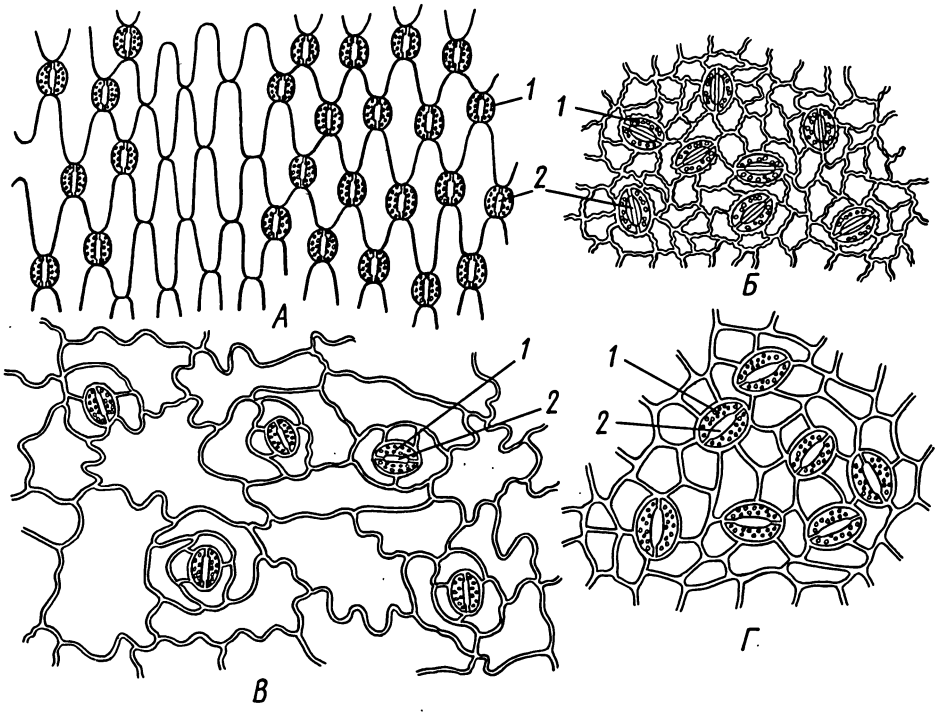


Рис. 25. Эпидерма различных растений (в плане). *А* – хлорофитум (*Chlorophytum*), представитель однодольных; *Б* – плющ обыкновенный (*Hedera helix*); *В* – герань душистая (*Pelargonium graveolens*); *Г* – шелковица белая (*Morus alba*); *Б–Г* – представители двудольных: *1* – замыкающая клетка, *2* – устьичная щель

многих семян содержат полисахариды в виде слизи, которая при увлажнении набухает. Семена при этом легко приклеиваются к движущимся предметам и таким образом распространяются.

У некоторых растений под эпидермой расположена особая ткань – *гиподерма*. Она выполняет отчасти механическую функцию, отчасти предохраняет растение от избыточного испарения.

Устьица представляют собой высокоспециализированные образования эпидермы, состоящие из двух замыкающих клеток и устьичной щели (своеобразного межклетника) между ними. Стенки замыкающих клеток утолщены неравномерно: направленные к щели (брюшные) толще стенок, направленных от щели (спинных). Щель может расширяться и сужаться, регулируя транспирацию и газообмен. Под щелью располагается «дыхательная», или воздушная, полость, окруженная клетками мякоти листа. Клетки эпидермы, примыкающие к замыкающим, получили название побочных или околоустьичных. Они участвуют в движении замыкающих клеток. Замыкающие и побочные клетки образуют *устьичный аппарат* (рис. 26). Число побочных клеток и их расположение относительно устьичной щели позволяют выделять ряд *устьичных типов* (до 15). Их изучение получило название *стоматографии* (от греч. «стома» – устьице). Данные стоматографии нередко используются в систематике растений для уточнения систематического положения таксонов, а также в фармакогнозии для микродиагностики лекарственного растительного сырья. Наиболее часто встречающиеся устьичные типы показаны на рис. 27.

Для всех групп высших растений, исключая хвойные, весьма обычен аномоцитный тип устьичного аппарата (от греч. «аномос» – беспорядочный). Побочные клетки не отличаются от остальных клеток эпидермы. Диацитный тип (от греч. «диа» – через) характеризуется только двумя побочными клетка-

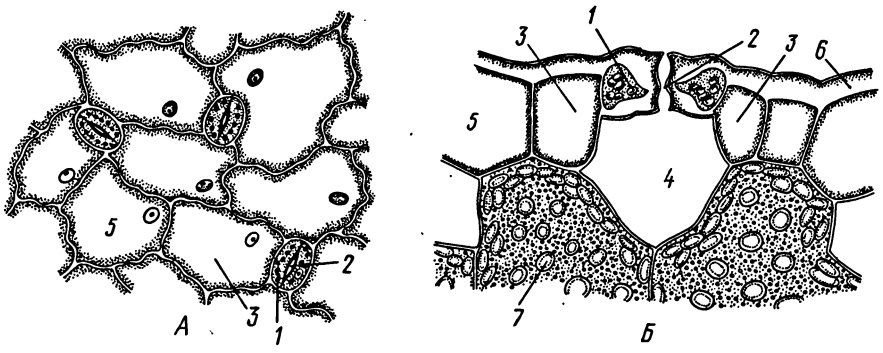


Рис. 26. Строение устьица (схема). *А* — вид сверху; *Б* — поперечный срез:
1 — замыкающая клетка, *2* — устьичная щель, *3* — побочные клетки, *4* — «дыхательная» полость, *5* — эпидермальные клетки, *6* — кутикула, *7* — хлоропласты клеток мезофилла

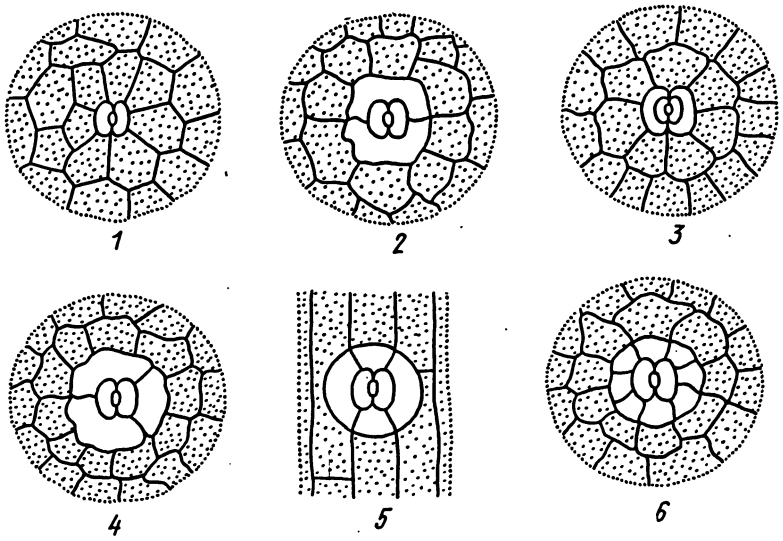


Рис. 27. Основные типы устьиц:
1 — аномоцитный (во всех группах высших растений, исключая хвощи), *2* — диацитный (у папоротников и цветковых), *3* — парацитный (у папоротников, хвощей, цветковых и гнетопсид), *4* — анизоцитный (только у цветковых), *5* — тетрацитный (главным образом у однодольных), *6* — энциклоцитный (у папоротников, голосеменных и цветковых)

ми, общая стенка которых находится под прямым углом к замыкающим клеткам. Этот тип обнаружен у некоторых цветковых, в частности у большинства губоцветных и гвоздичных. При парацитном типе (от греч. «пара» — рядом) побочные клетки располагаются параллельно замыкающим и устьичной щели. Он найден у папоротников, хвощей и ряда цветковых растений. Только у цветковых растений обнаружен анизоцитный тип (от греч. «анизос» — неравный). Здесь замыкающие клетки окружены тремя побочными, одна из которых заметно крупнее или мельче остальных. Однодольные характеризуются преимущественно тетрацитным типом устьичного аппарата (от греч. «тетра» — четыре). При энциклоцитном типе (от греч. «киклос» — колесо) побочные клетки образуют узкое кольцо вокруг замыкающих клеток. Подобная структура найдена у папоротников, голосеменных и ряда цветковых. Наконец, для актиноцитного типа (от греч. «актис» — луч) характерны несколько побочных клеток, радиально расходящихся от замыкающих клеток. Встречается этот тип только у цветковых. Расположение

замыкающих клеток относительно прочих клеток эпидермы у разных видов неодинаково. В одних случаях замыкающие клетки находятся на одном уровне с эпидермальными, иногда выступают над ними или, напротив, залегают значительно глубже (погруженные устьица). Последнее наблюдается у растений, приспособленных к изменениям режима испарения (лист олеандра). Иногда углубления, в которых располагаются устьица, выстланы или прикрыты волосками и называются *устьичными криптами.*

Число и распределение устьиц на листе или побеге варьируют в зависимости от вида растения и условий жизни. Число их обычно колеблется от нескольких десятков до нескольких сотен на 1 мм^2 поверхности.

Механизм движения замыкающих клеток весьма сложен и неодинаков у разных видов. У большинства растений при недостаточном водоснабжении в ночные часы, а иногда и днем тургор в замыкающих клетках понижается и щель замыкается, снижая тем самым уровень транспирации. С повышением тургора устьица открываются. Считают, что главная роль

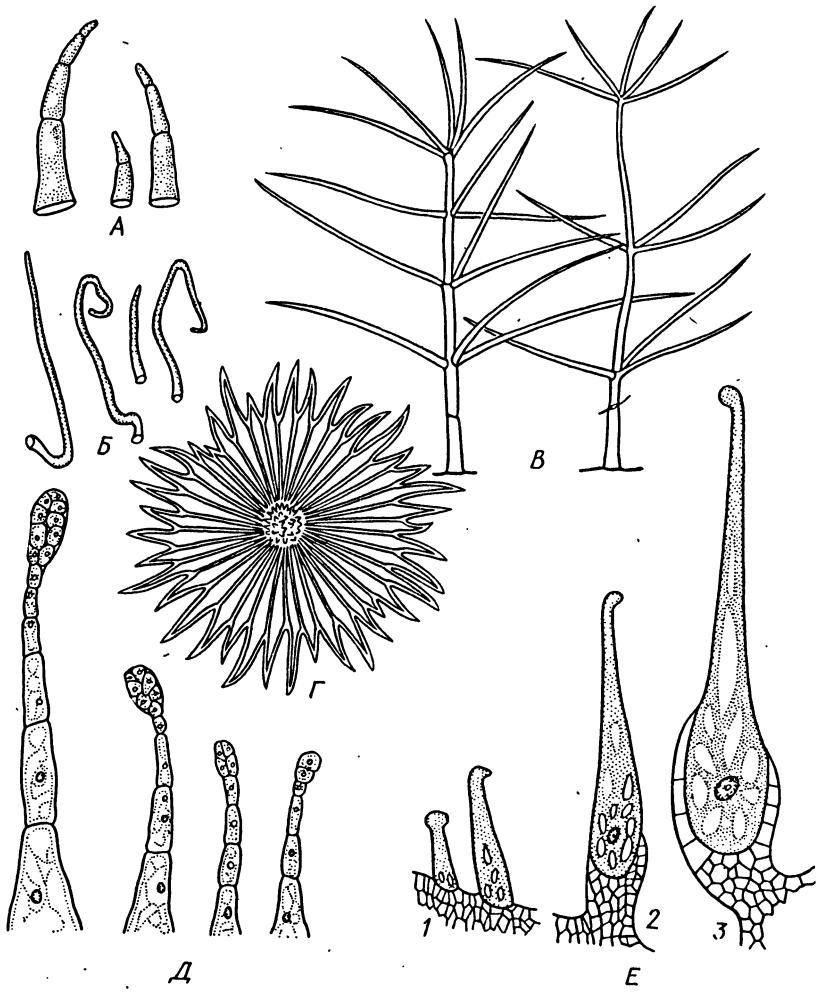


Рис. 28. Кроющие, железистые волоски на эпидерме и эмергенцы. *А* – простые многоклеточные у картофеля; *Б* – простые одноклеточные у яблони; *В* – ветвистые у коровяка; *Г* – звездчатые у лоха (вид с поверхности); *Д* – железистые с многоклеточной головкой и ножкой у табака; *Е* – последовательные стадии развития (*1* – *3*) жгучего эмергенца у крапивы

в изменении тургора принадлежит ионам калия. Существенное значение в регуляции тургора имеет присутствие в замыкающих клетках хлоропластов. Первичный крахмал хлоропластов, превращаясь в сахар, повышает концентрацию клеточного сока. Это способствует притоку воды из соседних клеток и переходу замыкающих клеток в состояние тургора.

Общая площадь устьичных отверстий составляет лишь 1—2% площади листа. Несмотря на это, транспирация при открытых устьичных щелях достигает 50—70% испарения, равного по площади открытой водной поверхности.

Трихомы (от греч. «трихома» — волосы) у растений — это различные по форме, строению и функциям выросты клеток эпидермы — волоски, чешуйки, железки, нектарники. Размеры трихом варьируют в значительных пределах. Наиболее длинные трихомы (до 5—6 см) покрывают семена хлопчатника. Трихомы могут быть живыми и отмершими и выполнять различные функции. Они делятся на *кроющие* и *железистые*. Кроющие — это одноклеточные, многоклеточные, ветвистые и звездчатые волоски (рис. 28). Железистые трихомы (железки и нектарники) являются элементами секреторных тканей. Разнообразие кроющих трихом довольно велико. Их строение и форму иногда используют для целей систематики. В фармакогнозии особенности трихом эпидермы играют важную роль при микроскопическом анализе лекарственного растительного сырья. Кроющие волоски образуют на растении различной густоты опушение, предохраняющее от избыточной транспирации или изредка, напротив, ускоряющее ее. На листьях они чаще возникают с той стороны, где имеются устьица.

Помимо волосков, на эпидерме ряда видов заметны выросты, называемые *эмергенцами*. К ним относятся известные жгучие «волоски» крапивы, шипы розы, малины, ежевики и др. *Шипы* на плодах многих зонтичных, дурмана, каштана также являются эмергенцами. В формировании эмергенцев принимают участие не только клетки эпидермы, но и лежащие под ней слои клеток.

Эпиблема

Эпиблема, нередко называемая также *ризодермой*, — первичная однослойная покровная ткань корня. Она возникает из наружных клеток апикальной меристемы этого органа вблизи корневого чехлика и покрывает молодые корневые окончания. Эпиблема — одна из важнейших тканей растения, поскольку именно через нее происходит поглощение воды и минеральных солей из почвы.

В зоне всасывания корня эпиблема пассивно или активно поглощает элементы минерального питания, затрачивая в последнем случае энергию. В связи с этим эпиблема богата митохондриями. Она недолговечна и, отмирая, передает свои функции новым участкам эпиблемы растущего корня. Особенности клеток эпиблемы соответствуют основной функции ткани. Они тонкостенны, лишены кутикулы и имеют более вязкую цитоплазму. В ней отсутствуют устьица. Каждая клетка эпиблемы принципиально способ-

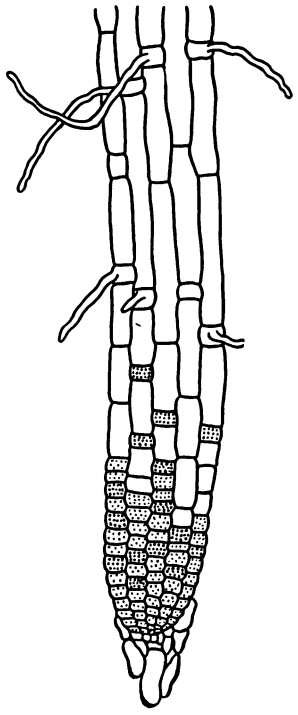


Рис. 29. Кончик корня ожики многоцветковой. Показаны корневые волоски, точками — трихобласты

на к образованию корневого волоска, но иногда корневые волоски формируются лишь из части клеток, получивших специальное название трихобластов. Корневые волоски обычно одноклеточные, развиваются в результате выпячивания наружной стенки трихобласта и достигают в длину 1—2 мм. Они существуют в течение нескольких дней (до 15—20), а затем отмирают (рис. 29).

Перидерма

Перидерма (от греч. «пери» — вокруг и «дерма» — кожа) — сложная, многослойная вторичная покровная ткань стеблей и корней многолетних (реже однолетних) растений[1]. Перидерма сменяет первичные покровные ткани осевых органов, которые постепенно отмирают или слущиваются.

В основе перидермы лежит вторичная меристема — *феллоген*. Феллоген возникает из клеток основной паренхимы, лежащей под эпидермой и сохранившей слабую меристематическую активность. В процессе формирования перидермы наружу откладываются клетки пробки, а внутрь — живые, паренхимные по форме, клетки феллодермы (рис. 30). По мере того как эпидерму сменяет перидерма, зеленый цвет побегов переходит в бурый. «Вызревшие» к осени побеги первого года, защищенные перидермой от высыхания, способны к перезимовыванию.

Пробка состоит из таблитчатых, вначале живых, затем мертвых клеток, лишенных межклетников. Их оболочка пропитана суберином. Клетки пробки воздухо- и водонепроницаемые. Многослойная пробка образует защитный футляр, пред-

[1] Нередко перидерма рассматривается как комплекс тканей.

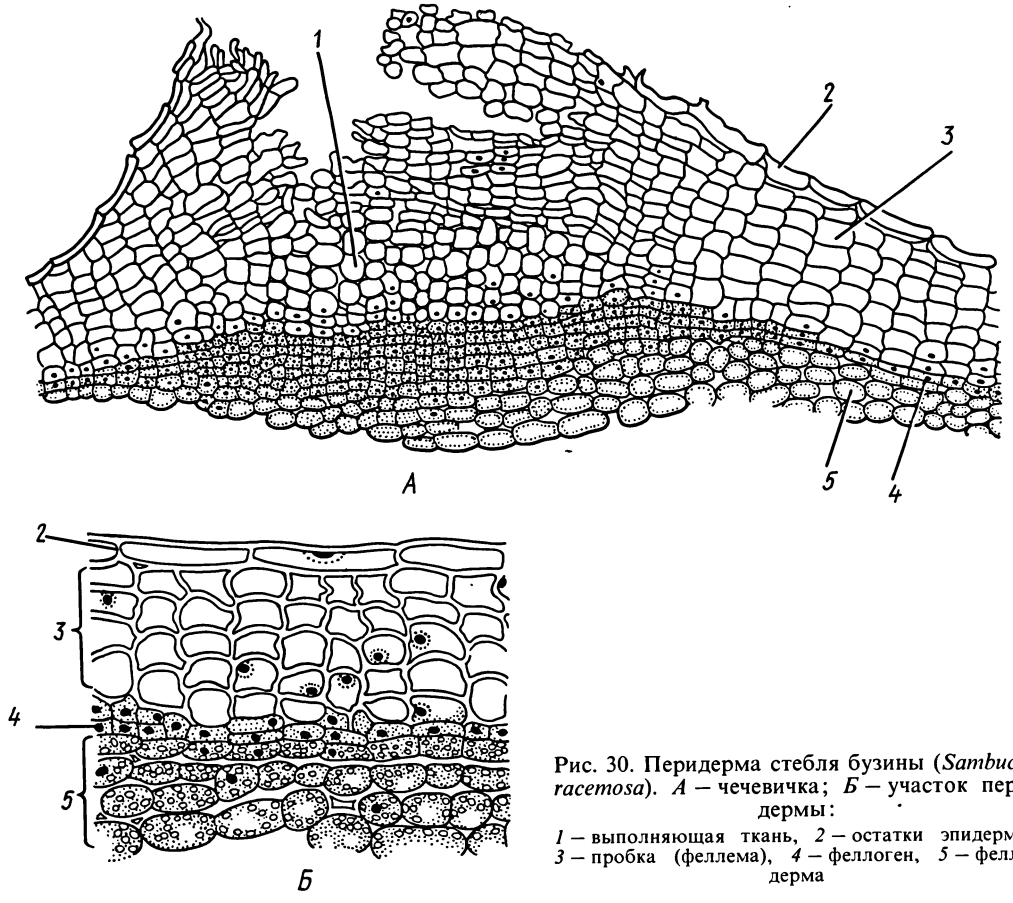


Рис. 30. Перидерма стебля бузины (*Sambucus racemosa*). *А* — чечевичка; *Б* — участок перидермы:
1 — выполняющая ткань, *2* — остатки эпидермы, *3* — пробка (феллема), *4* — феллоген, *5* — феллодерма

охраняющий живые ткани от потери влаги, от резких температурных колебаний и проникновения болезнетворных микроорганизмов. На стволах и сучьях некоторых деревьев (пробковый дуб, бархат амурский) формируется мощный слой пробки, достигающий нескольких сантиметров толщины, которая дает хорошую механическую защиту растениям. Толстую пробку используют для промышленного получения укупорочных материалов.

Живые ткани, лежащие под пробкой, нуждаются в газообмене и удалении избытка влаги. Поэтому в перидерме с самого начала образуются *чечевички* — отверстия, прикрытые рыхлой тканью из закругленных паренхимных слабо опробковевших клеток с многочисленными межклетниками. Через чечевички осуществляется «проветривание» стебля. Чечевички, имеющие вид небольших бугорков, хорошо заметны на поверхности молодых побегов деревьев и кустарников. По мере утолщения побегов форма чечевичек меняется. На стволах березы их остатки заметны в виде характерных поперечных черных полосок и черточек. Наличие и отсутствие чечевичек используют для диагностики кор, заготавливаемых в качестве лекарственного растительного сырья для медицинских целей.

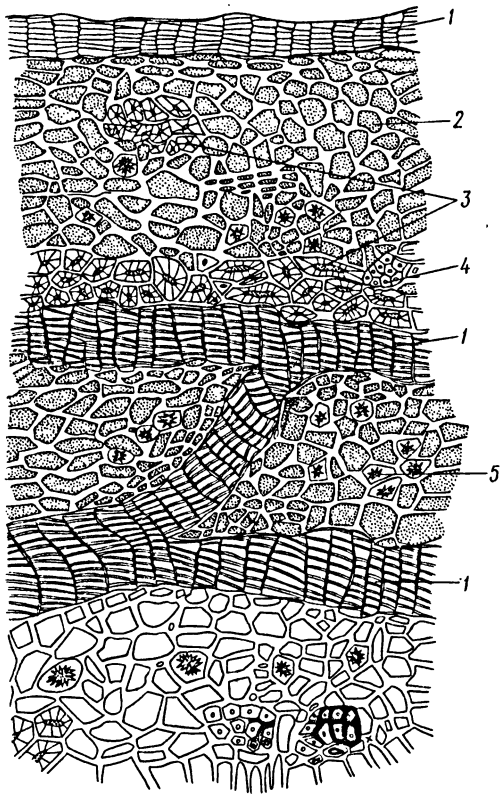


Рис. 31. Схема строения корки:
1 — пробка, *2* — коровая паренхима, *3* — склереиды, *4* — лубяные волокна, *5* — клетки с друзами

Корка

В многолетних осевых органах растений обычно развивается несколько перидерм. Каждая последующая закладывается глубже предыдущей. Со временем клетки наружных перидерм и располагающихся между ними тканей отмирают, образуя мощный покровный комплекс — *корку* (рис. 31).

В научной литературе корка известна также под названием *ритидом*. Она формируется на стволах и многолетних ветвях и корнях деревьев. В отличие от более или менее гладкой перидермы корка трещиноватая и неровная. Толстая корка надежно предохраняет стволы деревьев от механических повреждений, лесных (низовых) пожаров, резкой смены температур, ожога прямыми солнечными лучами, проникновения патогенных микроорганизмов. Корка ежегодно наращивается за счет заложения под ней новых слоев перидермы.

МЕХАНИЧЕСКИЕ ТКАНИ

Механические ткани — это опорные ткани, обеспечивающие прочность органов растения, их способность противостоять нагрузкам на растяжение, сжатие и изгиб. Они обеспечивают сопротивление статическим (сила тяжести) и динамическим (порывы ветра) нагрузкам. Этим объясняется расположение тканей в органах растений, их тип и особенности клеток. В самых молодых участках растущих органов механических тканей нет, так как живые клетки, будучи в состоянии тургора, обусловливают их упругость благодаря своим плотным оболочкам. По мере развития органов в них появляются специализированные механические ткани. Сочетаясь с другими тканя-

ми, механические ткани образуют как бы арматуру органа, поэтому их иногда называют *арматурными*. Из двух основных органов — корня и побега — механические ткани более развиты в осевой части побега — стебле. Здесь они располагаются по его периферии либо отдельными участками в гранях, либо сплошным кольцом. Тем самым достигается наилучшее использование механических свойств ткани при изгибах органа. Напротив, в корне, который выдерживает главным образом сопротивление на разрыв, механическая ткань сосредоточена в центре.

Наиболее заметная особенность клеток механических тканей — их значительно утолщенные оболочки, которые продолжают выполнять опорную функцию даже после отмирания их живого содержимого.

Различают два основных типа механических тканей — колленхиму и склеренхиму.

Колленхима — это опорная ткань, состоящая из более или менее вытянутых вдоль оси органа клеток с неравномерно утолщенными неодревесневшими первичными оболочками. В зависимости от характера утолщений стенок и соединения клеток между собой различают уголковую, пластинчатую и рыхлую колленхиму. На поперечном срезе в уголковой колленхиме утолщенные части оболочек соседних клеток зрительно сливаются между собой, образуя трех- и пятиугольники. В пластинчатой колленхиме клеточная оболочка утолщена равномерно. Рыхлая колленхима отличается от уголковой и пластинчатой наличием видимых межклетников (рис. 32).

Колленхима обычно располагается непосредственно под эпидермой либо на расстоянии одного или нескольких слоев от нее. В молодых стеблях она часто образует сплошное кольцо по периферии. Иногда колленхима встречается в форме тяжей в выступающих ребрах стеблей травянистых и тех частей деревянистых растений, которые еще не вступили в стадию вторичного роста. Обычна колленхима в черешках и по обеим сторонам крупных жилок. Корни редко содержат колленхиму. Будучи живыми клетками с неодревесневшими стенками, клетки колленхимы способны к росту в длину и не препятствуют росту в длину органов, в которых они расположены. Иногда колленхима содержит хлоропласты.

Функции арматурной ткани колленхима может выполнять только в состоянии тургора. Эволюционно колленхима возникла из паренхимной ткани и близка к ней.

Механическая ткань, состоящая из клеток с одревесневшими и равномерно утолщенными оболочками, называется *склеренхимой*. Склеренхимные клетки на определенном этапе дифференциации лишаются протопласта и выполняют опорную функцию, будучи мертвыми. Оболочки склеренхимных клеток обладают прочностью, близкой к прочности стали.

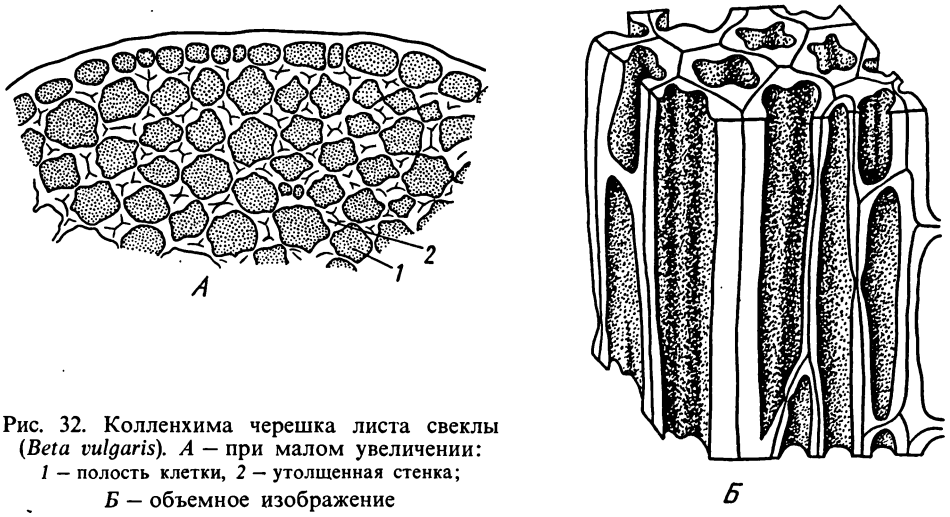


Рис. 32. Колленхима черешка листа свеклы (*Beta vulgaris*). *А* — при малом увеличении: *1* — полость клетки, *2* — утолщенная стенка; *Б* — объемное изображение

Оболочки их толсты, а полость клетки мала и узка. Отложение лигнина повышает прочность склеренхимы. Лишь в редких случаях клетки склеренхимы не одревесневают (лубяные волокна льна). Поры в оболочках склеренхимы немногочисленные, простые.

Различают два основных типа склеренхимы – волокна (рис. 33, 34) и склереиды.

Волокна – сильно вытянутые прозенхимные клетки с заостренными концами, в исключительных случаях достигающие нескольких сантиметров длины (например, у рами). *Склереиды* – структурные элементы механической ткани, чаще всего имеющие паренхимную форму. По происхождению различают первичную и вторичную склеренхиму. Первичная – возникает из клеток основной меристемы апексов, прокамбия или из перицикла, вторичная – из клеток камбия. Волокна,

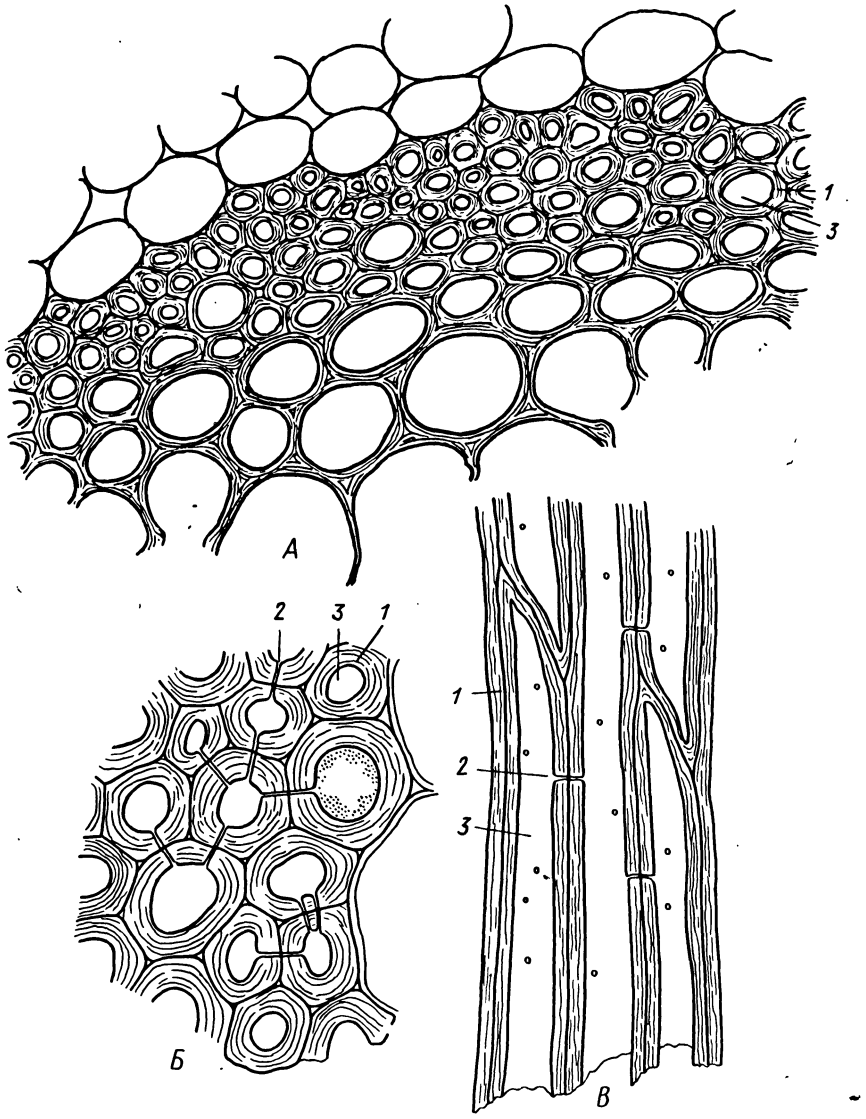


Рис. 33. Древесинные волокна листа герани луговой (*Geranium pratense*).
А – Б – на поперечном срезе; *В* – на продольном срезе:
1 – стенка клетки, *2* – простая пора, *3* – полость клетки

входящие в состав флоэмы (луба), носят название *лубяных*. Они нередко достигают значительной длины. Волокна ксилемы (древесины) называются древесинными или *волокнами либриформа*. Они короче лубяных и их стенки всегда одревесневаются. Эволюционно волокна либриформа образовались из трахеид. У многих растений, особенно у однодольных, волокна составляют механическую обкладку проводящих пучков.

В стеблях двудольных волокна часто располагаются на месте перицикла и в первичной флоэме, в стеблях и листьях однодольных образуют субэпидермальные тяжи, в корнях сосредоточены главным образом в центральной части. Склереиды обычно возникают из клеток основной паренхимы в результате утолщения и лигнификации их оболочек. Зрелые склереиды сильно варьируют по форме. Один из типов склереид показан на рис. 34. Склереиды могут встречаться в виде скоплений либо располагаются поодиночке (клетки идиобласты). Клетки типа склереид находятся в стеблях (хинное дерево), листьях (камелия), плодах (груша, твердый эндокарпий плодов грецкого ореха), семенах (многие бобовые). Считается, что склереиды главным образом противостоят сдавливанию.

Промышленное значение имеют главным образом лубяные волокна стеблей двудольных и листовые (твердые) волокна крупных однодольных. Лубяные волокна двудольных в технике называются мягкими и используются преимущественно для изготовления различных тканей (волокна льна, рами, кенафа), реже веревочно-канатных изделий (пенька, получаемая из конопли), а твердые волокна однодольных – почти исключительно для изготовления веревок и канатов («новозеландский лен», волокна сизаля, абаны и др.).

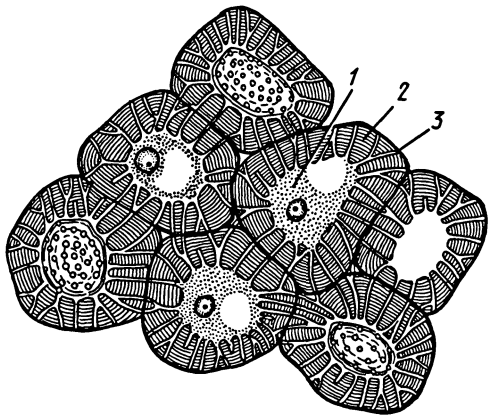


Рис. 34. Склереиды косточки незрелых плодов алычи (*Prunus divaricata*) с живым содержимым:
1 – цитоплазма, *2* – утолщенная клеточная оболочка, *3* – поровый каналец

ПРОВОДЯЩИЕ ТКАНИ

Проводящие ткани служат для передвижения по растению питательных веществ. Подобно покровным тканям, проводящие ткани возникли как следствие приспособления растения к жизни в двух средах: почвенной и воздушной. В связи с этим возникла необходимость транспортировки питательных веществ в двух направлениях.

От корня к листьям движется *восходящий*, или *транспирационный, ток* водных растворов солей. *Ассимиляционный, нисходящий, ток* органических веществ направляется от листьев к корням. Восходящий ток осуществляется почти исключительно по трахеальным элементам ксилемы, а нисходящий – по ситовидным элементам флоэмы.

Сильно разветвленная сеть проводящих тканей несет водорастворимые вещества и продукты фотосинтеза ко всем органам растения, начиная от тончайших корневых окончаний до самых молодых побегов. Проводящие ткани объединяют все органы растения. Помимо *дальнего, т. е. осевого, транспорта* питательных веществ, по проводящим тканям осуществляется и *ближний – радиальный транспорт.*

Все проводящие ткани являются сложными, или комплексными, т. е. состоят из морфологически и функционально разнородных элементов. Образуясь из одной и той же меристемы (общее происхождение), ксилема и флоэма располагаются рядом. Во многих органах растений ксилема объединена с флоэмой в виде тяжей, называемых *проводящими пучками.*

Существуют первичные и вторичные проводящие ткани. Первичные ткани за-

кладываются в листьях, молодых побегах и корнях. Они дифференцируются из клеток прокамбия. Вторичные проводящие ткани, обычно более мощные, возникают из камбия.

Ксилема (древесина)

По ксилеме от корня к листьям передвигаются вода и растворенные в ней минеральные вещества. Первичная и вторичная ксилема содержат клетки одних и тех же типов. Однако первичная ксилема не имеет сердцевинных лучей и этим ее организация отличается от вторичной.

В состав ксилемы входят морфологически различные элементы осуществляющие функции как проведения, так и хранения запасных веществ, а также чисто опорные функции. Дальний транспорт осуществляется по трахеальным элементам ксилемы: трахеидам и сосудам, ближний – по паренхимным элементам. Опорные, иногда запасающие функции выполняют часть трахеид и волокна механической ткани либриформа, также входящей в состав ксилемы.

Трахеиды – мертвые прозенхимные клетки, суженные на концах.

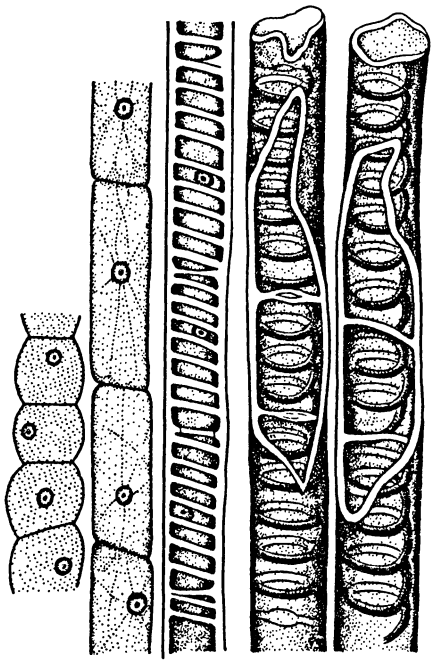


Рис. 35. Схема формирования сосудов в онтогенезе

Они лишены протопласта. Длина трахеид в среднем составляет 1–4 мм, поперечник же не превышает десятых и даже сотых долей миллиметра. Стенки трахеид одревесневаются, утолщаются и несут простые или окаймленные поры. Фильтрация растворов происходит через поры. Большая часть окаймленных пор находится около окончаний клеток, т. е. там, где растворы фильтруются из одной трахеиды в другую. Трахеиды встречаются у спорофитов всех высших растений, а у большинства хвощевидных, плауновидных, папоротниковидных и голосеменных являются единственными проводящими элементами ксилемы.

Сосуды – это полые трубки, состоящие из отдельных члеников, располагающихся друг над другом.

Между расположенными один над другим члениками одного и того же сосуда имеются разного типа сквозные отверстия – перфорации. Благодаря перфорациям между члениками вдоль всего сосуда свободно осуществляется ток жидкости. Эволюционно сосуды, по-видимому, произошли из трахеид путем растворения замыкающих пленок пор и последующего их слияния в одну или несколько перфораций. Концы трахеид, первоначально сильно скошенные, заняли горизонтальное положение, а сами трахеиды стали короче и превратились в членики сосудов.

Сосуды появились независимо в разных линиях эволюции наземных растений. Однако наибольшего развития они достигают у покрытосеменных, где являются главнейшими водопроводящими элементами ксилемы. Возникновение сосудов – важное свидетельство эволюционного прогресса этого таксона, поскольку они существенно облегчают транспирационный ток вдоль тела растения. Формирование сосудов в онтогенезе показано на рис. 35.

Помимо первичной оболочки, сосуды и трахеиды в большинстве случаев имеют вторичные утолщения. В самых ранних по времени образования трахеальных элементах вторичная оболочка может иметь форму колец, не связанных друг с другом (*кольчатые* трахеиды и сосуды). Позднее появляются трахеальные элементы со *спиральными* утолщениями. За-

тем следуют сосуды и трахеиды с утолщениями, которые могут быть охарактеризованы как спирали, витки которых связаны между собой (*лестничные* утолщения). В конечном итоге вторичная оболочка сливается в более или менее сплошной цилиндр, располагающийся внутрь от первичной оболочки. Этот цилиндр прерывается в отдельных участках. Такие «перерывы» вторичной оболочки представляют собой поры. Сосуды и трахеиды с относительно небольшими округлыми участками первичной клеточной оболочки, не прикрытыми изнутри вторичной оболочкой, нередко называют *пористыми*. В тех случаях, когда «перерывы» во вторичной оболочке образуют подобие сетки или лестницы, говорят о сетчатых, или лестничных, трахеальных элементах (лестничные сосуды и трахеиды) (рис. 36).

Вторичная, а иногда и первичная оболочки, как правило, лигнифицируются, т. е. пропитываются лигнином, и дают реакции на одревеснение (с раствором сернокислого анилина, флороглюцином с соляной кислотой и т. д.). Это придает им дополнительную прочность, но ограничивает возможности дальнейшего роста органа в длину.

Трахеальные элементы распределяются в ксилеме различным образом. Иногда на поперечном срезе они образуют хорошо выраженные кольца (кольцесосудистая древесина). В других случаях сосуды рассеяны более или менее равномерно по всей массе ксилемы (рассеяннососудистая древесина). Особенности распределения трахеальных элементов в ксилеме используют при определении древесин различных пород деревьев.

Помимо трахеальных элементов, ксилема включает лучевые элементы, т. е. клетки, образующие *сердцевинные лучи*. Чаще всего сердцевинные лучи образованы тонкостенными паренхимными клетками (лучевая паренхима). Реже в лучах хвойных встречаются лучевые трахеиды. По сердцевинным лучам в горизонтальном направлении осуществляется ближний транспорт веществ. В ксилеме покрытосеменных помимо проводящих элементов содержатся также тонкостенные неодревеснevшие живые паренхимные клетки, называемые *древесинной паренхимой*. По ним наряду с сердцевинными лучами отчасти осуществляется ближний транспорт. Кроме того, древесинная паренхима служит местом хранения запасных веществ. Элементы сердце-

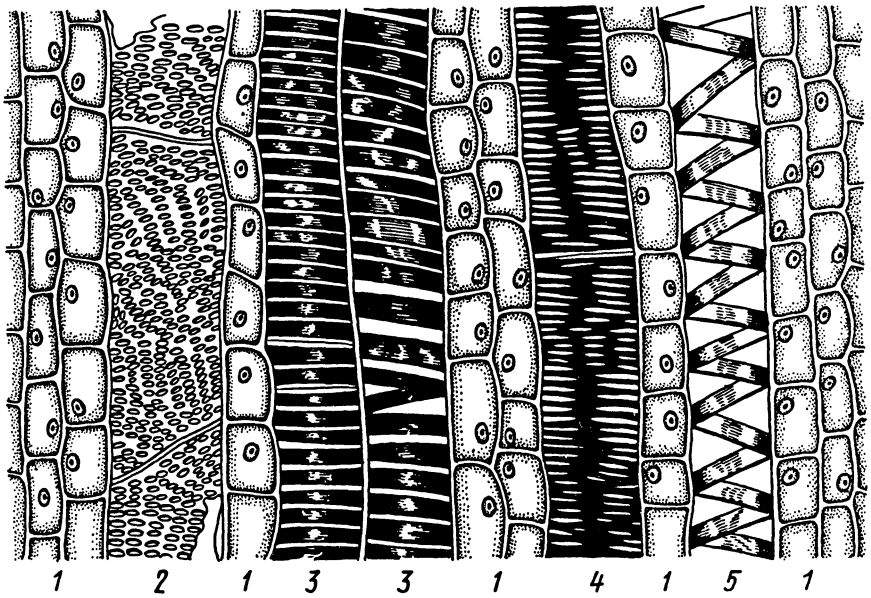


Рис. 36. Типы сосудов:
1 – древесинная паренхима, *2* – точечный сосуд, *3* – кольчатый сосуд, *4* – лестничный сосуд, *5* – спиральный сосуд

винных лучей и древесинной паренхимы, подобно трахеальным элементам, возникают из камбия.

О механических элементах ксилемы (либриформ) было сказано в разделе, посвященном механическим тканям.

Флоэма

Флоэма — сложная проводящая ткань, по которой осуществляется транспорт продуктов фотосинтеза от листьев к местам их использования или отложения в запас (конусы нарастания, подземные органы, зреющие плоды и семена и т. д.).

Первичная флоэма дифференцируется из прокамбия, *вторичная* (луб) — производная камбия. В стеблях флоэма находится обычно снаружи от ксилемы. В листьях флоэма обращена к нижней стороне пластинки. Первичная и вторичная флоэмы, помимо различной мощности ситовидных элементов, отличаются тем, что у первичной отсутствуют сердцевинные лучи.

В состав флоэмы входят ситовидные элементы, паренхимные клетки, элементы сердцевинных лучей и механические элементы. Большинство клеток нормально функционирующей флоэмы живые. Мертвыми будет лишь часть механических элементов. Собственно проводящую функцию осуществляют ситовидные элементы. Различают два их типа: *ситовидные клетки* и *ситовидные трубки*. Стенки ситовидных элементов содержат многочисленные мелкие сквозные канальцы, собранные группами в так называемые *ситовидные поля*. У ситовидных клеток, вытянутых в длину и имеющих заостренные концы, ситовидные поля располагаются главным образом на боковых стенках. Ситовидные клетки — основной проводящий элемент флоэмы у всех групп высших растений, исключая покрытосеменные. Клеток-спутниц у ситовидных клеток нет. Ситовидные трубки покрытосеменных более совершенны. Они состоят из отдельных клеток — члеников, располагающихся один над другим. Длина отдельных члеников ситовидных трубок колеблется в пределах 150—300 мкм. Поперечник ситовидных трубок составляет 20—30 мкм. Эволюционно членики ситовидных трубок возникли из ситовидных клеток.

Ситовидные поля у члеников ситовидных трубок находятся главным образом на их концах. Ситовидные поля двух расположенных один над другим члеников образуют *ситовидную пластинку*. Членики ситовидных трубок формируются из вытянутых клеток прокамбия или камбия. При этом материнская клетка меристемы делится в продольном направлении и производит две клетки. Одна из них превращается в членик ситовидной трубки, а другая — в *клетку-спутницу*. Наблюдается и поперечное деление клетки-спутницы с последующим образованием двух-трех клеток-спутниц, расположенных продольно один над другим рядом с члеником ситовидной трубки (рис. 37). Предполагается, что клетки-спутницы вместе с члениками ситовидных трубок составляют единую физиологическую систему и, возможно, способствуют продвижению тока ассимилятов. При своем формировании членик ситовидной трубки имеет постенную цитоплазму, ядро и вакуолю. С началом функциональной деятельности членик заметно вытягивается. На поперечных стенках появляется множество мелких отверстий-перфораций, образующих канальцы диаметром несколько микрометров, через которые из членика в членик проходят цитоплазматические тяжи. На стенках канальцев откладывается особый полисахарид — каллоза, сужающий их просвет, но не прерывающий цитоплазматические тяжи.

По мере развития членика ситовидной трубки в протопласте образуются слизевые тельца. Ядро и лейкопласты, как правило, растворяются, граница между цитоплазмой и вакуолью — тонопласт — исчезает и все живое содержимое сливается в единую массу. При этом цитоплазма теряет полупроницаемость и становится вполне проницаемой для растворов органических и неорганических веществ. Слизевые тельца также теряют очертания, сливаются, образуя слизевой тяж и скопления около ситовидных пластинок. На этом формирование членика ситовидной трубки завершается. Длительность функционирования ситовидных трубок невелика. У кустарников и деревьев она продолжается не более 3—4 лет. По мере старения ситовидные трубки за-

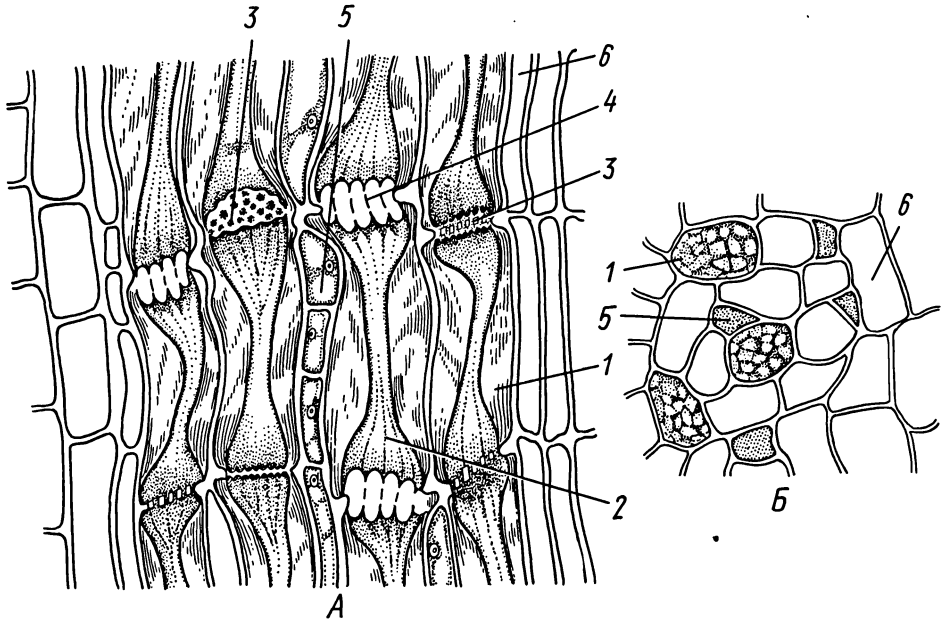


Рис. 37. Ситовидные элементы во флоэме тыквы. *А* — продольный; *Б* — поперечный срезы:
1 — функционирующий членик ситовидной трубки, *2* — членик ситовидной трубки с закупоренной ситовидной пластинкой (образовалось мозолистое тело), *3* — незакупоренная ситовидная пластинка, *4* — закупоренная ситовидная пластинка, *5* — клетка-спутница, *6* — лубяная (флоэмная) паренхима

купориваются каллозой и затем отмирают. Отмершие ситовидные трубки обычно сплющиваются давящими на них соседними живыми клетками.

Паренхимные элементы флоэмы *(лубяная паренхима)* состоят из тонкостенных клеток. В них откладываются запасные питательные вещества и отчасти по ним осуществляется ближний транспорт ассимилятов. У голосеменных клетки-спутницы отсутствуют и их роль выполняют прилегающие к ситовидным клеткам немногочисленные клетки лубяной паренхимы.

Сердцевинные лучи, продолжающиеся во вторичной флоэме, также состоят из тонкостенных паренхимных клеток. Они предназначены для осуществления ближнего транспорта ассимилятов. Механические элементы охарактеризованы в разделе «Механические ткани».

Проводящие пучки

Обособленные тяжи проводящей системы, состоящие из элементов ксилемы и флоэмы, называют *проводящими пучками*. Первоначально пучки возникают из прокамбия. Вокруг пучка нередко формируется обкладка из живых или мертвых паренхимных клеток. Пучки могут быть полными, т. е. состоящими из флоэмы и ксилемы, и неполными, состоящими только из ксилемы или флоэмы. В тех случаях, когда часть прокамбия сохраняется, превращается затем в камбий, и пучок способен ко вторичному утолщению, говорят об *открытых пучках*. Они встречаются у большинства двудольных и голосеменных. В *закрытых пучках* прокамбий полностью дифференцируется в проводящие ткани (у однодольных).

В зависимости от взаимного расположения флоэмы и ксилемы различают пучки нескольких типов (рис. 38). Чаще всего

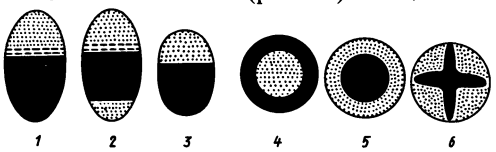


Рис. 38. Схема разных типов проводящих пучков (поперечный срез):
1 — открытый коллатеральный, *2* — биколлатеральный, *3* — закрытый коллатеральный, *4*, *5* — концентрические (*4* — центрофлоэмный, *5* — центроксилемный), *6* — радиальный. Ксилема зачернена, флоэма показана точками, камбий — штрихами

флоэма лежит по одну сторону от ксилемы. Такие пучки называют *коллатеральными* (открытые и закрытые) (рис. 39). У части двудольных растений (семейства пасленовые, вьюнковые, тыквенные и т. д.) одна часть флоэмы располагается снаружи, а другая — с внутренней стороны ксилемы. Такой пучок называют *биколлатеральным*, а соответствующие участки флоэмы — наружной и внутренней флоэмой. Камбий находится между наружной флоэмой и ксилемой.

Встречаются также *концентрические* пучки, при этом либо флоэма окружает ксилему (*центроксилемные* пучки), либо, наоборот, ксилема окружает флоэму *(центрофлоэмные)*. Центрофлоэмные пучки найдены в стеблях и корневищах ряда двудольных (ревень, щавель, бегония) и однодольных (многие лилейные,

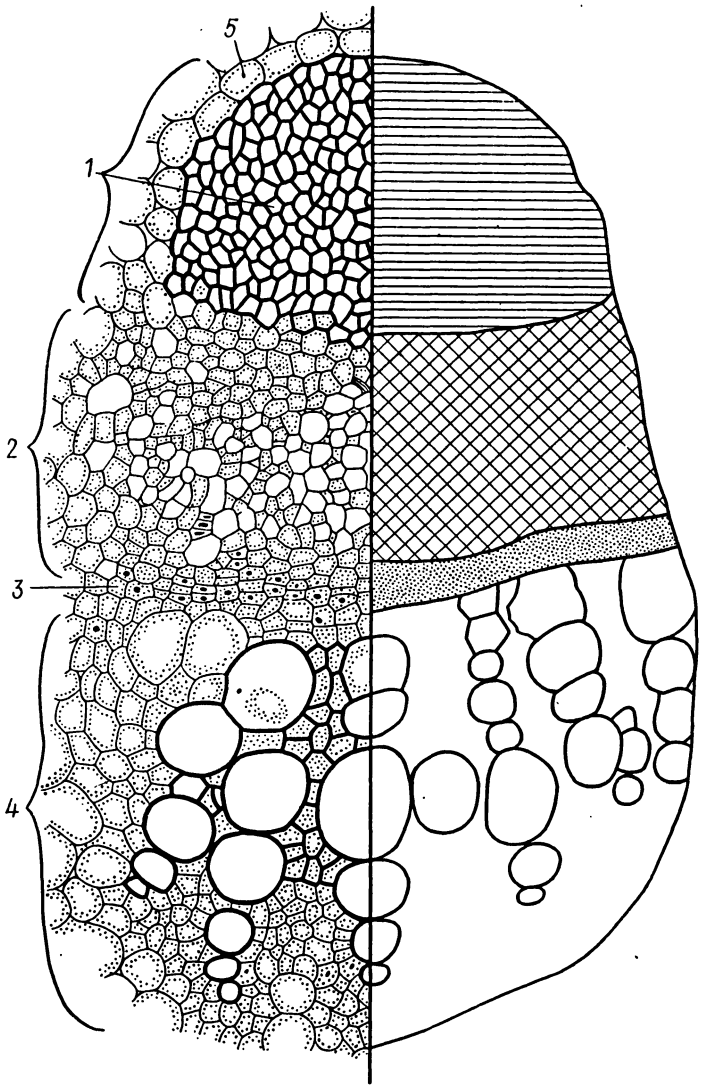


Рис. 39. Поперечный срез коллатерального открытого проводящего пучка в стебле подсолнечника (слева — детальный рисунок, справа — схема):
1 — склеренхима, *2* — флоэма, *3* — камбий, *4* — ксилема, *5* — основная паренхима

осоковые). Известны пучки промежуточные по своим особенностям между закрытыми коллатеральными и центрофлоэмными. Центроксилемные пучки обычны для папоротников. В центре молодых корней голосеменных и покрытосеменных, имеющих первичное строение, располагается проводящий пучок, получивший название *радиального*. Ксилема в таком пучке расходится лучами от центра, а флоэма располагается между лучами. Возникают эти пучки из прокамбия. В корнях двудольных и голосеменных между ксилемой и флоэмой сохраняется слой прокамбиальных клеток, которые позднее дифференцируются в камбий. Встречаются однолучевые (монархные), двулучевые (диархные), трехлучевые (триархные), четырехлучевые (тетрархные), пятилучевые (пентархные) и многолучевые (полиархные) радиальные пучки. Последние обычны у однодольных.

ОСНОВНЫЕ ТКАНИ

Большую часть тела растения составляют относительно мало специализированные основные ткани. Они занимают участки между другими постоянными тканями и присутствуют во всех вегетативных и репродуктивных органах. Основные ткани состоят из живых паренхимных клеток, разнообразных по форме: округлых, эллиптических, цилиндрических и т. д. Цитоплазма этих клеток чаще расположена постенно. Клетки обычно тонкостенные, с простыми порами, но иногда их оболочки утолщаются и одревесневаются. На основе главной выполняемой функции различают несколько подгрупп основных тканей: ассимиляционную, запасающую, водоносную и воздухоносную.

По происхождению основные ткани почти всегда первичны и образуются при дифференциации клеток апикальных меристем.

Ассимиляционная ткань. В этой ткани осуществляется фотосинтез. Она состоит из более или менее тонкостенных живых паренхимных клеток, содержащих хлоропласты. Иногда такую ткань называют *хлоренхимой*. Чаще хлоропласты располагаются в постенном слое цитоплазмы и могут перемещаться как вследствие циклоза, так и в зависимости от особенностей освещенности клетки.

Ассимиляционная ткань чаще всего залегает непосредственно под прозрачной эпидермой (см. рис. 62). Это облегчает циркуляцию газов через устьица. Основная масса хлоренхимы сосредоточена в листьях, меньшая часть — в молодых зеленых стеблях. Нередко в листьях и стеблях хлоренхима расположена очень рыхло, образуя крупные газоносные межклетники. Такая ткань получила название *аэренхимы*. В этом случае ассимиляционная функция совмещается с воздухоносной.

Запасающие ткани. В запасающих тканях откладываются избыточные в данный период развития растения продукты метаболизма: белки, углеводы, жиры и др. Обычно это паренхимные живые тонкостенные клетки, но иногда оболочки клеток запасающих тканей могут утолщаться и тогда у них появляется дополнительная механическая функция.

Запасающие ткани широко распространены у растений и имеются в самых различных органах. У однолетних и многолетних растений это обычно эндосперм или зародыш семян. Многолетние растения, кроме того, накапливают запасные вещества в клубнях, луковицах, утолщенных корнях, сердцевине стеблей. Местом хранения резервных веществ может быть также паренхима проводящих тканей. Подобно ассимиляционным тканям, запасающая ткань нередко превращается в хлоренхиму (особенно в надземных органах).

Водоносная ткань. Назначение этой ткани — запасание воды. Крупноклеточная тонкостенная водоносная паренхима имеется в стеблях и листьях растений-суккулентов (кактусы, агавы, алоэ) и растений засоленных местообитаний (солерос). Крупные водоносные клетки встречаются в листьях злаков. В вакуолях клеток водоносной паренхимы есть слизистые вещества, способствующие удержанию влаги.

Воздухоносная ткань (аэренхима). Паренхиму со значительно развитыми межклетниками называют аэренхимой. Аэренхима хорошо развита в разных орга-

нах водных и болотных растений, но встречается и у сухопутных видов. Назначение аэренхимы — снабжение тканей кислородом, в некоторых случаях — листьев диоксидом углерода (CO_2) для обеспечения плавучести растений.

ВЫДЕЛИТЕЛЬНЫЕ (СЕКРЕТОРНЫЕ) ТКАНИ

К выделительным (секреторным) тканям относятся разного рода структурные образования, способные активно выделять из растений или изолировать в его тканях продукты метаболизма и капельно-жидкую воду. Иногда это отдельные клетки, рассеянные среди клеток других тканей и называемые *идиобластами*. Чаще это структуры, состоящие из многих клеток. Выделяемые наружу или накапливающиеся внутри жидкие и твердые продукты метаболизма получили общее название *секретов* (от лат. «секрецио» — отделяю). Как правило, секреты относятся к продуктам вторичного метаболизма (смесь терпеноидов, полифенольных соединений, оксалат кальция).

Элементы или комплексы выделительных тканей рассеянно встречаются во всех органах. В зависимости от того, выделяют они вещества наружу или выделенные вещества остаются внутри растения, их делят на две группы: ткани внутренней и наружной секреции.

Клетки выделительных тканей по форме обычно паренхимные и тонкостенные. Они долго остаются живыми и секретируют, т. е. выделяют секрет. Клетки-идиобласты по мере накопления большого количества секрета лишаются протопласта и стенки их нередко опробковевают. Синтез жидких секретов связывают с деятельностью внутриклеточных мембран и комплекса Гольджи. Эволюционно внутренние выделительные ткани возникли из ассимиляционных и запасающих, а наружные связаны с покровными тканями. Клетки, содержащие оксалат кальция, изначально выступают как ассимиляционные или запасающие и лишь позднее превращаются в выделительные.

Функции выделительных тканей растений существенно отличаются от функций выделительной системы животных. Образующиеся секреты имеют преимущественно защитное значение в борьбе против поедания растений животными, повреждения насекомыми или патогенными микроорганизмами.

Часто секреты, выступающие из мест поранения растений при искусственных или естественных повреждениях, играют роль бактерицидного пластыря (смолы, бальзамы). Выделяющиеся в цветках ароматические и сахаристые вещества (нектар) привлекают насекомых-опылителей. Наконец, накапливающиеся в разного рода вместилищах секретированные вещества могут вновь вовлекаться в процесс метаболизма и в этом случае выступают в роли запасных веществ. Клетки-идиобласты, особенно содержащие оксалат кальция, приобретают значение мест длительного «захоронения» токсичных для растения веществ или веществ, полностью исключенных из метаболизма. Вещества, полностью исключающиеся из метаболизма, удаляются из растения при опадении листьев, слущивании корки и т. п. Это основной для растения путь избавления от «шлаков».

Особо следует сказать о выделении капельно-жидкой воды. Этот процесс характерен для многих растений и осуществляется через гидатоды. *Гидатоды* состоят из системы клеток, выделяющих водно-солевые растворы, из подходящего к ним небольшого проводящего пучка. Выдавливание капелек жидкости (гуттация) происходит через особые устьица, располагающиеся обычно по краям или на верхушках листьев. Таким образом растение освобождается от избыточной воды и солей.

Ткани внутренней секреции могут быть представлены отдельными клетками-идиобластами, вместилищами выделений, смоляными ходами, эфирномасляными каналами и млечниками. *Клетки-идиобласты* часто содержат кристаллы оксалата кальция, смесь терпеноидов, таннины и слизи. Содержащие слизь идиобласты весьма обычны для представителей семейства мальвовых, а терпеноиды — для лавровых, магнолиевых, перечных и др.

Вместилища выделений обычно представляют собой полости различной формы, располагающиеся в толще других

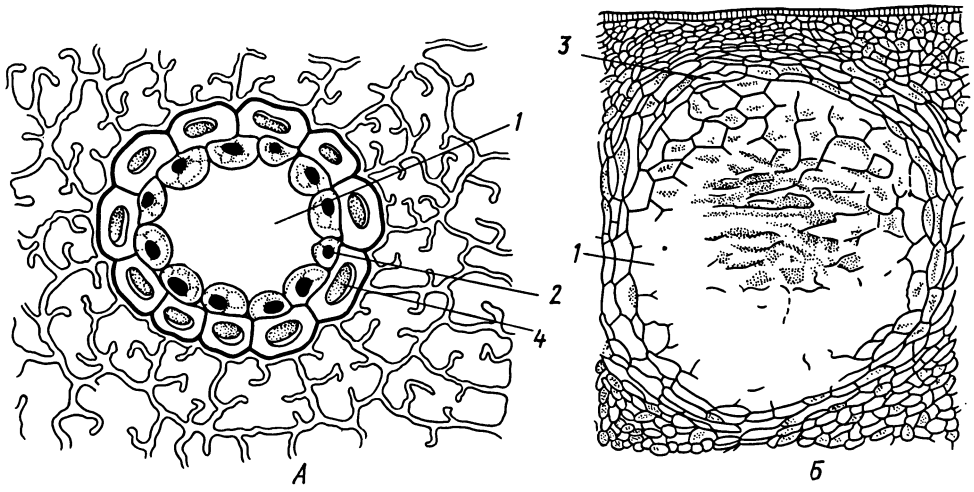


Рис. 40. Смоляной ход (*А*) и лизигенное (*Б*) вместилище на поперечных срезах (*А* – в хвоинке сосны; *Б* – в околоплоднике мандарина):
1 – полость вместилища и смоляного хода, *2* – секретирующие клетки эпителия, *3* – клетки, образующие стенки вместилища, *4* – механические клетки, окружающие смоляной ход

тканей. Возможны два основных пути их возникновения – схизогенный и лизигенный. Схизогенные вместилища возникают в виде межклетников, окруженных живыми выделительными клетками (их называют также эпителиальными), продуцирующими секрет в полость межклетников, которая при этом увеличивается. Чаще схизогенные вместилища содержат слизь, реже эфирные масла и смолы.

Лизигенные вместилища, хорошо развитые, например, в перикарпии плодов цитрусовых, образуются в результате распада – лизиса клеток после накопления секрета в межклетнике (рис. 40).

Смоляные ходы и *эфирномасляные каналы* всегда образуются схизогенно и изнутри выстланы секретирующими эпителиальными клетками. От схизогенных вместилищ они отличаются главным образом формой. Ходы и каналы более или менее вытянуты и могут ветвиться. Смоляные ходы (рис. 40) содержат смолу, т. е. смесь дитерпеноидов, а эфирномасляные канальцы – эфирные масла (смесь моно- и сесквитерпеноидов).

Особым типом выделительной ткани являются *млечники*, пронизывающие все растение. В вакуолях млечников находится млечный сок – латекс, который в случае отмирания протопласта заполняет всю клетку или систему клеток. Млечный сок – это эмульсия молочно-белого цвета (реже оранжевого, например у чистотела), содержащая различные вещества (терпеноиды, алкалоиды, таннины, углеводы, жирные масла, белки и т. д.). Растения, в млечном соке которых имеются значительные количества каучука (изопренпроизводное), используются как каучуконосы. Главный источник природного каучука – тропическое дерево из семейства молочайных – гевея бразильская *(Hevea brasiliensis)*.

Различают два типа млечников: *членистые* и *нечленистые*. Первые образуются в результате слияния многих отдельных клеток в сплошную разветвленную систему. Такие членистые млечники встречаются у сложноцветных, маковых и др. Нечленистые млечники представляют одну гигантскую клетку, которая, возникнув при прорастании зародыша, растет, ветвится, пронизывая все органы растения (молочай, виды семейства тутовых), но с другими млечниками не объединяется (рис. 41).

Наружные выделительные ткани по происхождению чаще всего связаны с покровными. Различают *железистые трихомы*: головчатые волоски, железки и нектарники. У железистых *головчатых волосков* одна или несколько секретирующих верхушечных клеток располагаются

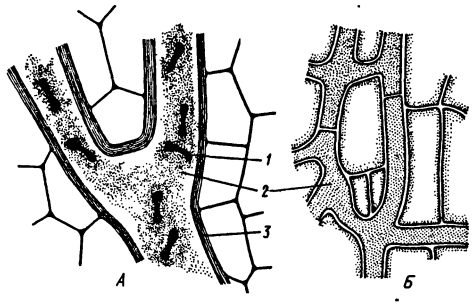


Рис. 41. Млечники. *А* – нечленистый у молочая; *Б* – членистый у латука:
1 – крахмальные зерна, *2* – млечный сок, *3* – стенка млечника

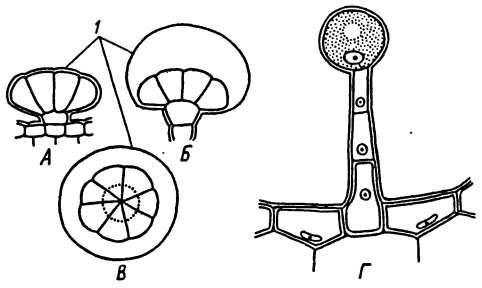


Рис. 42. Выделительные (секреторные) ткани. *А – В* – железки губоцветных: *А* – с нерастянутой кутикулой; *Б – В* – с растянутой кутикулой (*Б* – вид сбоку, *В* – вид сверху); *Г* – железистый волосок с одноклеточной головкой со стебля пеларгонии:
1 – кутикула

на ножке из нежелезистых клеток. У пеларгонии, например, железистый волосок состоит из многоклеточной ножки и одноклеточной головки, которая выделяет эфирные масла в пространство между целлюлозной оболочкой и кутикулой. При разрыве кутикулы секрет изливается наружу, после чего образуется новая кутикула и накапливается новая порция секрета. Помимо эфирных масел, в клетках железистых волосков могут накапливаться вода и соли (например, у многих маревых).

Железки – это структуры с многоклеточной секретирующей головкой, располагающейся на короткой ножке из немногих несекретирующих клеток (рис. 42). Железки, как правило, выделяют эфирные масла. Они обычны у сложноцветных и губоцветных и служат серьезным подспорьем при микроскопическом анализе лекарственного растительного сырья.

Наиболее сложно устроены нектарники (нектарии). *Нектарники* – это разнообразные железистые образования, выделяющие нектар. Они располагаются большей частью в цветках – на чашелистиках, лепестках, в стенках завязи, на цветоложе. У некоторых растений нектарники формируются на вегетативных органах (так называемые внецветковые нектарники). Форма и строение нектарников разнообразны. Они могут быть трубчатыми, в виде мясистых железистых разрастаний, лепестковидными и т. д. Считается, что нектар, выделяемый нектарниками, привлекает опылителей: насекомых и птиц. *Нектар* – сахаристый сок, содержащий водный раствор сахаров с небольшой примесью белков, спиртов и ароматических веществ. Количество нектара, выделяемого отдельным цветком за время цветения, в среднем около 14 мг. Функция внецветковых нектарников не вполне ясна.

Глава III
ВЕГЕТАТИВНЫЕ ОРГАНЫ ВЫСШИХ РАСТЕНИЙ

Органом (от греч. «органон» – орудие, инструмент) принято называть часть организма, имеющую определенное строение и выполняющую определенные функции. В соответствии с двумя главнейшими функциями: поддержания жизни данной конкретной особи и воспроизведения ее в ряду последующих поколений – выделяют вегетативные и репродуктивные органы.

В этой главе будут рассмотрены вегетативные органы. В процессе эволюции органы появились у высших растений. У низших растений, грибов и у прока-

риот вегетативных органов нет. Тело многоклеточных организмов, не имеющих вегетативных органов, представляет собой таллом (от греч. «таллос» – ветка, росток), или слоевище, или разветвленную систему талломов.

Вегетативные органы образуют вегетативное тело высшего растения. Вегетативное тело взрослого растения слагается из двух систем – системы побегов и корневой системы. Элементом системы побегов является побег, а элементом корневой системы – корень.

Исторически вегетативные органы современных растений возникли несколько позднее, чем ткани. Как сказано в предыдущей главе, ткани развились одновременно с освоением суши, как следствие перехода к одновременной жизни в двух средах – воздушной и почвенной. Ткани имеются уже у древнейших наземных растений риниофитов. Однако само по себе тело риниофитов представляло более или менее разветвленную безлистную ось. Отдельные цилиндрические веточки этой оси получили название *теломов* (от греч. «телос» – конец). Считается, что из этих веточек-теломов возникает побег. У древнейших высших растений побег и его видоизменения выполняли все основные функции вегетативных органов. Корень эволюционно возник несколько позднее побега и, вероятно, произошел от корнеподобных веточек-ризомоидов первых растений (риниофитов), вышедших на сушу. Подобные ризомоиды сохранились только у небольшой группы современных растений, относящихся к очень архаичному отделу псилотовых.

При формировании органов проявляются некоторые общие закономерности. Главнейшие из них – полярность и симметрия. *Полярностью* называют различия между противоположными точками (полюсами) организма, органа или отдельной клетки. Эти различия касаются не только внешнего строения, но и физиологических функций, например процессов образования, передвижения и накопления веществ. В расчленении тела растения на побеги и корни проявляется полярность, связанная с приспособлением высших растений к существованию в воздушно-почвенной среде. Под *симметрией* понимают такое расположение частей предмета в пространстве, при котором плоскость симметрии рассекает предмет на зеркально подобные половины. Существует ряд типов симметрии: радиальная, билатеральная (двусторонняя) и др. При *билатеральном типе* симметрии через растение или орган можно провести лишь одну плоскость симметрии, а при *радиальной* – две и более.

Симметрией определяется закономерность расположения частей органа по отношению к оси, в частности расположение листьев на побеге.

Увеличение числа одинаковых органов или их частей в процессе эволюционного развития получило название *полимеризации*, уменьшение – *олигомеризации*. Недоразвитие тех или иных структур, чаще всего в результате потери функций, которые они ранее выполняли, представляет собой *редукцию*.

Для понимания морфологии растений важны понятия гомологичных и аналогичных органов. *Гомологичные органы* имеют одинаковое происхождение, т. е. возникли из однотипных зачатков. Функции гомологичных органов могут быть одинаковыми или различными. Напротив, *аналогичные органы* всегда выполняют сходные функции, могут иметь внешне одинаковое строение, но эволюционно они возникли из разных структур. Резкие наследственные изменения гомологичных органов, существенно изменяющие их структуру, называются *метаморфозами*. Сходство аналогичных органов связано с явлением конвергенции (от лат. «кон» – с, вместе; «вергер» – стремиться).

Ортотропные органы (от греч. «ортос» – прямой, «тропос» – направление) растут вертикально, *плагиотропные* (от греч. «плагио» – наклонный) – горизонтально.

ЭМБРИОГЕНЕЗ И ОРГАНОГЕНЕЗ

Любое высшее растение обязательно проходит стадии развития зародыша (эмбриогенез) и проростка. *Зародыш* – это более или менее расчлененный миниатюрный спорофит. Он целиком состоит из меристематических клеток. На стадии

проростка начинается *органогенез*, т. е. начинают развиваться вегетативные органы, заложившиеся в зачаточном состоянии еще в зародыше.

Напомним, что зародыш семенных растений обычно состоит из зародышевого корешка и зародышевого стебелька. От стебелька отходят первые листья растений – семядоли, а на верхушке располагается *почечка*, или *плюмула*, представляющая собой зачаточный побег. Часть стебелька ниже места прикрепления семядолей называется *гипокотилем*, а выше этого места – *эпикотилем*. Зародыш семенных растений находится в семени.

Зрелые семена при определенных условиях – достаточном количестве влаги, тепла, воздуха и света – прорастают. Прорастание начинается с увеличения всех частей зародыша под влиянием усиленного питания за счет меристематической активности его клеток. Первым обычно появляется зародышевый корешок, укрепляющий молодой спорофит в почве. Одновременно растет и гипокотиль, проталкивая кончик корешка в почву. Семядоли в зависимости от типа прорастания ведут себя по-разному. Иногда они остаются в почве и служат пищей развивающемуся растению, а при наличии эндосперма выполняют роль гаустория (от греч. «гаустор» – черпающий, пьющий), т. е. присоски, «черпающей» из этой запасной ткани питательные вещества. В других случаях семядоли выносятся на поверхность растущим стебельком и фотосинтезируют, выполняя функцию листьев.

В ходе дальнейшего развития происходит новообразование органов. В почечке, которая в процессе прорастания выносится на поверхность, на конусе нарастания начинают закладываться новые листовые зачатки, в то время как ранее заложенные развертываются, а участки между ними разрастаются, образуя междоузлия. Зародышевый корешок превращается в главный корень проростка. По мере роста он ветвится, боковые корни вместе с главным образуют корневую систему. В области корневой шейки на гипокотиле в нижних узлах стебля могут довольно рано образовываться придаточные стеблеродные корни.

Схема строения проростков представлена на рис. 149. Как видно из рисунка, у проростков уже имеются основные вегетативные органы – корень и побег, которые продолжают нарастать за счет меристематических конусов нарастания.

ВЕТВЛЕНИЕ

Ветвление у растений, а также у грибов – это образование системы разветвлений осей. Оно обеспечивает организмам увеличение общей площади соприкосновения с воздушной средой, водой или почвой. У низших растений в результате ветвления возникает система таллломов (слоевищ). У высших растений в результате ветвления, связанного с деятельностью меристем, образуются системы побегов и корней.

Ветвление возникло в процессе эволюции тела растений еще до появления органов. В простейших случаях верхушка главной оси вильчато ветвится и дает начало двум или большему числу осей следующего порядка. Это так называемое *верхушечное ветвление*. Верхушечным ветвлением обладают многие многоклеточные водоросли, а также некоторые высшие растения, например плауны. Более часто у всех групп организмов встречается *боковой тип ветвления*. При этом на главной оси, несколько отступя от ее конца, возникают боковые выросты, которые дают начало боковым осям. В результате ветвления образуется система осей (телломов, корней, побегов). Следует выделить два типа бокового ветвления: *моноподиальное* и *симподиальное* (рис. 43). При моноподиальной системе ветвления каждая ось представляет собой *моноподий*, т. е. результат работы одной верхушечной меристемы. Моноподиальное ветвление характерно для многих голосеменных растений (например, у ели) и значительной части травянистых покрытосеменных. Большинство покрытосеменных (деревья) ветвятся по симподиальному типу. При симподиальном ветвлении верхушечная почка побега на определенном этапе отмирает, но начинается усиленное развитие одной или

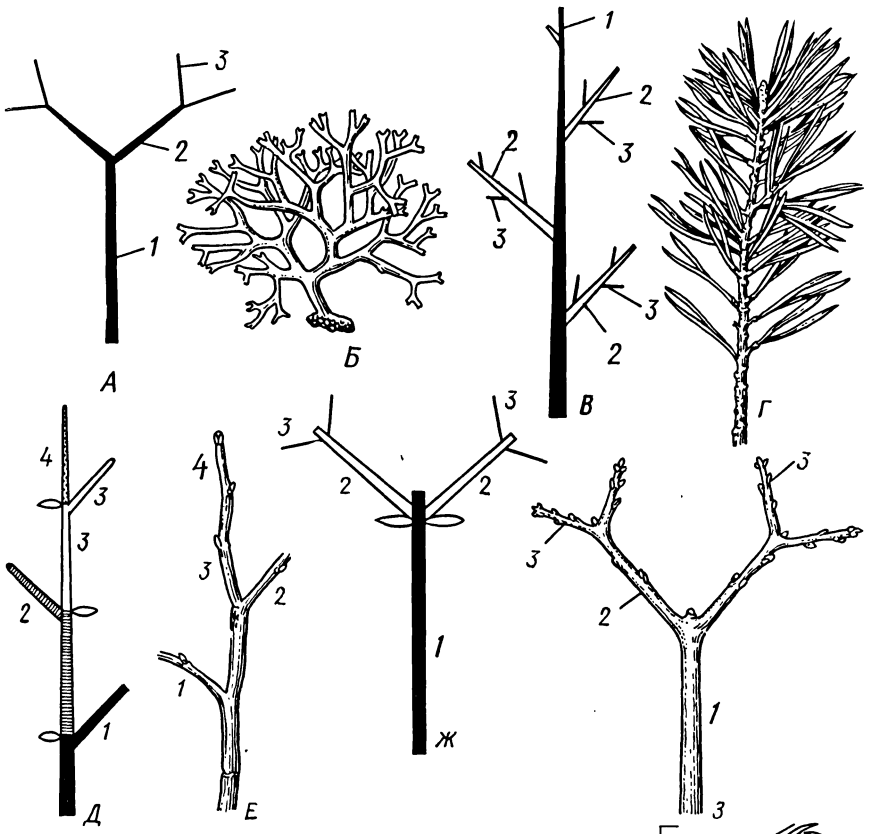


Рис. 43. Типы ветвления. *Верхушечное дихотомическое: А* — схема; *Б* — водоросль диктиота. *Боковое моноподиальное: В* — схема; *Г* — ветка сосны. *Боковое симподиальное по типу монохазия: Д* — схема; *Е* — ветка черемухи. *Боковое симподиальное по типу дихазия: Ж* — схема; *З* — ветка сирени:

1, 2, 3, 4 — оси первого и последующих порядков

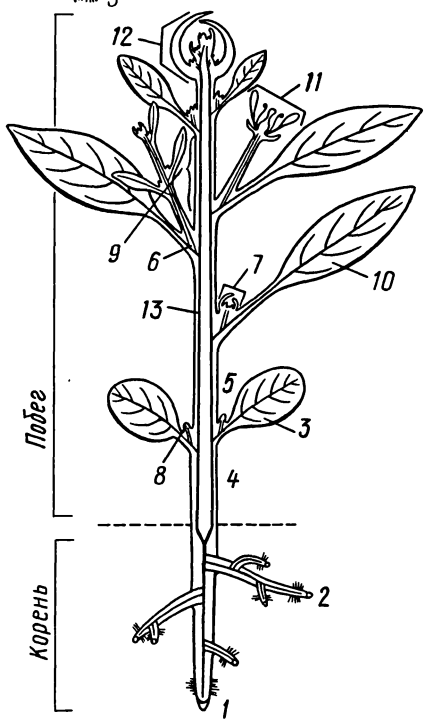
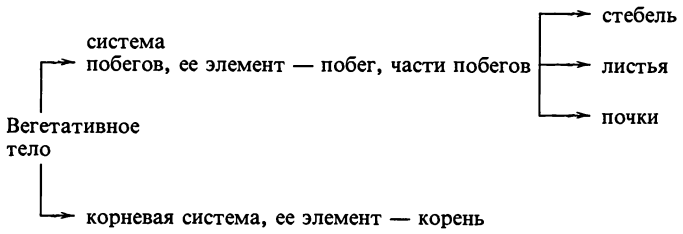


Рис. 44. Схема расчленения тела высшего растения на примере строения двудольного растения (показаны также репродуктивные органы):

1 — главный корень, *2* — боковые корни, *3* — семядоли, *4* — гипокотиль, *5* — эпикотиль, *6* — узел, *7* — пазуха листа, *8* — пазушная почка, *9* — междоузлие, *10* — лист, *11* — цветок, *12* — верхушечная почка, *13* — стебель

нескольких боковых почек. Из них образуются боковые побеги или побег, которые замещают побег, прекративший рост. Возникающие при этом оси представляют собой *симподии*, т. е. результаты работы ряда меристем. Иначе говоря, они являются составными.

Расчленение вегетативного тела высшего растения на органы можно представлять следующим образом (рис. 44).



ПОБЕГ И СИСТЕМА ПОБЕГОВ

Наряду с корнем побег — основной орган высшего растения. В типичном случае побег выполняет функцию воздушного питания, но нередко приобретает и другие функции и способен к метаморфозам. Побеги возникают из меристемы, скрытой в почке, и способны к росту до тех пор, пока сохраняется конус нарастания.

Вегетативный невидоизмененный побег состоит из стебля, листьев и почек. Стебли и листья — структурные элементы побега — нередко рассматриваются как его органы (т. е. органы второго порядка).

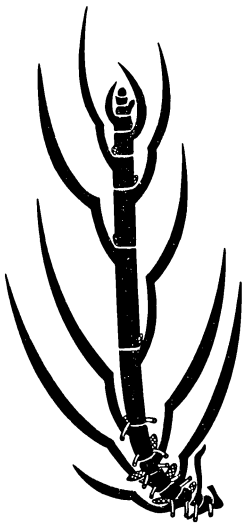


Рис. 45. Строение вегетативного побега злака, расчлененного на метамеры (схема). Масштабы длины и ширины не соблюдены

Стебель — осевая часть побега, имеющая более или менее цилиндрическую форму, а *листья* — в типичном случае плоские боковые части (органы) побега, сидящие на стебле. *Почки* — также обязательная принадлежность побега. За счет верхушечной почки осуществляется рост самого побега; боковые почки — зачатки новых побегов, обеспечивающие ветвление растения, т. е. образование системы его побегов.

Главная внешняя черта, отличающая побег от корня, — его олиственность. Участок стебля, от которого отходит лист (или листья), принято называть *узлом*. Участки стебля между соседними узлами — *междоузлия*. Обычно побег состоит из нескольких, иногда многих узлов и междоузлий, повторяющихся в определенном порядке вдоль оси побега. Каждый повторяющийся элемент побега (междоузлие и узел с листом и почкой) образует *метамер*. Побег, таким образом, состоит из серии метамеров, т. е. имеет метамерное строение (рис. 45). Метамерию считают проявлением продольной симметрии побега. В зависимости от длины междоузлий побеги делят на *укороченные* и *удлиненные*. Первые имеют сближенные узлы, вторые — более или менее расставленные.

Первый побег растения — его главный побег, или побег первого порядка, образуется из зародышевого побега. Из боковых почек главного побега формируются побеги второго порядка, а при повторении ветвления — третьего и т. д.

ПОЧКА

Почка – это зачаточный, еще не развившийся побег. За счет верхушечной почки побега осуществляется его рост. Боковые почки дают побеги следующего порядка. Помимо верхушечных и боковых почек, у растений нередко образуются так называемые *придаточные*, или *адвентивные*, *почки*. Они возникают на взрослых частях того или иного органа из внутренних тканей. Такие почки обеспечивают вегетативное возобновление. По строению они ничем не отличаются от верхушечных и боковых почек. Помимо чисто *вегетативных* почек, бывают и *вегетативно-генеративные*, или *смешанные*. Кроме вегетативных частей будущего побега в смешанных почках заложены зачаточный цветок или соцветие.

Почки, особенно у наших северных растений, часто окружены специализированными почечными чешуями, представляющими собой видоизмененные листья. В таких случаях говорят о закрытых почках. Открытые почки специальных чешуй не имеют.

Внутри почки заключена меристематическая верхушка побега – его апекс (от лат. «апекс» – верхушка), основная часть которого представляет собой *конус нарастания* (рис. 46). Деятельность конуса нарастания обеспечивает формирование всех тканей и частей побега, т. е. его органогенез и гистогенез. Конус нарастания не обязательно имеет геометрическую форму конуса, нередко это плоская или даже вогнутая вершинная часть. апекса, сложенная особыми клетками – инициалями верхушечной меристемы и ближайшими их производными. В результате меристематической активности апекса образуются зачатки листьев, называемые *листовыми примордиями*, зачаточные узлы и междоузлия. В пазухах зачаточных листьев обычно располагаются зачатки почек следующего порядка. Ритм появления зачаточных листьев характерен для каждого растения и в известной мере определяет характер листорасположения взрослого побега. Меристематическая активность конуса нарастания в разных его частях неодинакова. Существует ряд теорий, объясняющих неодинаковый характер деятельности его разных зон, в частности теория «туники-корпуса», сформулированная немецким ботаником А. Шмидтом. Согласно этой теории конус нарастания у покрытосеменных и части голосеменных состоит из двух гистологически разных частей, обладающих различной меристематической активностью. Наружная часть конуса нарастания получила название туники, а внутренняя – корпуса. Самые наружные клетки туники образуют первичную покровную ткань – эпидерму, а глубжележащие – внутренние ткани листа и первичную кору стебля. Клетки корпуса дают начало осевому цилиндру, главным компонентом которого является проводящая ткань.

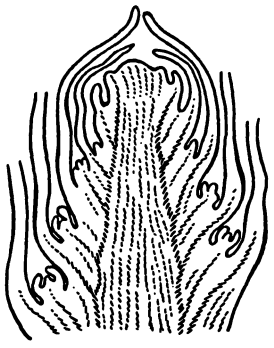


Рис. 46. Схема продольного разреза почки

ЛИСТОРАСПОЛОЖЕНИЕ, ЛИСТОВАЯ МОЗАИКА

Под листорасположением понимается порядок размещения листьев на оси побега. Закономерности размещения листьев связаны с деятельностью апекса побега. Они имеют подчас довольно сложный характер. В описательной морфологии при характеристике листорасположения чаще всего ориентируются на количество листьев, отходящих от одного листового узла. Различают три основных типа листорасположения (рис. 47): спиральное, или очередное – от каждого узла стебля отходит один лист (дуб, береза, злаки, зонтичные и др.), супротивное – на каждом узле сидят друг против друга два листа (клен, сирень, губоцветные), мутовчатое – каждый узел несет три и более листьев (олеандр, элодея). Иногда выделяют еще *накрест-супротивное* в тех случаях, когда

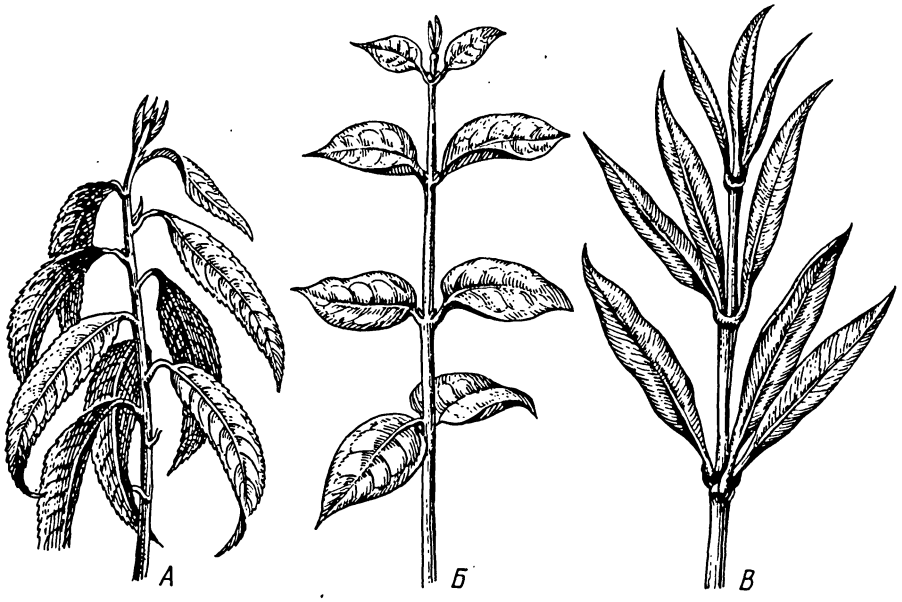


Рис. 47. Листорасположение. *А* – очередное у персика обыкновенного (*Persica vulgaris*); *Б* – супротивное у бирючины овальнолистной (*Ligustrum ovalifolium*); *В* – мутовчатое у олеандра (*Nerium oleander*)

плоскости соседних пар листьев взаимно перпендикулярны. Общая закономерность всех типов листорасположения – равное угловое расстояние между листьями, сидящими на одном узле или на последовательных узлах основной генетической спирали, – так называемая условная линия, соединяющая основания листьев, расположенных друг за другом.

Листорасположение – наследственный признак. Иногда определенным типом листорасположения характеризуются целые семейства.

В процессе роста побега его листорасположение может меняться. Кроме того, черешки листьев могут изгибаться, и в силу этого положение пластинок также изменяется. При этом пластинки всех листьев в конечном итоге располагаются, не затеняя друг друга, а образуя единую плоскость, где просветы между крупными листьями заполнены более мелкими листьями. Подобное явление, получившее название *листовой мозаики*, позволяет растению более полно использовать падающий на него солнечный свет.

ОСОБЕННОСТИ РОСТА ПОБЕГОВ И ТИПЫ ПОБЕГОВ ПО ИХ ПОЛОЖЕНИЮ В ПРОСТРАНСТВЕ

Нарастание побегов в длину осуществляется за счет верхушечных почек, а образование боковых побегов происходит за счет пазушных и придаточных почек, что в конечном счете создает систему побегов и определяет внешний вид надземной части растения, т. е. его *габитус*.

В сезонном климате умеренной зоны развертывание побегов из почек у большинства растений носит периодический характер. У кустарников и деревьев, а также большинства многолетних трав почки развертываются в побеги один раз в году – весной или в начале лета, после чего формируются новые зимующие почки с зачатками побегов будущего года. Побеги, вырастающие из почек за один вегетационный период раз в год, называются *годичными*.

В зависимости от степени разветвленности системы побегов выделяют неветвящиеся, слабо ветвящиеся и сильно ветвящиеся растения. Не ветвятся или слабо ветвятся некоторые древесные рас-

тения тропиков, в частности пальмы. Слабо ветвятся некоторые однолетние травы в условиях затенения. Большинство растений стран умеренного климата обильно ветвятся. Наиболее сильно ветвятся растения, образующие жизненные формы типа *перекати-поля*, и *растения-подушки*.

Главный побег в большинстве случаев имеет ортотропный рост (прямостоячий побег). Боковые побеги могут расти в различном направлении как ортотропно, так и плагиотропно. Иногда главный побег первоначально растет плагиотропно, а затем меняет направление роста на ортотропное. В этом случае говорят о *приподнимающихся*, или *восходящих*, *побегах*. Побеги с сохраняющимся в течение всей жизни плагиотропным ростом называются *стелющимися*. Если же они образуют придаточные корни, внедряющиеся в субстрат, их называют *ползучими*.

Ортотропный рост определенным образом связан со степенью развития механических тканей. При отсутствии хорошо развитых механических тканей в удлиненных побегах ортотропный рост невозможен. Но нередко растения, не обладающие достаточно развитой скелетной системой механических тканей, все же растут вверх. Это достигается различными путями. Весьма часто слабые побеги таких растений закручиваются вокруг какой-либо твердой опоры (*вьющиеся* побеги и растения), цепляются с помощью различного рода шипиков, крючков, присосок (*цепляющиеся* растения) или лазят, обвивая твердые опоры усиками (*лазящие* растения).

СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ И МЕТАМОРФОЗ ПОБЕГОВ

Побег — самый изменчивый по внешнему облику орган растения. Основной тип побега зеленого растения — надземный (воздушный) ассимилирующий побег, несущий на оси нормальные зеленые листья. Однако наряду с основной функцией фотосинтеза нередко бывают и иные: отложение запасных веществ, опорная функция, вегетативное размножение, образование цветков и соцветий.

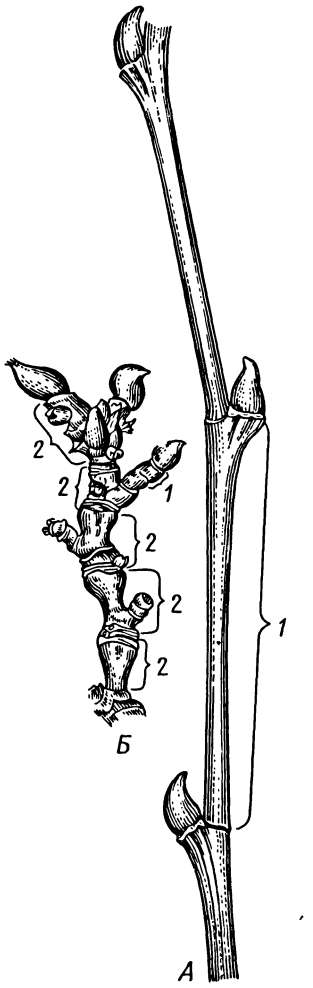


Рис. 48. Укороченный (*Б*) и удлиненный побеги (*А*) платана восточного (*Platanus orientalis*):
1 — междоузлие, *2* — годичные приросты

Одновременно со сменой функций могут меняться облик побега и характер его роста. Пример смены интенсивности роста дают *укороченные* и *удлиненные* побеги (рис. 48). В частности, укороченные побеги имеют розеточные растения. На укороченных побегах нередко располагаются также соцветия. В ходе приспособления к иным функциям весь побег или его части могут видоизменяться — метаморфизироваться. Чаще всего метаморфозу подвергаются листья, реже стебли, а иногда и почки. Основы теории метаморфоза растений были разработаны в конце XVIII в. великим немецким поэтом, философом и ученым И.-В. Гёте.

Наиболее обычный случай относительно неглубокой специализации представляют собой *ствол* и *сучья* деревьев и кустарников. Известно, что их побеги через один (у листопадных) или несколько лет (у вечнозеленых) теряют ассимиляционную функцию. Часть таких побегов отмирает, но большинство остается, выполняя опорную, проводящую и запасающую функции. Из них формируется система скелетных осей, утолщающихся за счет деятельности камбия. Лишенные листьев скелетные оси известны под названием сучьев, стволов (у деревьев) и *стволиков* (у кустарников). Весьма обычным видоизменением побега является корневище, характерное для многих многолетних трав, полукустарников, кустарничков (брусника, черника) и даже кустарников (бересклет). *Корневищем* принято называть более или менее долговечный подземный побег, обычно лишенный нормально развитых зеленых листьев. По направлению роста корневища могут быть горизонтальными, косыми и вертикальными. На них обычно в узлах сохраняются следы недоразвитых чешуевидных листьев и отходят придаточные корни.

Корневища со значительными годичными приростами и хорошо выраженными междоузлиями служат преимущественно для вегетативного размножения и расселения (пырей, сныть). Короткие корневища с небольшими годичными приростами и сближенными узлами (ирис, гравилат) — в основном для запасания (главным образом крахмала) и вегетативного возобновления, так как на их верхушках закладываются зимующие почки.

Формируются корневища или непосредственно в почве (ландыш, грушанка, черника), или сначала растут как надземные ассимилирующие побеги, которые затем погружаются в почву (манжетка, гравилат). При ветвлении формируется целая система корневищ, от которых в разных местах отходят надземные побеги, образующие куртину. Если связующие подземные части куртины разрушаются, то отдельные ее части обособляются. Таким путем осуществляется вегетативное размножение многих растений. Совокупность особей, возникших путем подобного обособления растений, называется *клоном*.

В зависимости от преобладания у корневищ коротких или длинных междоузлий и от интенсивности их нарастания различают *длиннокорневищные* и *коротко-корневищные* растения. Недолговечные тонкие подземные корневища получили название подземных *столонов*. У столонов отсутствует запасающая функция. Столоны, чаще всего растущие горизонтально, служат главным образом для вегетативного размножения растений. Верхушечные почки столонов нередко разрастаются, утолщаются и превращаются в *клубни* (например, у картофеля, рис. 49).

Недолговечные ползучие и стелющиеся надземные побеги, известные у многих растений, например у лесной и садовой земляники, костяники и т. п., относятся к категории надземных столонов — усов. Функция надземных столонов состоит в захвате территории и расселении дочерних особей. У некоторых надземных столонов отчасти сохранена и ассимиляционная функция.

Луковица — это резко метаморфизированный подземный, реже надземный побег с укороченным стеблем-донцем, чешуевидными сочными основаниями листьев, запасающими воду и растворимые питательные вещества, главным образом сахара, и сухими кроющими листьями, выполняющими защитную функцию. Из верхушечной и пазушных почек луковиц вырастают фотосинтезирующие надземные побеги, а на донце образуются придаточные корни. Луковицы обычны для ряда однодольных, особенно для представителей семейств лилейных, луковых и амариллисовых. В виде луковицы такие растения перезимовывают или переживают сезон засухи.

Различного типа метаморфизированные побеги имеют *растения-суккуленты* (от лат. «суккус» — сок), накапливающие в паренхимных тканях стебля или листьев значительные количества воды и растворенных в ней веществ. Листовые суккуленты очень характерны для семейства толстянковых (Crassulaceae), за что оно и получило свое название. Сюда относятся многочисленные виды очитков *(Sedum)*, родиола, или золотой корень

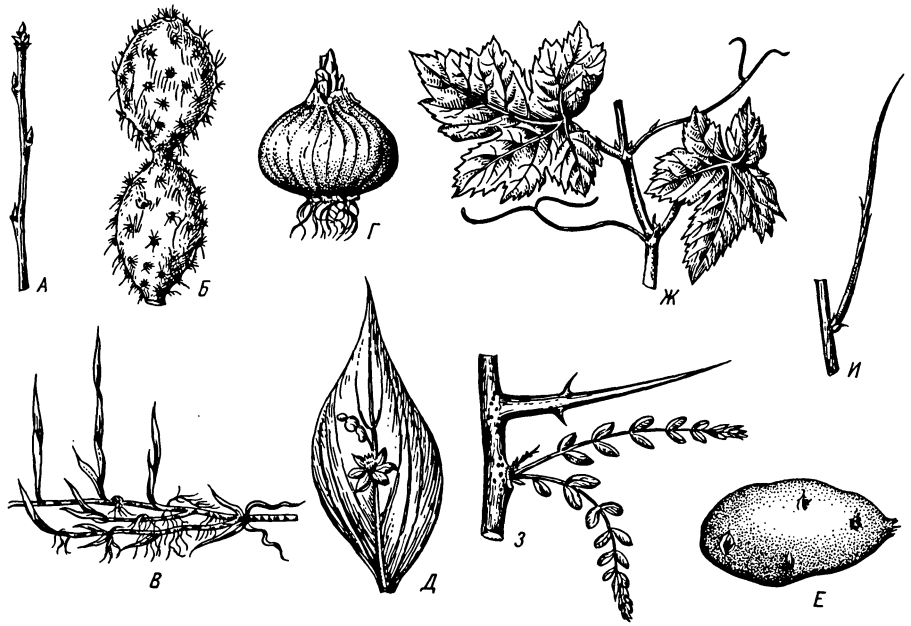


Рис. 49. Надземные и подземные метаморфозы побега. *А* – обычный удлиненный побег; *Б* – мясистый побег кактуса с редуцированными листьями; *В* – корневище пырея (пример длиннокорневищного растения); *Г* – луковица лука; *Д* – филлокладии иглицы; *Е* – клубень картофеля; *Ж* – усы-прицепки винограда (видоизмененные соцветия); *З* – колючка гледичии; *И* – зеленый безлистный фотосинтезирующий побег дрока ситниковидного (функцию листа осуществляет побег)

(Rhodiola rosea), и молодило *(Sempervivum)*. Листовыми суккулентами являются также широко разводимые в комнатной культуре виды алоэ *(Aloë)*.

Стеблевые суккуленты обычны для американского семейства кактусовых и многих африканских видов молочаев. Образование суккулентного стебля обычно ведет к потере или резкому метаморфозу листьев, а сочный стебель играет ассимиляционную и запасающую роль. Колючки кактусов имеют листовое происхождение и возникли в результате видоизменения почечных чешуй.

Кочан, образующийся у части форм культурной капусты, является метаморфизированной гигантской почкой, окруженной многочисленными мясистыми листьями, почти лишенными хлоропластов.

Помимо перечисленных выше видоизменений побега упомянем еще некоторые наиболее обычные его метаморфозы. Упоминавшиеся уже колючки нередко имеют стеблевое происхождение. У дикой яблони, жестера слабительного *(Rhamnus cathartica)* в колючки превращены укороченные побеги. Стеблевое происхождение имеют также колючки у боярышника *(Crataegus)* и гледичии *(Gleditsia)*. Образование колючек нередко связано с недостатком влаги.

Виды иглицы *(Ruscus)* – растений, широко распространенных в Крыму и на Кавказе, несут уплощенные пазушные побеги – филлокладии (от греч. «филлон» – лист, «кладос» – ветвь), внешне аналогичные листу. Однако на филлокладиях образуются чешуевидные беловатые листья и цветки, чего никогда не бывает у обычных листьев.

СТЕБЕЛЬ

Стебель представляет собой ось побега, слагающуюся из узлов и междоузлий. Наряду с листом он является основной структурной частью (или органом) побега. Основные функции стебля – опорная и проводящая. Через стебель осуществляется связь между корнями и листьями. Кроме того, в стебле нередко отклады-

ваются запасные питательные вещества. Иногда, например у стеблевых суккулентов, стебель – ассимилирующий орган.

Стебель, как и весь побег в целом, представляет собой *«открытую» систему роста*, т. е. он длительное время нарастает и на нем возникают новые листья. Надземные побеги трав сезонного климата живут, как правило, один год. У деревьев и кустарников стебель существует много лет.

На поперечном сечении стебель обычно характеризуется *радиальной симметрией.* Чаще всего он имеет цилиндрическую форму и нередко утолщен в узлах. Однако нередко встречаются стебли гранистые, ребристые, иногда же совершенно плоские или несущие выступающие плоские ребра (крылатые стебли).

АНАТОМИЯ СТЕБЛЯ

Побег имеет систему меристем, поддерживающих нарастание тканей в длину и толщину. Рост в длину осуществляется за счет верхушечной и вставочных (интеркалярных) меристем, а в толщину – за счет боковых меристем: прокамбия, камбия, феллогена и отчасти перицикла. На начальных этапах развития побега складывается *первичная анатомическая структура стебля,* сохраняющаяся у однодольных в течение всей жизни. У двудольных и голосеменных первичная структура довольно быстро нарушается в результате разного рода вторичных изменений и в итоге формируется так называемое *вторичное строение стебля.* Вторичные утолщения связаны главным образом с деятельностью камбия и феллогена.

Первичная структура стебля

Первичная структура стебля складывается по мере дифференциации клеток верхушечной меристемы. Верхушечная меристема побега довольно рано дифференцируется на несколько групп клеток, различающихся по морфологическим особенностям и степени меристематической активности. Самые наружные ее слои преобразуются в *протодерму*, клетки которой формируют первичную покровную ткань – эпидерму.

На уровне первых листовых примордиев (зачатков листьев) клетки верхушечной меристемы, расположенные к периферии и в центре апекса, перестают активно делиться, увеличиваются в размерах и вакуолизируются. Из этих клеток формируются первичная кора и сердцевина. Между ними сохраняются несколько рядов активных меристематических клеток, располагающихся *кольцом*, которое называется *образовательным.* Клетки образовательного кольца в основании молодых зачатков листьев дают начало первичной боковой меристеме – прокамбию. Формированию прокамбия предшествует деление клеток, производные которых удлиняются, приобретая характерную для элементов прокамбия прозенхимную форму.

У многих двудольных в образовательном кольце обычно дифференцируется один круг изолированных друг от друга прокамбиальных тяжей, число которых зависит от числа тяжей, заложившихся в основании каждого листового зачатка. Клетки образовательного кольца, расположенные между тяжами прокамбия, дифференцируются позднее в паренхимные элементы. На поперечных срезах совокупность этих паренхимных клеток имеет вид радиальных полос, соединяющих сердцевину с первичной корой. Эти полосы получили название *сердцевинных лучей.* Ширина их может быть различной.

Прокамбий у двудольных может закладываться также в виде почти сплошного или даже сплошного кольца. Он может развиваться по всей толще образовательного кольца или формируется из его части. В последнем случае клетки периферических слоев образовательного кольца, не участвующие в формировании прокамбия, дают начало другой меристеме – *перициклу.* Клетки перицикла дифференцируются позднее в элементы постоянных тканей – паренхиму или склеренхиму. Перицикл чаще всего отмечается в стеблях травянистых двудольных, у древесных растений он обычно отсутствует.

Прокамбий является предшественником первичных проводящих тканей: первичной флоэмы и первичной ксилемы (рис. 50). Флоэма начинает формироваться раньше ксилемы. Она закладывается

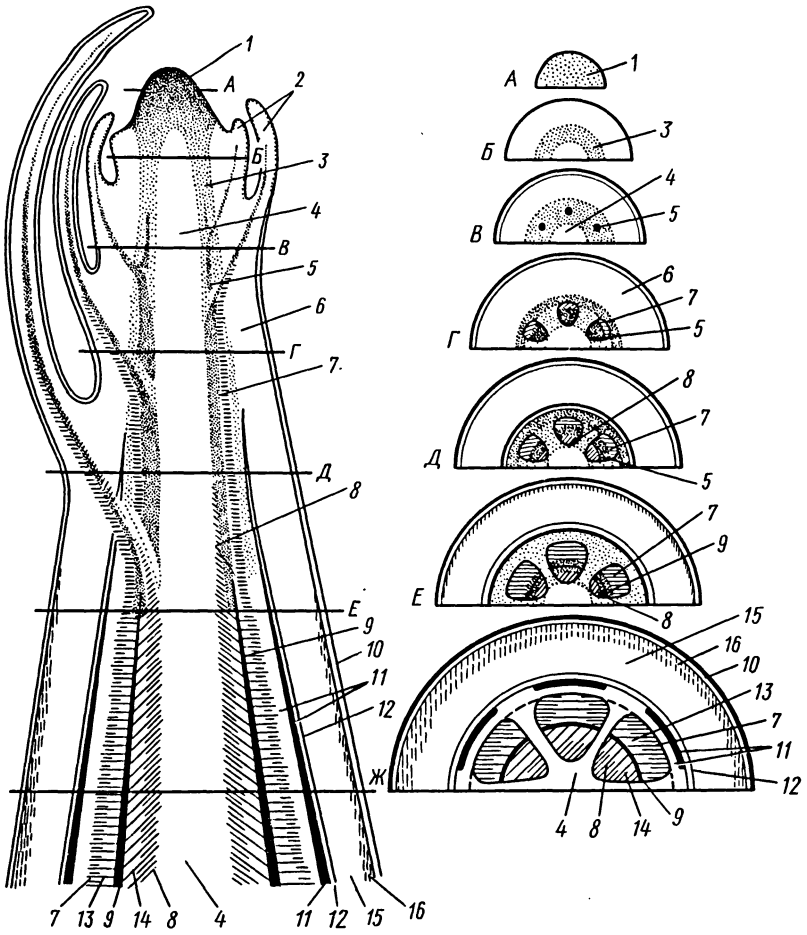


Рис. 50. Схема последовательного развития тканей (*А* – *Ж*) в стебле двудольного растения (один из вариантов; другие варианты см. на рис. 52):
1 – зона верхушечной меристемы, *2* – листовые зачатки, *3* – образовательное кольцо, *4* – сердцевина, *5* – прокамбий, *6* – первичная кора, *7* – первичная флоэма, *8* – первичная ксилема, *9* – камбий, *10* – эпидерма, *11* – перицикл, *12* – эндодерма, *13* – вторичная флоэма, *14* – вторичная ксилема, *15* – паренхима первичной коры, *16* – колленхима

в наружных частях прокамбиальных тяжей или прокамбиального кольца и развивается центростремительно. Ксилема закладывается во внутренних участках и развивается центробежно. Таким образом флоэма и ксилема формируются навстречу одна другой. Нередко из периферических клеток прокамбия дифференцируются волокна, относимые к флоэме.

Образовавшиеся из прокамбия первичные флоэма и ксилема составляют основу *осевого (центрального)* цилиндра, или *стелы*.

Вся стела, занимающая центральную часть стебля, состоит из проводящих тканей, сердцевины (иногда она разрушается), перицикла (если он имеется) и тех постоянных тканей, которые из него возникают. Кнаружи от перицикла располагается первичная кора. В состав сформировавшейся первичной коры, которая, как сказано, образуется из части меристемы, располагающейся между образовательным кольцом и протодермой, входит паренхима, нередко колленхима и иногда секреторные элементы. Последовательность расположения этих тканей бывает различной. Паренхима обычно находится непосредственно под эпидермой. Колленхима может располагаться или глубже

паренхимы, или также непосредственно под эпидермой. Самый внутренний слой первичной коры – *эндодерма.* Однако в стебле она никогда не бывает столь отчетливо развитой, как в корне. Нередко в эндодерме откладываются крахмальные зерна, поэтому ее часто называют *крахмалоносным влагалищем.* Иногда в ней заметны кристаллы оксалата кальция. Лишь в корневищах обычно развивается типичная эндодерма с поясками Каспари. Изредка, как, например, в корневище ландыша, она бывает даже двухслойной.

Сердцевина располагается внутрь от проводящей ткани и обычно состоит из относительно тонкостенных паренхимных клеток. В сердцевине часто откладываются запасные питательные вещества. Здесь же нередко встречаются клетки – идиобласты, заполненные таннидами, кристаллами, слизью и др. Иногда часть сердцевины разрушается и образуется полость. Периферическая часть сердцевины называется *перимедуллярной зоной.*

Типы стелы у разных таксонов высших растений неодинаковы. Представления об эволюции типов стелы обобщены в *стелярной теории*, основы которой в 1886 г. заложил французский ботаник ван Тигем. Рассмотрим более подробно формирование и особенности стелы двудольных и однодольных. Прежде всего отметим, что у однодольных весь прокамбий полностью расходуется на формирование первичных проводящих тканей и первичная структура стебля сохраняется в течение всей жизни растения. У двудольных часть клеток прокамбия сохраняется и преобразуется в клетки камбия, за счет которых затем обеспечивается вторичный рост стебля в толщину.

В тех случаях, когда тяжи прокамбия у двудольных очень сближены (т. е. фактически имеется сплошное его кольцо) – формируются сплошные кольца первичной флоэмы и ксилемы, причем флоэма располагается по направлению к периферии стебля, а ксилема – к центру. В результате возникает *беспучковый (слитный)* тип строения стебля.

Если закладывающиеся прокамбиальные тяжи у двудольных не сближены и между ними из клеток образовательного кольца дифференцируется паренхима сердцевинных лучей, то формируются изолированные проводящие пучки, располагающиеся кольцом. Флоэма в них ориентирована к периферии стебля, а ксилема – к центру. Такой тип строения стебля называется *пучковым.*

Стела, главным компонентом которой являются расположенные кольцом проводящие пучки, получила название *эустелы.* Эустела характерна для большинства двудольных.

В стебле однодольных образовательное кольцо не возникает. В силу этого стела однодольных устроена иначе, чем стела двудольных. Ее формирование сложно и здесь не рассматривается. Особенности формирования проводящей системы у однодольных приводят к тому, что в большинстве случаев многочисленные закрытые пучки равномерно распределены по всей толще стебля, занятой клетками основной паренхимы. Хорошо выраженной сердцевины здесь нет, а граница центрального цилиндра в связи со слаборазвитым перициклом также не ясна. Стела однодольных известна под названием *атактостелы* (рис. 51).

В отдельных случаях возникают модифицированные типы атактостелы с полостью в цилиндре (например, в стеблях многих злаков), а закрытые пучки располагаются в 1–2 круга по периферии.

Как сказано, у большинства однодольных растений формирование проводящих тканей стебля на этом заканчивается и атактостела сохраняется в течение всей жизни. Вторичная меристема – камбий – у них никогда не возникает, поэтому отсутствуют и вторичные проводящие ткани. Утолщение, наблюдаемое у древовидных однодольных (пальмы, юкки, драцены, алоэ), осуществляется не за счет камбия, а благодаря образованию значительных количеств паренхимных

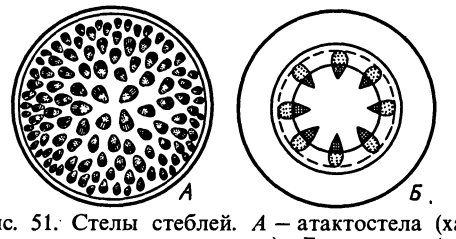


Рис. 51. Стелы стеблей. *А* – атактостела (характерна для однодольных); *Б* – эустела (характерна для двудольных)

клеток, возникающих в результате активности особых внепучковых меристематических клеток, располагающихся по периферии стебля.

Вторичное утолщение стебля у двудольных

У двудольных довольно рано возникают вторичные изменения анатомической структуры стебля. Вторичные изменения связаны главным образом с активностью камбия, отчасти с другой вторичной меристемой – феллогеном, образующим перидерму. У многих видов они начинаются уже у однолетних побегов и чисто внешне это можно заметить по изменению их окраски, которая становится коричневой (образование пробки или перидермы). За счет появления вторичных тканей осуществляется рост стеблей двудольных растений в толщину. При этом характерные черты эустелы нарушаются и в конечном итоге формируются различные типы вторичного строения стебля.

Вторичные изменения в центральном цилиндре начинаются с заложения камбия. Камбий возникает из остатков прокамбия, и его развитие идет по одному из следующих типов (рис. 52).

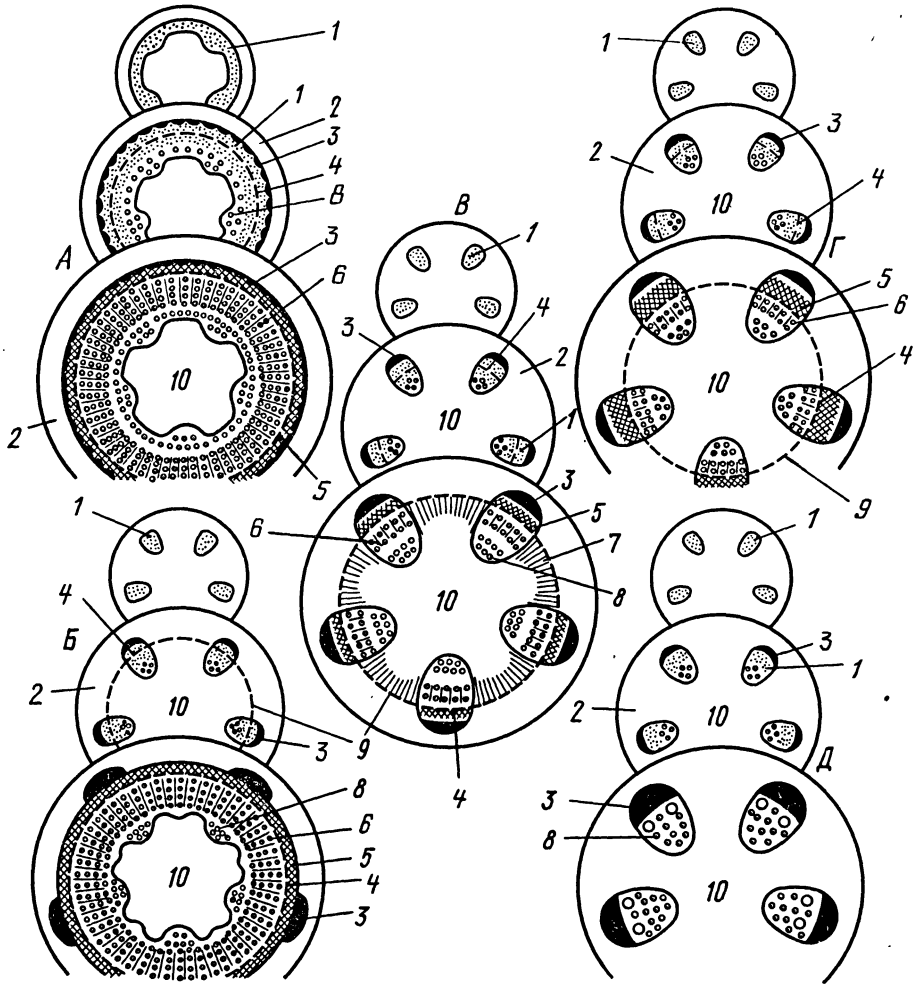


Рис. 52. Различные типы развития прокамбия, камбия и проводящих тканей в стеблях двудольных (*А – Д*):

1 – прокамбий, *2* – первичная кора, *3* – первичная флоэма, *4* – камбий, *5* – вторичная флоэма, *6* – вторичная ксилема, *7* – склеренхима, *8* – первичная ксилема, *9* – межпучковый камбий, *10* – сердцевина

А. С самого начала камбий образуется в виде непрерывного кольца, а затем откладывает сплошные слои вторичных проводящих тканей: флоэмы и ксилемы. В этом случае в стебле сразу же формируется беспучковая (слитная) структура.

Б. В прокамбиальных тяжах вначале возникает пучковый камбий. Затем между разобщенными его участками закладываются перемычки межпучкового камбия, после чего начинают откладываться сплошные слои вторичных проводящих тканей и также возникает беспучковая структура.

В. Подобно предыдущему случаю (Б), возникает сплошное кольцо камбия, но вторичные проводящие ткани откладываются лишь в пучках а вне пучков камбий образует паренхиму, не отличимую от паренхимы коры и сердцевины, либо механические элементы.

Г. Межпучковый камбий никогда не возникает и в течение всей жизни сохраняется пучковое строение стебля.

Время появления камбия и интенсивность его работы различны. Многолетние, длительно утолщающиеся стебли деревьев и кустарников чаще всего развиваются по типам А или Б; недолговечные травянистые стебли с ограниченным утолщением чаще всего сохраняют пучковое строение (типы В и Г). Типы А и Б считаются эволюционно более древними, а В и Г – более продвинутыми. Предполагается, что травянистые стебли возникли в результате прогрессирующего снижения камбиальной активности.

При любом типе вторичных изменений в центральном цилиндре первичная ксилема «оттесняется» к центру и остатки ее располагаются на границе с сердцевиной. Напротив, первичная флоэма оттесняется нарастающей вторичной флоэмой к периферии. Остатки первичной флоэмы располагаются по периферии наружной границы вторичной флоэмы. В дальнейшем они либо сдавливаются растущими вторичными тканями и малозаметны, либо иногда сохраняются в виде немногих волокон, не отличимых от волокон, возникающих из перицикла.

Первичная кора в стеблях однолетних побегов травянистых растений в целом изменяется мало. Она становится тоньше в результате растяжения, но, как правило, сохраняется и функционирует; лишь в одревесневающих частях однолетних побегов под эпидермой, которая может слущиваться, нередко закладывается пробка.

В структуре стебля однолетнего травянистого двудольного растения выделяют *видоизмененный центральный цилиндр*, включающий ткани, возникшие из перицикла, остатки первичной и вторичную флоэму, камбий, вторичную и остатки первичной ксилемы и сердцевину. Видоизмененный центральный цилиндр окружен первичной корой.

Строение многолетних стеблей двудольных и хвойных

У древесных и кустарниковых двудольных, а также у хвойных вторичные утолщения могут продолжаться многие годы, причем стволы у некоторых видов достигают нескольких метров в диаметре. Длительным вторичным утолщением обладают также подземные побеги многолетних трав из класса двудольных. Утолщения связаны с деятельностью длительно функционирующего камбия и отчасти феллогена – двух вторичных боковых меристем. В результате формирования вторичных постоянных тканей черты эустелы полностью теряются, одновременно изменяется и структура периферийной части стебля. В конечном итоге формируется строение стебля, особенности которого показаны на рис. 53 и 54.

Топографически в стебле многолетнего древесного и кустарникового растения можно выделить три основные части: кору, древесину[1] и сердцевину.

Граница коры и древесины проходит по камбию. Кора многолетнего стебля древесного растения включает остатки эпидермы (в тех случаях, если они сохраняются), весь комплекс перидермы, воз-

[1] Использование термина «центральный цилиндр» при характеристике многолетних стеблей древесных и кустарниковых видов нежелательно. Термин «центральный цилиндр», или «стела», следует применять при характеристике структур, возникших в результате первичного роста.

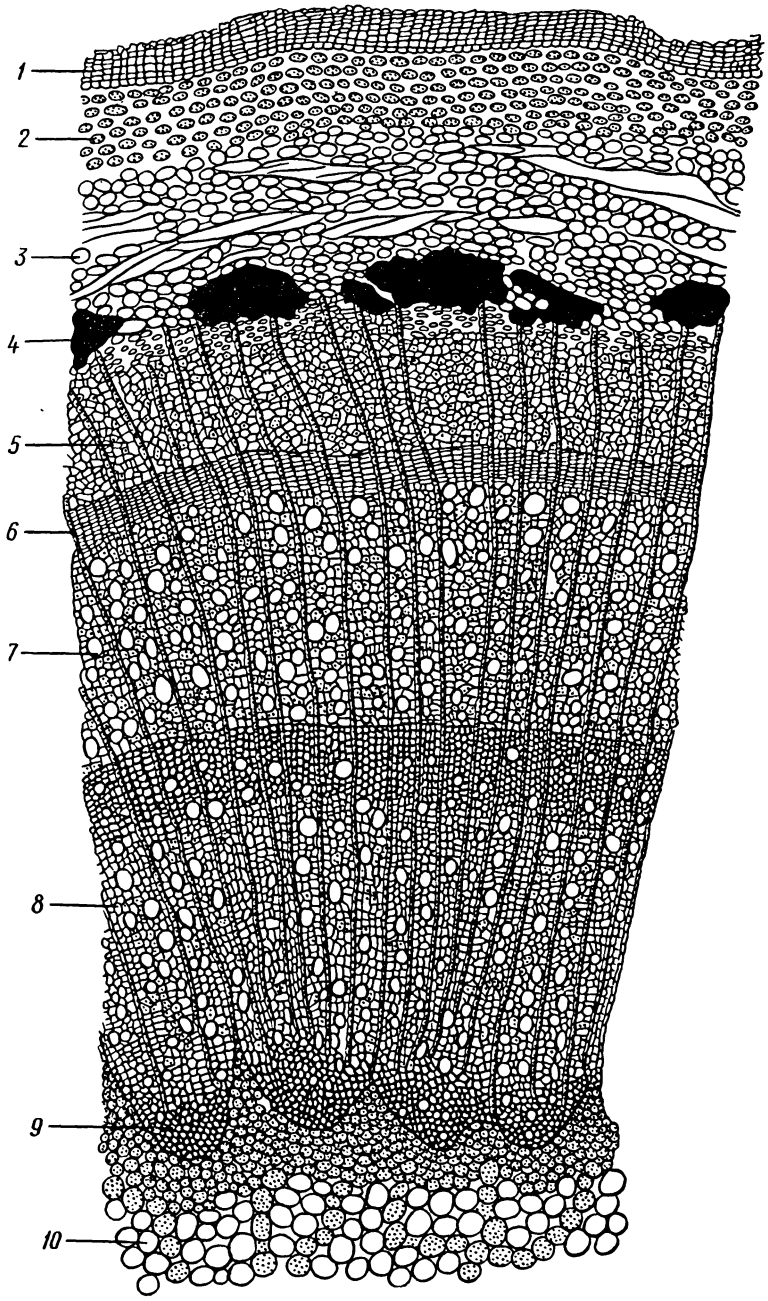


Рис. 53. Строение двулетнего стебля яблони (поперечный срез):
1 – перидерма, *2* – колленхима, *3* – паренхима (остатки первичной коры), *4* – участки лубяных волокон, *5* – вторичная флоэма, *6* – камбий, *7* – вторичная ксилема второго года жизни, *8* – вторичная ксилема первого года жизни, *9* – первичная ксилема, *10* – сердцевина

никший в результате деятельности феллогена, остатки первичной коры, группы механических элементов различного происхождения, располагающихся на границе остатков первичной коры и флоэмы, и всю массу флоэмы (т. е. вторичную флоэму и — в тех случаях, где она сохраняется — остатки первичной).

У некоторых растений с возрастом на смену перидерме формируется корка. Корка может рассматриваться как часть коры. В пределах коры в фармакогнозии нередко выделяют *наружную* и *внутреннюю* кору. К внутренней относят флоэму, к наружной — ткани, располагающиеся к периферии от нее.

Происхождение и функции отдельных гистологических слоев коры различны. Перидерма и корка образованы в результате активности одного или нескольких последовательно закладывающихся колец феллогена. Гистологические особенности этих комплексов описаны в главе «Ткани». Остатки первичной коры сохранились от первичного строения стебля. Они могут состоять из колленхимы и запасающей паренхимы. Проводящие элементы первичной флоэмы, находящиеся на границе с первичной корой, практически неразличимы. Иногда заметны лишь остатки волокон перициклического и флоэмного (первичная флоэма) происхождения. Вторичная флоэма располагается внутрь от волокон — остатков первичной флоэмы — и составляет зону вторичной коры. Помимо проводящих и паренхимных элементов, составляющих так называемый *мягкий луб*, в ней нередко заметны механические элементы. Чаще всего это лубяные волокна, возникающие, как и прочие элементы вторичной флоэмы, из камбия. Совокупность механических элементов вторичной флоэмы получила название *твердого луба*. Твердый луб характерен прежде всего для древесных и кустарниковых двудольных. Во вторичной флоэме можно различить флоэмные участки первичных и вторичных сердцевинных лучей. Первичные лучи обычно шире вторичных, длиннее их в тангентальном направлении и соединяют сердцевину с первичной корой. Они образуются еще в период формирования первичной анатомической структуры стебля. Вторичные лучи — результат деятельности камбия.

Во вторичной флоэме многолетних стеблей функцию проведения осуществляет самая внутренняя ее часть, обычно не превышающая по толщине 1 мм. Прочие ее части функционируют как запасающие и механические ткани.

Камбиальная зона, граничащая со вторичной флоэмой, чаще всего представлена несколькими рядами таблитчатых клеток. Ковнутри от нее находится вторичная ксилема с несколькими кольцами прироста, обычно называемая древесиной. Ею занята основная масса стеблей многолетних растений. Ксилема образует сплошной цилиндр, мощность которого зависит от активности камбия, возраста стебля и ряда экологических факторов.

У многолетних растений, обитающих в умеренном и холодном климате, камбий активен периодически. Он начинает свою деятельность весной и прекращает осенью. Диаметр просветов весенних трахеальных элементов значительно шире, нежели осенних. Это одна из причин образования в древесине многих деревьев и части кустарников так называемых годичных колец. Наиболее четко годичные кольца выражены у древесных растений. На темп роста годичного кольца и его ширину значительное влияние оказывают количество атмосферных осадков, температура и освещение. По числу годичных колец на спиле ствола можно определить возраст дерева. На основании закономерностей сложения годичных колец можно реконструировать климаты прошлого и устанавливать возраст археологических находок.

В стволах ряда деревьев наружные молодые слои древесины, примыкающие к камбию, физиологически более активны и носят название *заболони*. Они отличаются более светлой окраской, меньшей механической прочностью, меньшей устойчивостью к поражениям грибами и насекомыми.

Самые старые участки древесины расположены ближе к центру стебля. Полости сосудов здесь обычно закупориваются выростами протопластов ближайших паренхимных клеток — тиллами, заполняются различными консервирующими

веществами и слой за слоем пропитываются таннидами (дубильными веществами). В результате эта часть древесины, называемая *ядром*, приобретает определенную окраску, характерную для данной породы. Существует целый ряд ядровых пород деревьев (грецкий орех, каштан, дуб, ильм и др.). Окрашенная ядровая древесина высоко ценится.

Несколько необычно устроены многолетние стебли многих древесных лиан. Они характеризуются прерывистым камбиальным кольцом, так что сосудистые элементы прерваны участками паренхимной ткани значительной ширины. Это придает стеблям лиан гибкость.

Общий тип строения стеблей хвойных сходен со строением стеблей многолетних двудольных (рис. 54). Однако в составе гистологических элементов коры и древесины существуют определенные различия. В частности, в коровой части многих хвойных, так же как в древесине, образуются смоляные ходы (ель, пихта, сосна). Иногда ходы не возникают, но смола накапливается в крупных клетках коровой паренхимы или в сердцевинных лучах (кипарис). Ситовидные элементы флоэмы у хвойных представлены ситовидными клетками, не сопровождающимися клетками-спутницами. Древесина состоит почти исключительно из трахеид с большим числом окаймленных пор главным образом на радиальных стенках. Древесинная паренхима и механические волокна, как правило, отсутствуют. В сердцевинных лучах часто накапливается смола, при этом луч разрастается и несет горизонтальный смоляной ход. Горизонтальные смоляные ходы сердцевинных лучей сообщаются с вертикальными смоляными ходами, благодаря чему создается единая смолоотделительная система. Смоляные ходы сосны изнутри выстланы тонкостенными паренхимными клетками, составляющими эпителий. Клетки эпителия выделяют смолу непосредственно в смоляной ход.

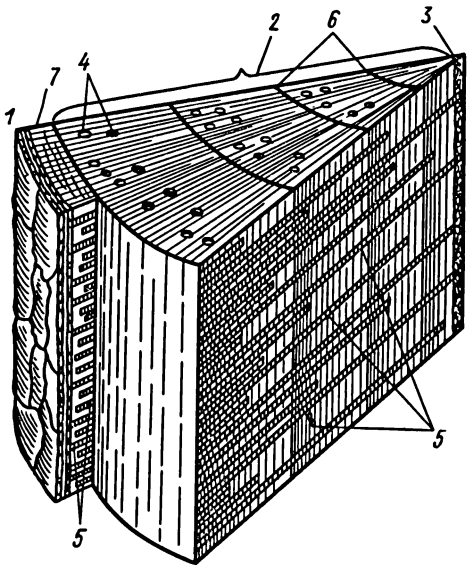


Рис. 54. Объемная схема строения четырехлетнего стебля сосны:

1 – корка, *2* – древесина, *3* – сердцевина, *4* – смоляные ходы, *5* – сердцевинные лучи, *6* – границы годичных колец в древесине, *7* – кора

ЛИСТ

Лист представляет собой боковую структурную часть (или орган) побега. Он выполняет три главнейшие функции: фотосинтез, транспирацию и газообмен.

Первые листовые органы семенных растений – *семядоли* зародыша. Следующие листья формируются в виде меристематических бугорков – примордиев, возникающих на апексе побега.

Эволюционно лист большинства высших растений образовался в результате уплощения и последующего объединения в единое целое групп соседствующих конечных веточек – теломов архаичных растений типа риниофитов. При этом была утеряна способность к длительному верхушечному нарастанию и ветвлению. Лишь у папоротников листья, носящие специальное название вай, сохраняют определенную способность к более длительному, чем у прочих растений, росту в длину. Это, очевидно, связано с тем, что листья папоротников возникли в результате уплощения целой системы теломов. В некоторых случаях листья представляют собой выросты-энации стебля и получили название *энационных*. Такие энационные листья характерны для современных и ископаемых плауновидных. Проводящие пучки в них идут из стебля, не образуя листовых прорывов – лакун.

РАЗВИТИЕ ЛИСТЬЕВ

Лист закладывается в основании апекса побега в виде бокового выступа — *листового бугорка (примордия)*. С этого момента начинается внутрипочечная фаза его развития. Дальнейшее развитие листового примордия у разных типов листьев происходит неодинаково. Это объясняется различной локализацией зон меристематической активности и направлением клеточных делений примордия. Так, у части листьев в основании примордия закладываются прилистники. У простых цельнокрайных листьев примордий вытягивается и превращается в ось листа — в дальнейшем среднюю жилку, по бокам которой в результате *маргинального (краевого)* роста формируется пластинка. У вырезных и сложных листьев боковые элементы развиваются из бугорков, возникающих в определенной последовательности на оси листа. Во время роста примордия в нем дифференцируется проводящая система. Черешок развивается позднее других частей листа.

С момента развертывания почки начинается внепочечная фаза развития листа. Поверхность листьев при этом увеличивается во много десятков, сотен и даже тысяч раз. У листьев двудольных это происходит за счет почти равномерного поверхностного роста. Он достигается за счет деления большинства клеток листа и растяжения их в длину и ширину.

Достигнув окончательных размеров, зеленые ассимилирующие листья живут различное время, что зависит от генетических и климатических факторов. У листопадных деревьев и кустарников умеренного климата, а также у многолетних трав внепочечный период жизни листьев составляет всего 4—5 месяцев. От 2 до 5 лет живут листья у ряда так называемых «вечнозеленых» растений субтропиков и тропиков, а также у растений тайги, тундры и высокогорий. У некоторых хвойных продолжительность жизни листа достигает 15—20 лет. Однако в большинстве случаев она значительно меньше продолжительности жизни осевых органов растения.

Лист, как правило, — плоский дорсовентральный орган, форма и размеры которого способствуют созданию максимальной фотосинтезирующей поверхности при оптимальных значениях транспирации. Плоская форма делает лист бифациальным, т. е. двусторонним. Поэтому можно говорить о верхней и нижней сторонах листа, имея в виду ориентацию этих сторон по отношению к верхушке побега. Верхнюю сторону можно также называть брюшной или адаксиальной, а нижнюю — спинной или абаксиальной. Это связано с положением листового зачатка в почке. Верхняя и нижняя стороны нередко существенно различаются между собой по анатомическому строению, характеру жилкования и окраске. Размеры листьев чаще всего колеблются в пределах от 3 до 10 см, однако известны гигантские листья некоторых пальм, достигающие длины почти 15 м. Крупнейшие листья известной амазонской кувшинки виктории королевской *(Victoria regia)* достигают 2 м 17 см в диаметре. Размеры, форма и степень рассеченности листьев, хотя и являются наследственными признаками того или иного вида, зависят также от условий обитания его особей.

Взрослый лист обычно расчленен на *пластинку* или несколько пластинок (у сложных листьев) и *черешок* — узкую стеблевидную его часть между пластинкой и узлом побега. Самая нижняя часть листа, сочлененная со стеблем, называется основанием листа. Часто при основании листа заметны разного размера и формы парные боковые выросты — *прилистники* (рис. 55).

Пластинка — главнейшая часть листа, как правило, осуществляющая его основные функции. Редуцируется пластинка крайне редко и тогда ее функции принимают либо расширенный листовидный черешок — филлодий (у австралийских акаций), либо крупные листовидные прилистники (у некоторых видов чины).

Черешок обычно округлый или сплюснутый в поперечном сечении. Кроме опорной и проводящей функции он, длительное время сохраняя способность к вставочному росту, может регулировать положение пластинки, изгибаясь по направлению к свету. Нередко черешок не развивается, и тогда лист называют *сидячим*.

Основание листа принимает различную форму. Весьма часто оно незаметно либо имеет вид небольшого утолщения *(листовая подушечка)*. Однако нередко, особенно у злаков и зонтичных, оно разрастается и образует замкнутую или незамкнутую трубку, называемую *ли-*

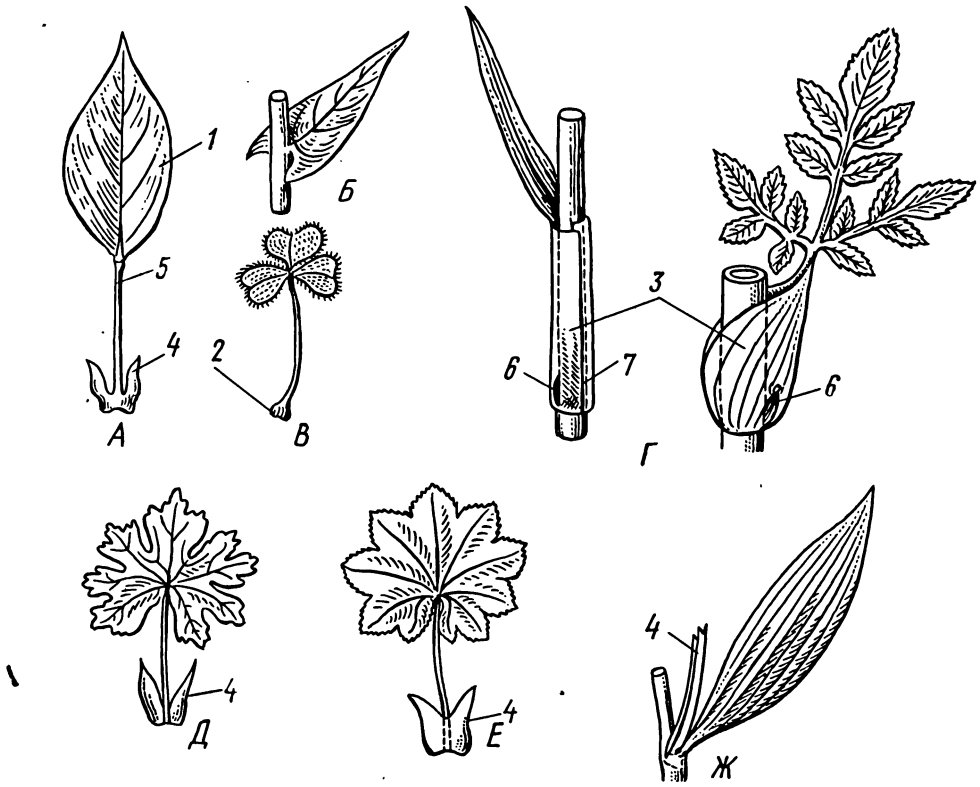


Рис. 55. Лист и его части (схема).

А – черешковый; *Б* – сидячий; *В* – с подушечкой в основании; *Г* – с влагалищами; *Д* – со свободными прилистниками; *Е* – с прирастающими к черешку прилистниками; *Ж* – с пазушными срастающимися прилистниками:

1 – пластинка, *2* – основание, *3* – влагалище, *4* – прилистники, *5* – черешок, *6* – пазушная почка, *7* – интеркалярная меристема

стовым влагалищем. Листовое влагалище защищает почки, способствует длительному сохранению интеркалярной меристемы стебля и нередко служит средством дополнительной опоры побега.

В процессе формирования листа прилистники разрастаются раньше пластинки и играют защитную роль, составляя часть почечных покровов. После развертывания почек прилистники часто опадают или подсыхают. Изредка они имеют размеры, сравнимые с размерами листовой пластинки (особенно у сложных листьев), и функционируют как фотосинтезирующие органы. В семействе гречишных прилистники в результате срастания образуют так называемый *раструб*.

ПРОСТЫЕ И СЛОЖНЫЕ ЛИСТЬЯ

Лист, имеющий одну пластинку, называется *простым*. У сложного листа на одном черешке располагаются две, три или большее число обособленных пластинок, снабженных собственными сочленениями и черешочками. Отдельные пластинки сложного листа называют *листочками*. Часть оси сложного листа, несущая листочки, является *рахисом* (от греч. «рахис» – позвоночник).

В зависимости от расположения листочков различают перисто- и пальчатосложные листья. Частный случай сложного листа – *тройчатосложный* лист. У пальчатосложных и тройчатосложных листьев рахиса нет. По степени развет-

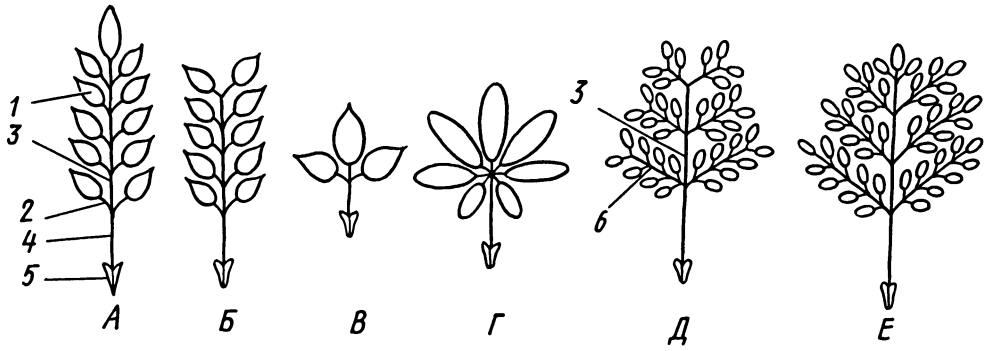


Рис. 56. Сложные листья. *А* — непарноперистосложный; *Б* — парноперистосложный; *В* — тройчатосложный; *Г* — пальчатосложный; *Д* — дваждыпарноперистосложный; *Е* — дваждынепарноперистосложный:

1 — листочек, *2* — черешочек, *3* — рахис, *4* — черешок, *5* — прилистники, *6* — рахис первого порядка

вления рахиса различают однократно-, дважды- и триждыперистосложные листья. Если рахис любого порядка перистосложного листа завершается на верхушке непарным листочком, лист является непарноперистосложным, при отсутствии листочка — парноперистосложным (рис. 56).

МОРФОЛОГИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ ПЛАСТИНКИ ЛИСТА

При характеристике листовой пластинки обращают внимание на ее форму, верхушку, основание и край. Обобщенная схема форм листовой пластинки приведена на рис. 57. Некоторые особые формы пластинки, не укладывавшиеся в обобщенную схему, приведены отдельно на рис. 58. На рис. 59 показаны наиболее часто встречающиеся типы оснований и верхушек листовых пластинок, а также типы края.

Пластинка листа или листочка может быть цельной или расчлененной. Расчленение осуществляется либо пальчато, либо перисто.

В зависимости от глубины рассечения выделяют *лопастные, раздельные* и *рассеченные* простые листья или листочки сложного листа (рис. 60). Поэтому можно говорить о пальчато- и перистолопастных, пальчато- и перистораздельных и пальчато- и перисторассеченных пластинках листьев. В первом случае выделяют лопасти, во втором — доли, в третьем — сегменты. Чаще встречаются однократнорасчлененные листья, но у представителей некоторых семейств двудольных (например, зонтичных и лютиковых) известны дважды-, трижды- и многократнорасчлененные листовые пластинки.

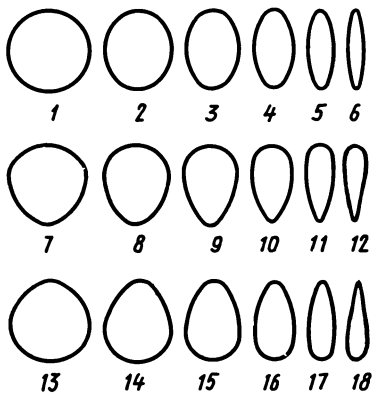


Рис. 57. Шаблоны для определения формы пластинки листа и листочка (основаны на соотношении длины и ширины):

1 — округлый, *2* — почти округлый, *3* — широкоэллиптический, *4* — эллиптический, *5* — продолговатый, *6* — узкоэллиптический, *7* — округлообратнояйцевидный, *8* — почти округлообратнояйцевидный, *9* — широкообратнояйцевидный, *10* — обратнояйцевидный, *11* — узкообратнояйцевидный, *12* — обратноланцетный, *13* — округлояйцевидный, *14* — почти округлояйцевидный, *15* — широкояйцевидный; *16* — яйцевидный, *17* — узкояйцевидный, *18* — ланцетный

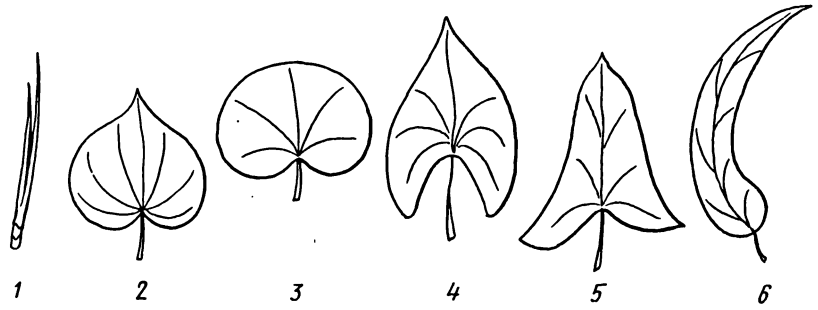


Рис. 58. Особые формы пластинок листьев:
1 – игольчатая, *2* – сердцевидная, *3* – почковидная, *4* – стреловидная, *5* – копьевидная, *6* – серповидная

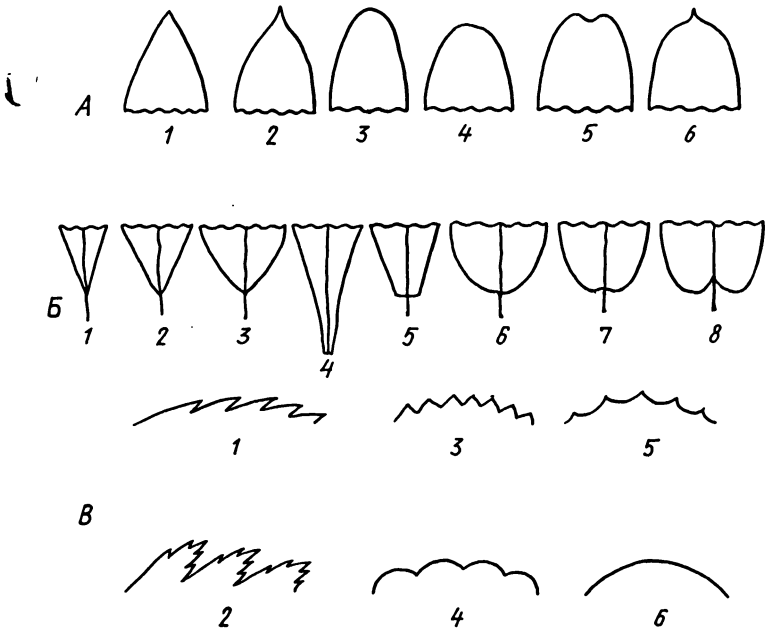


Рис. 59. Основные типы оснований, верхушек и края листовых пластинок. *А* – верхушки:
1 – острая, *2* – оттянутая, *3* – туповатая, *4* – округлая, *5* – выемчатая, *6* – с остроконечием;
Б – основания:
1 – узкоклиновидное, *2* – клиновидное, *3* – ширококлиновидное, *4* – низбегающее, *5* – усеченное, *6* – округлое, *7* – выемчатое, *8* – сердцевидное;
В – край листа:
1 – пильчатый, *2* – двоякопильчатый, *3* – зубчатый, *4* – городчатый, *5* – выемчатый, *6* – цельный

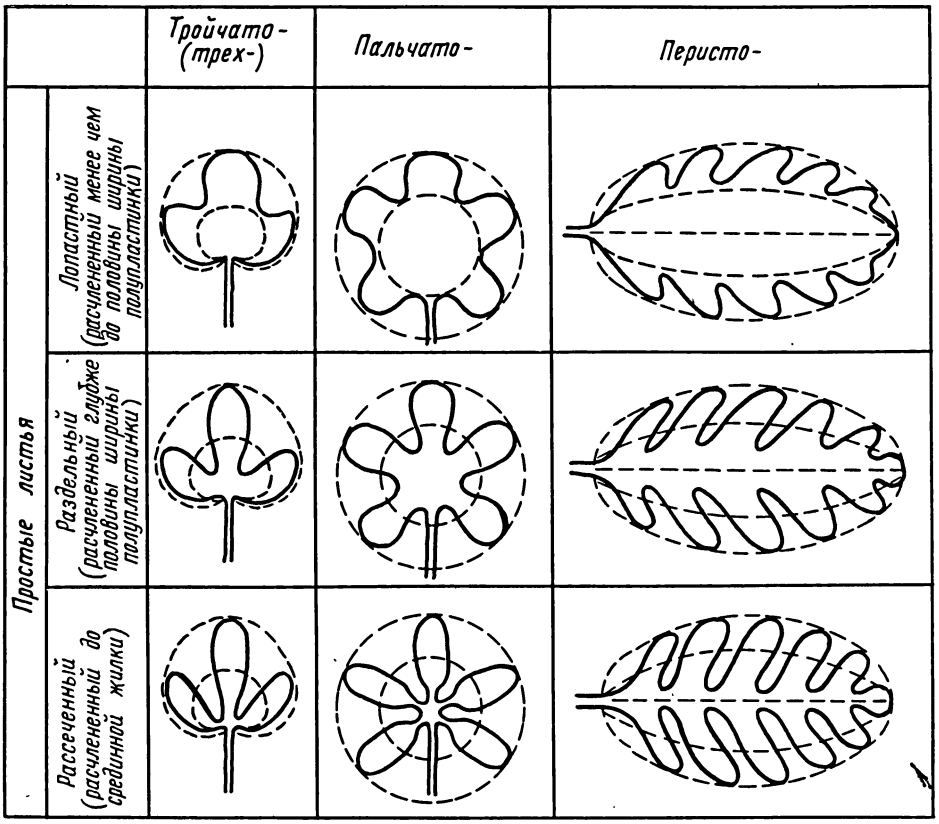


Рис. 60. Типы расчленения пластинки простого листа

ЖИЛКОВАНИЕ ЛИСТА

Жилкование у растений – это система пучков в листовых пластинках, через которые осуществляется транспорт веществ.

Жилкование у большинства папоротников и примитивных семенных растений (например, гингко) *дихотомическое*, т. е. вильчатое. У большинства хвойных в листе проходит одна или несколько продольных, не связанных между собой жилок. Жилки однодольных соединяются с проводящей системой стебля через основание листа, не сливаясь друг с другом или сливаясь отчасти близ верхушки листа. Между собой они соединяются сетью мелких поперечных жилок – перемычек. В зависимости от особенностей прохождения продольных жилок в пластинке выделяют *параллельное* и *дуговидное* (или дуговидно-кривобежное) жилкования. О листе при этом говорят, что он параллельнонервный или дугонервный.

Наиболее разнообразно жилкование двудольных. Известны два основных типа жилкования у двудольных – *перистое* и *пальчатое*.

У листьев с перистым жилкованием (перистонервный лист) имеется одна главная жилка, являющаяся продолжением черешка. Она проходит от основания пластинки к ее верхушке. От главной жилки под тем или иным углом отходят боковые жилки первого порядка, от них – жилки второго порядка и т. д. Иногда боковые жилки первого порядка доходят до края пластинки и оканчиваются здесь в лопастях, концах зубчиков и т. д. Это так называемое *перистокраебежное жилкование*. Оно встречается у ольхи, березы, вяза и т. д. Иной характер у боковых жилок в листьях с *перистопетлевидным жилкованием*.

Они также направляются к краю пластинки, но, не достигнув его, заворачивают дугой вперед, соединяясь со следующей боковой жилкой, образуя петлю. Описанный тип жилкования весьма обычен для многих двудольных. Наконец, существует значительное число листьев (виды ивы, груши, яблони, барбариса), в которых боковые жилки последовательно ветвятся, в результате чего образуется все более густая сеть без ясно выраженных петель. Это *перистосетчатое жилкование.*

Пальчатонервный лист, т. е. лист, характеризующийся пальчатым жилкованием, не имеет главной жилки. У листа такого типа от места сочленения черешка и пластинки отходят несколько дланевидно расходящихся крупных жилок первого порядка. Они могут доходить до края листовой пластинки, и в этом случае жилкование называется *пальчатокраебежным* (например, у листьев клена платанолистного). В ряде случаев вдоль края образуются петли *(пальчатопетлевидное жилкование)*. Наконец, при свободном ветвлении жилок второго и последующих порядков возникает *пальчатосетчатое жилкование* (рис. 61).

Определение точного типа жилкования имеет большое значение в ряде областей ботаники. В частности, на анализе типов жилкования в значительной степени основана палеоботаника. Особенности жилкования нередко используют при анализе растительных остатков в ходе судебно-медицинской экспертизы и при определении подлинности лекарственного растительного сырья.

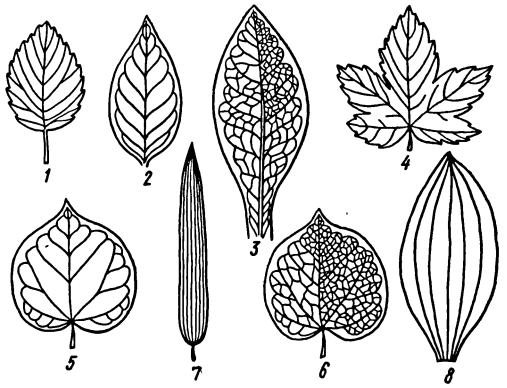


Рис. 61. Основные типы жилкования листьев: *1* — перистокраевое, *2* — перистопетлевидное, *3* — перистосетчатое, *4* — пальчатокраевое, *5* — пальчатопетлевидное, *6* — пальчатосетчатое, *7* — параллельное, *8* — дуговидное

АНАТОМИЯ ЛИСТА

Пластинка листа

Важнейшей частью пластинки листа является мезофилл (от греч. «мезос» — средний, «филлон» — лист), с помощью которого осуществляется фотосинтез. Остальные ткани обеспечивают нормальную работу мезофилла. Эпидерма, покрывающая лист плотным слоем, регулирует газообмен и транспирацию. Система разветвленных проводящих пучков, составляющих основу жилкования листа, снабжает мезофилл водой и растворами солей, а также обеспечивает отток пластических веществ, образовавшихся в процессе ассимиляции. Механические ткани листа — склеренхима различных типов и колленхима — обеспечивают ему определенную прочность. Лист в наибольшей степени связан с окружающей средой и поэтому очень пластичен как по особенностям макро-, так и микроструктуры.

Мезофилл занимает все пространство между верхней и нижней эпидермой листа, исключая проводящие пучки и участки механической ткани. Клетки мезофилла относятся к основной хлорофиллоносной паренхиме. Чаще всего они дифференцированы на две ткани — *палисадную* (столбчатую) и *губчатую*. Клетки палисадной ткани более или менее вытянуты в длину и располагаются в один или несколько рядов, относительно плотно соприкасаясь друг с другом. Палисадная ткань содержит примерно $^3/_4$—$^4/_5$ всех хлоропластов листа, поэтому здесь осуществляется главная работа по ассимиляции CO_2 (рис. 62).

Клетки губчатой ткани более или менее изодиаметричны и, как правило, располагаются очень рыхло. Через межклетники свободно осуществляется газообмен внутри листа. CO_2, поступающий через устьица внутрь листа, свободно распределяется по всей толще мезофилла, а выделяемый при фотосинтезе O_2 по межклет-

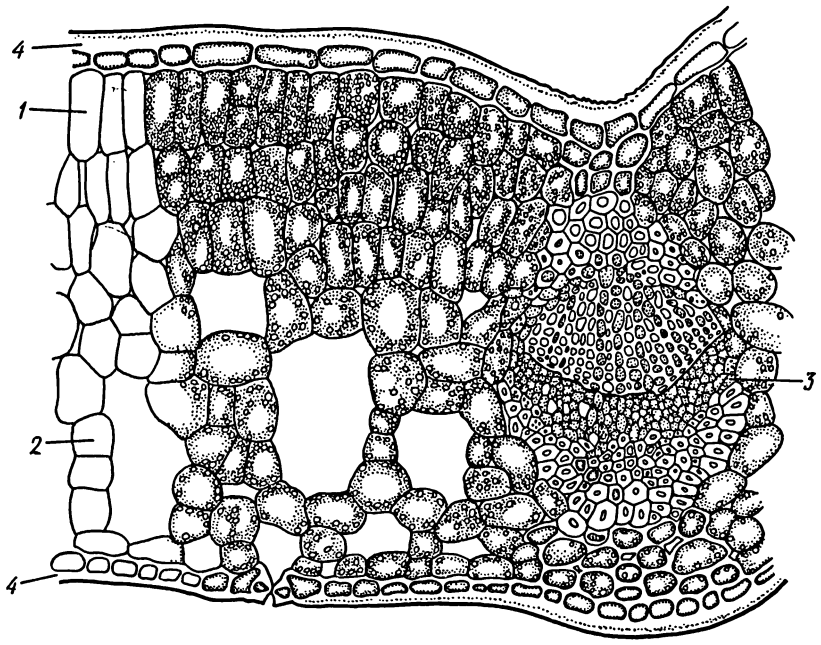


Рис. 62. Поперечный срез листа брусники:
1 — палисадная паренхима, *2* — губчатая паренхима, *3* — проводящий пучок жилки, *4* — эпидерма

никам поступает к устьицам и через них выделяется наружу, в атмосферу. Благодаря развитой системе межклетников мезофилл обладает громадной внутренней поверхностью, во много раз превышающей наружную поверхность листа. У некоторых растений поверхность мезофилла увеличена за счет складок клеток, вдающихся внутрь (так называемая *складчатая паренхима* ряда хвойных).

На толщину мезофилла и особенности палисадной и губчатой тканей существенное влияние оказывают факторы внешней среды, в частности интенсивность освещения. У теневыносливых растений палисадная ткань нередко состоит лишь из одного слоя ворончатых по форме клеток. Наоборот, у растений открытых местообитаний палисадная паренхима обычно насчитывает несколько слоев клеток и имеет значительную общую толщину.

У растений умеренной климатической зоны, где вода в почве имеется в достаточном количестве, палисадная ткань, как правило, размещена на верхней стороне пластинки, а губчатая — на нижней. Листья с подобной структурой носят название *дорсовентральных*. Если палисадная ткань располагается с обеих сторон листа, что свойственно сухолюбивым растениям, лист называется *изолатеральным*. Изредка встречается центрический лист с радиальной симметрией (пустынные представители семейства маревых).

Эпидерма сохраняется на листе в течение всей его жизни. За редчайшим исключением она покрывает лист сплошным «чехлом». Специализированными межклетниками эпидермы являются устьичные щели.

Разнообразие в строении эпидермы выражается в различной толщине клеточных оболочек, кутикулы, в наличии разного типа волосков, в числе устьиц и их размещении. Большинство такого рода особенностей зависит от условий местообитания и лишь отчасти определяется наследственностью. Устьица могут встречаться на обеих сторонах листа *(амфистоматические листья)*, только на верхней стороне у части водных растений

(эпистоматические листья), но наиболее типично они располагаются только на нижней стороне *(гипостоматические листья)*. Чаще всего устьица распределяются на поверхности листа беспорядочно и более или менее равномерно. Но на вытянутых листьях однодольных устьица обычно имеют вид правильных рядов в промежутках между жилками и их щели ориентированы параллельно продольной оси листа.

Проводящие ткани составляют основу жилок листа. Они состоят из первичных ксилемы и флоэмы, возникающих из прокамбия, и объединены обычно в закрытые коллатеральные пучки. Эти пучки образуют в листе непрерывную систему, связанную с проводящей системой стебля. Ксилема всегда ориентирована в сторону морфологически верхней, а флоэма — морфологически нижней поверхности листа. Пучки мелких жилок содержат лишь незначительное число собственно проводящих элементов. Как правило, пучки не соприкасаются непосредственно с мезофиллом листа, но отделены от них более крупными, часто лишенными хлорофилла обкладочными клетками (аналогичными эндодерме осевых органов), регулирующими передвижение веществ.

Наибольшую роль в снабжении листа растворами солей, водой и в оттоке образующихся в нем пластических веществ играют мелкие жилки, погруженные в мезофилл.

Механические ткани листа выполняют роль арматуры и противостоят его разрыву и раздавливанию. Волокна чаще всего сопровождают крупные проводящие пучки. Вместе с обкладочными клетками и проводящими пучками волокна образуют крупные жилки. В крупных жилках или по краю листа нередко находится и колленхима, предохраняющая лист от разрывов. В мезофилле, особенно у видов, имеющих толстые листья, нередко встречаются разного вида склереиды, выполняющие функцию распорок.

Черешок и основание листа

Черешок формируется из тех же тканей, что и стебель. Эпидерма имеет небольшое количество устьиц. Механическая ткань представлена колленхимой и склеренхимой. Распределение проводящих тканей отличается большим разнообразием и связано со становлением в процессе эволюции определенного типа листа. Строение черешка и особенно расположение в нем проводящих пучков может быть использовано в видовой диагностике и решении некоторых вопросов систематики. Связь проводящей системы листа и стебля осуществляется в основном в узле соответствующего листа. В проводящей системе стебля над входящими из листа пучками *(листовыми следами)* дифференцируется паренхима. Такие участки паренхимной ткани называются *лакунами*. Различают узлы одно-, трех- и многолакунные. В некоторых узлах листовые следы, входящие в стебель, уже в лакуне разделяются на несколько пучков. В зависимости от количества лакун и пучков (листовых следов) узлы называют: однолакунный однопучковый (или однолакунный с одним листовым следом), однолакунный трехпучковый (однолакунный с тремя листовыми следами) и т. д. Преобразование проводящей системы узла в процессе эволюции тесно связано с особенностями развития листа, его морфогенезом, и имеет большое значение в эволюционной систематике. Физиологические процессы, происходящие в основании листа, часто обусловливают различного рода движения листьев, в частности, «складывание» их на ночь.

«Вечнозеленость» растений определяется не длительностью жизни отдельных листьев. Обязательное условие вечнозелености — развертывание новых листьев тогда, когда еще не опали старые.

Активный фотосинтез ведет к довольно быстрому старению листьев и в конце концов к их отмиранию. Интенсивность фотосинтеза и дыхания в стареющем листе постепенно снижается. Снижается в тканях листа и содержание белкового азота и РНК. Видимый признак старения листа — покраснение или пожелтение, связанное с деградацией хлоропластов, разрушением хлорофилла и накоплением каротиноидов и флавоноидов. Лист как бы опустошается перед опадением. Массовое опадение листьев получило название *листопада*. У вечнозеленых растений массовый листопад приурочен к началу интенсивного роста новых побегов из почек. У наших хвойных массовое

отмирание старых листьев (хвои) наблюдается весной, а не осенью.

У листопадных деревьев и кустарников опадение листьев на зиму связано с изменением длины дня. Длина дня – это своего рода биологические часы, сигнализирующие растениям о приближении осени. Само по себе понижение температуры обычно не является причиной осеннего листопада. Опадение листьев осенью резко уменьшает испаряющую поверхность растения, что необходимо в условиях осенне-зимнего физиологического дефицита влаги. Кроме того, благодаря листопаду снижается опасность поломок облиственных ветвей от тяжести снега. В процессе старения листьев у листопадных деревьев и кустарников близ основания листьев закладываются клетки так называемого отделительного слоя. Он состоит из легко расслаивающейся паренхимы. По этому слою листья отделяются, оставляя на месте отделения листовой рубец, который прикрывается слоем пробки.

КОРЕНЬ И КОРНЕВАЯ СИСТЕМА

Наряду с побегом корень – основной орган высшего растения, в типичном случае выполняющий функцию минерального и водного питания. Другая важная функция корня, тесно связана с основной, – закрепление, «заякоривание» растения в почве.

Через корень растения поглощают из почвы воду, ионы минеральных солей, которые взаимодействуют с притекающими из листьев продуктами фотосинтеза, образуя ряд органических соединений – продуктов первичного и вторичного метаболизма. По сосудам ксилемы ионы и органические молекулы в результате действия корневого давления и транспирации передвигаются в стебель и листья. В корнях осуществляется также биосинтез ряда вторичных метаболитов, в частности алкалоидов.

Помимо двух главнейших, корень нередко приобретает и другие функции, так как способен к метаморфозам. Наиболее часто он является местом хранения запасных питательных веществ. Иногда корень выполняет роль дыхательного органа, взаимодействует с корнями других растений, микроорганизмами и грибами, находящимися в почве.

Корень – осевой орган, имеющий более или менее цилиндрическую форму и обладающий радиальной симметрией. Он способен к росту до тех пор, пока сохраняется апикальная (верхушечная) меристема. Морфологически корень отличается от побега тем, что на нем никогда не возникают листья, а апикальная меристема прикрыта так называемым *корневым чехликом*.

Подобно побегу, корень способен к ветвлению. В результате образуется корневая система, под которой понимают совокупность корней одного растения. Характер корневой системы определяется соотношением роста главного, бокового и придаточных корней.

Первый корень семенного растения развивается из зародышевого корешка. Он называется *главным*. У двудольных и голосеменных от главного корня отходят *боковые* корни первого порядка, в свою очередь дающие начало боковым корням второго порядка и т. д. В результате формируется *стержневая* или ее разновидность – *ветвистая корневая система* (рис. 63). Все боковые корни закладываются эндогенно, т. е. внутри корня предшествующего порядка, и развиваются из перицикла.

У однодольных зародышевый корешок живет относительно короткое время, в силу чего главный корень не развивается. Вместо него при основании побега образуются так называемые *придаточные* корни[1], более или менее сходные между собой по размерам. Они в свою очередь могут давать боковые корни. Корневая система, сформировавшаяся подобным образом, получила название *мочковатой*. Придаточные корни также закладываются эндогенно.

У многих двудольных главный корень также нередко отмирает и заменяется системой придаточных корней, отходящих от корневища.

У высших споровых растений – плаунов, хвощей, папоротников – главный корень вообще не образуется и с самого начала формируются только придаточные корни.

Корень, как и побег, обладает неограниченным ростом. Растет он меристема-

[1] Придаточные корни могут возникать также на листьях.

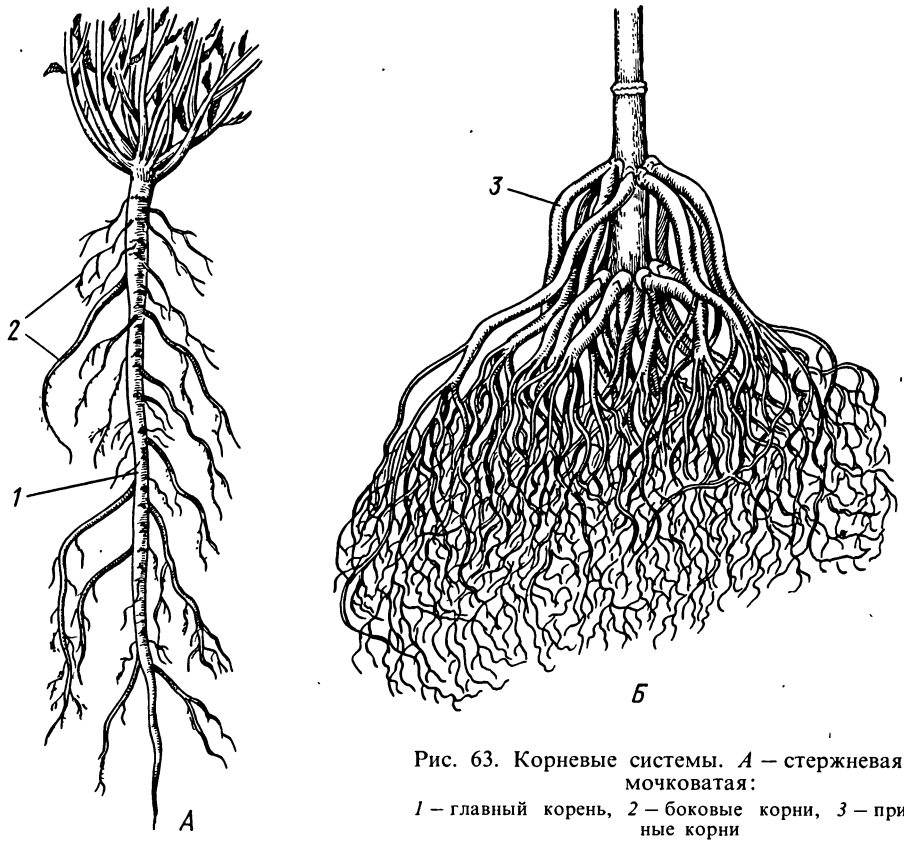


Рис. 63. Корневые системы. *А* – стержневая; *Б* – мочковатая:
1 – главный корень, *2* – боковые корни, *3* – придаточные корни

тической верхушкой, которая защищена корневым чехликом.

Ветвление корня, ведущее к образованию корневой системы, осуществляется у большинства высших растений иным путем, чем ветвление побега. Оно чаще всего боковое, т. е. новые корни закладываются на некотором расстоянии от апекса (верхушки) и образуются эндогенно, возникая во внутренних тканях материнского корня (за счет активности перицикла). Это имеет приспособительное значение, поскольку верхушечное ветвление затруднило бы продвижение корня в почве. Общая длина корней в корневой системе одного растения может достигать десятков и даже сотен километров. В естественных условиях рост и ветвление корней помимо наследственных факторов ограничены влиянием корней других растений. Молодые корни легко отмирают и заменяются новыми.

Степень развития корневой системы зависит от среды обитания. В лесной зоне на подзолистых, плохо аэрируемых почвах корневая система на 90% сосредоточена в поверхностном слое (10–15 см). В зоне полупустынь и пустынь у одних растений (ряд видов полыни) она поверхностная, что связано с приспособлением к использованию ранневесенних осадков или конденсационной влаги, оседающей в ночное время, у других – достигает грунтовых вод на глубине 18–20 м (верблюжья колючка), у третьих – универсальная, использующая в разное время влагу разных горизонтов (саксаул).

ЗОНЫ МОЛОДОГО КОРНЯ

Различные части корня выполняют неодинаковые функции и характеризуются определенными морфологическими особенностями. Эти части получили название *зон* (рис. 64). Кончик корня снаружи всегда прикрыт корневым чехликом, за-

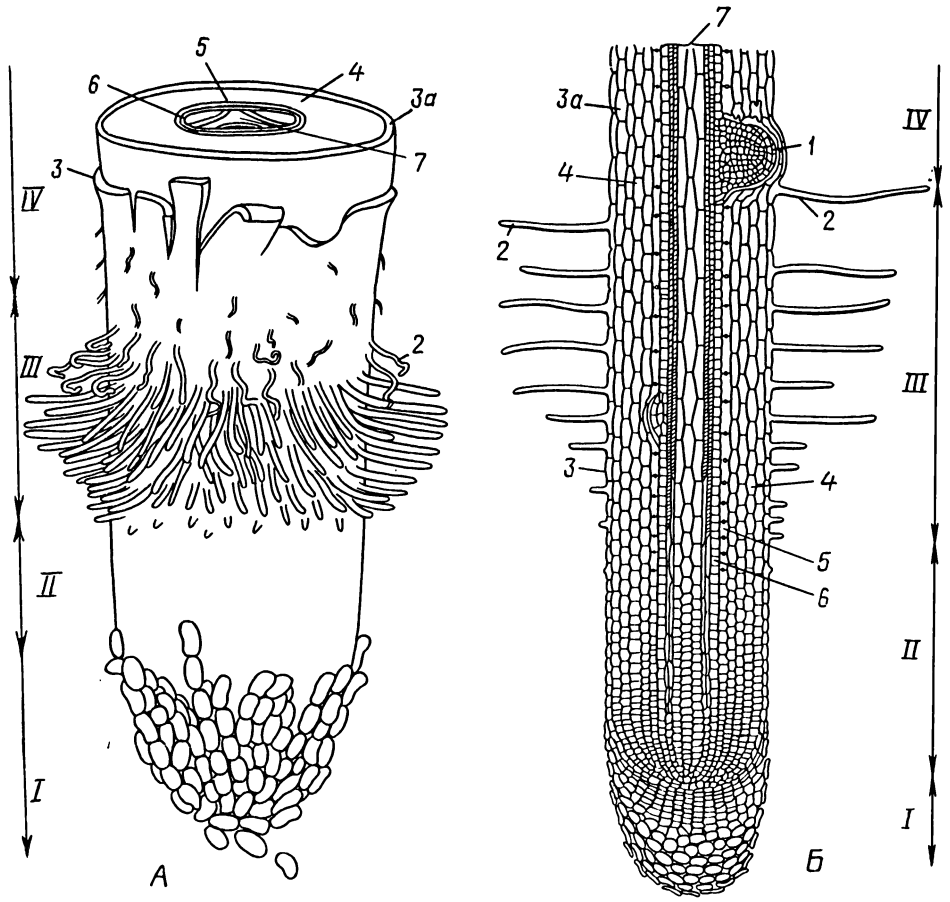


Рис. 64. Общий вид (*А*) и продольный срез (*Б*) корневого окончания (схема). *I* – корневой чехлик; *II* – зона роста и растяжения; *III* – зона корневых волосков, или зона всасывания; *IV* – начало зоны проведения (в этой зоне также закладываются боковые корни):
1 – заложившийся боковой корень, *2* – корневые волоски на эпиблеме, *3* – эпиблема, *3а* – экзодерма, *4* – первичная кора, *5* – эндодерма, *6* – перицикл, *7* – осевой цилиндр

щищающим апикальную меристему. Клетки корневого чехлика продуцируют слизь, покрывающую поверхность молодого корня. Благодаря слизи снижается трение о почву, и ее частицы легко прилипают к корневым окончаниям и корневым волоскам.

Корневой чехлик состоит из живых паренхимных клеток, возникающих у большинства однодольных из особой меристемы, получившей название калиптрогена, а у двудольных и голосеменных – из верхушечной меристемы кончика корня. Водные растения корневого чехлика обычно не имеют.

Под чехликом располагается *зона деления*, представленная меристематической верхушкой корня, его апексом. В результате активности апикальной меристемы формируются все прочие зоны и ткани корня.

Делящиеся клетки сосредоточены в зоне деления, имеющей размеры около 1 мм. Эта часть молодого корня заметно отличается от прочих зон своей желтоватой окраской. Вслед за зоной деления располагается зона растяжения (роста). Она также невелика по протяженности (несколько миллиметров), выделяется светлой окраской и как бы прозрачна. Клетки зоны роста практически не делятся, но способны растягиваться в продоль-

ном направлении, проталкивая корневое окончание в глубь почвы. Они характеризуются высоким тургором, что способствует активному раздвиганию частиц почвы. В пределах зоны роста происходит дифференциация первичных проводящих тканей.

Окончание зоны роста заметно по появлению на эпиблеме многочисленных корневых волосков. Корневые волоски располагаются в зоне всасывания, функция которой понятна из ее названия. На корне она занимает участок от нескольких миллиметров до нескольких сантиметров. В отличие от зоны роста участки этой зоны уже не смещаются относительно частиц почвы. Основную массу воды и растворов солей молодые корни усваивают в зоне всасывания с помощью корневых волосков.

Корневые волоски появляются в виде небольших сосочков — выростов клеток эпиблемы. Рост волоска осуществляется у его верхушки. Оболочка корневого волоска растягивается быстро. По прошествии определенного времени корневой волосок отмирает. Продолжительность его жизни не превышает 10—20 дней.

Выше зоны всасывания, там, где исчезают корневые волоски, начинается зона проведения. Строение этой зоны на разных ее участках неодинаково. По этой части корня вода и растворы солей, поглощенные корневыми волосками, транспортируются в вышележащие отделы растения. Участки зоны проведения занимают фиксированное положение относительно участков почвы, не смещаясь относительно их. Несмотря на фиксированное положение в пространстве конкретных участков зон поглощения и проведения, эти зоны сдвигаются вследствие верхушечного роста. В результате этого всасывающий аппарат постоянно перемещается в почве.

В пределах одной корневой системы существуют корни, выполняющие разные функции. У большинства растений различаются ростовые и сосущие окончания. Ростовые окончания долговечнее, относительно мощные, быстро удлиняются и продвигаются в глубь почвы. Сосущие окончания недолговечны, возникают в большом числе на ростовых корнях и удлиняются медленно. У деревьев и кустарников выделяют видоизмененные *скелетные* и *полускелетные* корни, на которых возникают недолговечные корневые мочки, несущие множество сосущих окончаний.

АНАТОМИЧЕСКОЕ СТРОЕНИЕ КОРНЯ

Верхушечная меристема откладывает клетки внутрь и наружу. Кнаружи образуются ткани корневого чехлика, ковнутри — ткани, формирующие массу корня. Уже в самом начале зоны роста масса клеток дифференцируется на три зоны: эпиблему, первичную кору и осевой цилиндр.

Снаружи молодые корневые окончания покрыты *эпиблемой*. Эпиблема дифференцируется из самого наружного слоя верхушечной меристемы, называемого *дерматогеном*. Она достигает полного развития в зоне поглощения, где ее клетки образуют корневые волоски. В зоне проведения эпиблема довольно быстро слущивается.

Первичная кора обычно дифференцируется из периферийного отдела верхушечной меристемы лежащего глубже дерматогена и получившего название *периблемы*. Осевой (центральный) цилиндр формируется из внутренней части меристемы — *плеромы*. В этой части на уровне зоны растяжения при большом увеличении микроскопа уже удается заметить клетки прокамбия.

Первичная кора, образованная паренхимными клетками, обычно дифференцируется на уровне зоны растяжения. Она рыхлая и имеет систему межклетников, по которой вдоль оси корня циркулируют газы, необходимые для дыхания и поддержания обмена веществ. У болотных и водных растений межклетники особенно обширны и вся коровая часть оказывается занятой аэренхимой. Кроме того, кора является той частью корня, через которую активно проходит радиальный (ближний) транспорт воды и растворенных солей от эпиблемы к осевому цилиндру. В тканях коры осуществляется активный синтез метаболитов и откладываются запасные питательные вещества. Наружные клетки первичной

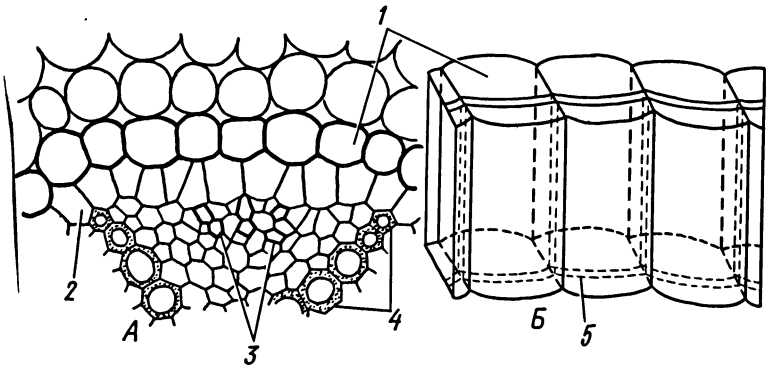


Рис. 65. Участок корня двудольного растения в районе эндодермы (*А*) и схематическое изображение ее клеток (*Б*):
1 – эндодерма, *2* – перицикл, *3* – первичная флоэма, *4* – первичная ксилема, *5* – поясок Каспари

коры, лежащие непосредственно под эпиблемой, называются *экзодермой*. В зоне проведения после слущивания эпиблемы экзодерма оказывается снаружи, может видоизменяться (опробковевать) и выполнять функцию защитной покровной ткани. Основная масса первичной коры *(мезодерма)* образована паренхимными клетками. Самый внутренний слой коры – *эндодерма*. Она дифференцируется в корне на уровне начала зоны всасывания. В отличие от стебля клетки эндодермы корня заметно отличаются морфологически от прочих клеток. Это связано с особой функцией эндодермы в корне, выполняющей роль барьера, который контролирует передвижение веществ из коры в осевой цилиндр и обратно. На ранних этапах развития эндодерма состоит из живых, тонкостенных клеток. Позднее ее клетки приобретают некоторые характерные структурные особенности. В частности, на радиальных стенках клеток эндодермы появляются особые утолщения – *пояски Каспари*, с помощью которых перекрывается передвижение растворов вдоль клеточных стенок. У многих двудольных и голосеменных растений образованием поясков Каспари обычно заканчивается дифференциация эндодермы. У однодольных в клетках эндодермы могут происходить дальнейшие изменения. В частности на внутренней поверхности первичных оболочек клеток откладывается суберин и далее толстая вторичная целлюлозная оболочка, которая со временем одревеснеет. Наружные стенки клеток почти не утолщаются. Среди толстостенных клеток эндодермы встречаются живые клетки с тонкими неодревеснеющими стенками, несущими только пояски Каспари. Это *пропускные клетки;* по-видимому, через них осуществляется физиологическая связь между первичной корой и осевым цилиндром (рис. 65).

Осевой цилиндр (стела) начинает дифференцироваться в зоне роста, вплотную к зоне деления. Формирование осевого цилиндра начинается с образования наружного его слоя – перицикла (от греч. «пери» – около, «киклос» – кольцо). *Перицикл* представляет собой образовательную ткань, длительно сохраняющую меристематическую активность. Перицикл играет роль «корнеродного слоя», так как в нем закладываются боковые корни, которые, таким образом, имеют эндогенное происхождение. В перицикле корня некоторых растений возникают также зачатки придаточных почек. У двудольных он участвует во вторичном утолщении корня, отчасти образуя камбий и феллоген. Под перициклом закладываются клетки боковой меристемы – *прокамбия*, дающие начало первичной флоэме, а несколько позднее – первичной ксилеме. Элементы флоэмы и ксилемы закладываются по кругу, чередуясь друг с другом, и развиваются центростремительно, т. е. по направлению к центру корня. Однако масса элементов ксилемы растет быстрее,

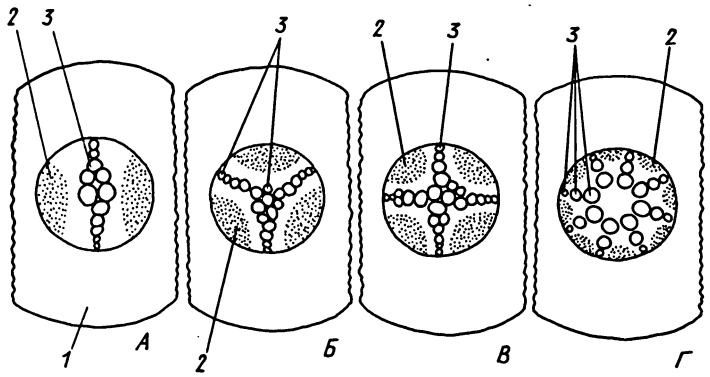


Рис. 66. Различные типы строения центрального осевого цилиндра корня (первичное строение). *А* – диархный; *Б* – триархный; *В* – тетрархный; *Г* – полиархный. Типы *А*–*В* характерны для двудольных, тип *Г* найден у многих однодольных:
1 – участок первичной коры, *2* – первичная флоэма, *3* – первичная ксилема

обгоняет флоэму и занимает центр корня. В конечном итоге на поперечном сечении корня тяж ксилемы напоминает очертания звезды с различным числом лучей, между которыми располагаются участки флоэмы. Сформировавшаяся структура проводящей ткани получила название *радиального проводящего пучка.*

У большинства двудольных «звезда» ксилемы бывает ди-, три-, тетра- или пентархной, т. е. имеет соответственно 2, 3, 4 или 5 лучей. У однодольных она, как правило, многолучевая, или полиархная (рис. 66).

Сердцевина нетипична для корня, но иногда заметна в центре в виде небольшого участка механической ткани или тонкостенных клеток, возникающих из прокамбия.

Описанное строение корня получило название первичного (рис. 67). У однодольных и папоротников первичная структура корня сохраняется в течение всей жизни и вторичные ткани не возникают. Иначе обстоит дело у голосеменных и двудольных, у которых в дальнейшем происходят вторичные изменения и в конечном итоге формируется вторичная структура корня, при которой радиальное расположение проводящих тканей заменяется коллатеральным (рис. 68). Образование вторичной структуры корня связано прежде всего с деятельностью камбия, который обеспечивает рост корня в толщину. Камбий возникает из тонкостенных паренхимных клеток в виде разобщенных участков с внутренней стороны тяжей флоэмы между лучами первичной ксилемы. Число таких участков равно числу лучей первичной ксилемы. Камбиальную активность вскоре приобретают и некоторые участки перицикла, располагающиеся кнаружи от лучей первичной ксилемы. В результате образуется непрерывный камбиальный слой.

К центру камбий откладывает клетки вторичной ксилемы, а к периферии – клетки вторичной флоэмы.

Клетки камбия, заложившегося в перицикле, образуют широкие радиальные светлые лучи паренхимы, располагающиеся между тяжами вторичной проводящей ткани, которые можно рассматривать в качестве открытых коллатеральных пучков. Эти лучи, иногда называемые *первичными сердцевинными лучами*, обеспечивают физиологическую связь центральной части корня с первичной корой. Позднее могут закладываться и вторичные сердцевинные лучи, «связывающие» вторичную ксилему и флоэму. Они обычно уже первичных. В результате деятельности камбия первичная флоэма оттесняется кнаружи, но «звезда» первичной ксилемы остается в центре корня. Ее лучи сохраняются долго, иногда до конца жизни корня.

Помимо вторичных изменений, происходящих в центральном осевом цилиндре, существенные перемены происходят

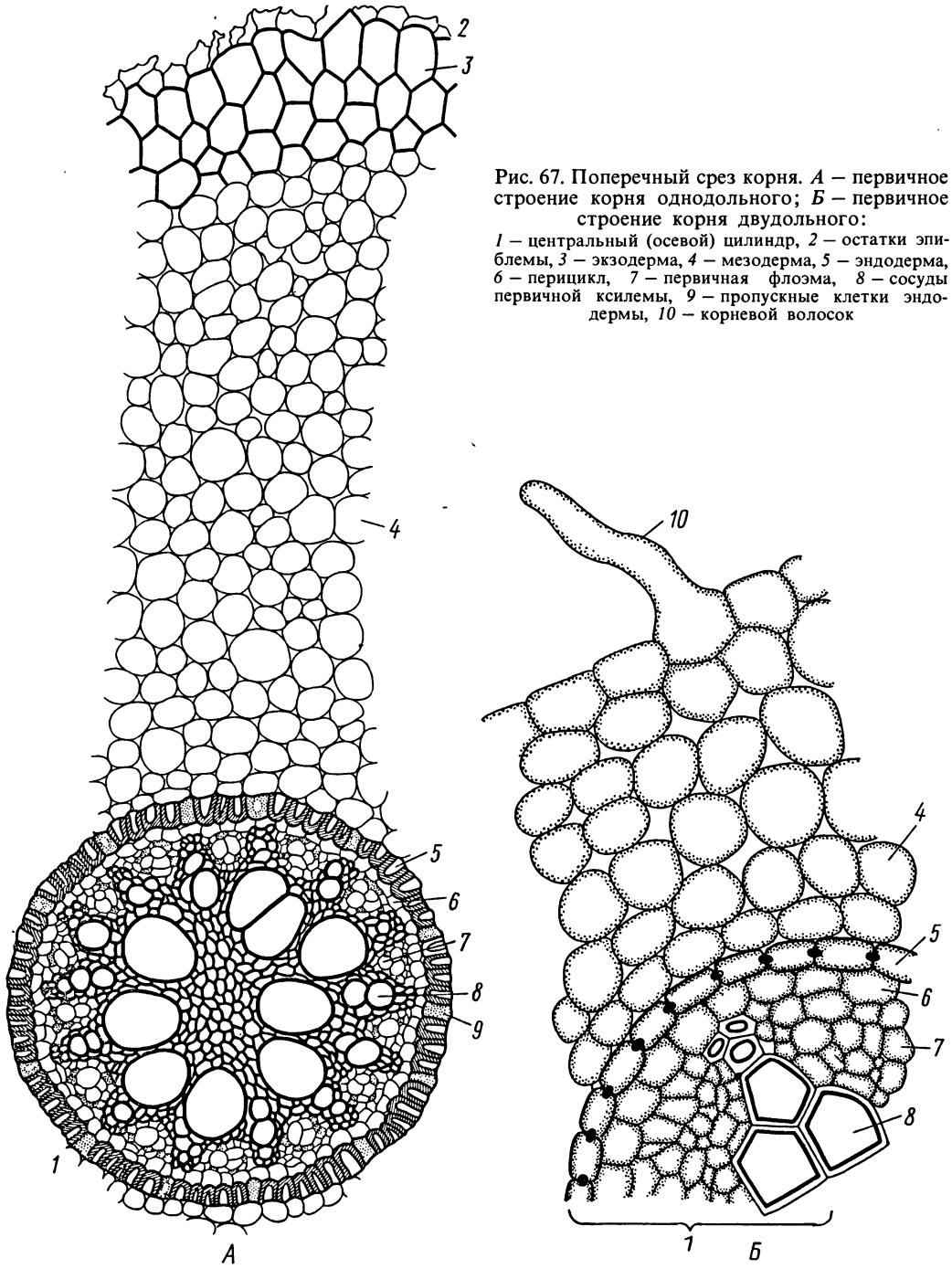


Рис. 67. Поперечный срез корня. *А* — первичное строение корня однодольного; *Б* — первичное строение корня двудольного:
1 — центральный (осевой) цилиндр, *2* — остатки эпиблемы, *3* — экзодерма, *4* — мезодерма, *5* — эндодерма, *6* — перицикл, *7* — первичная флоэма, *8* — сосуды первичной ксилемы, *9* — пропускные клетки эндодермы, *10* — корневой волосок

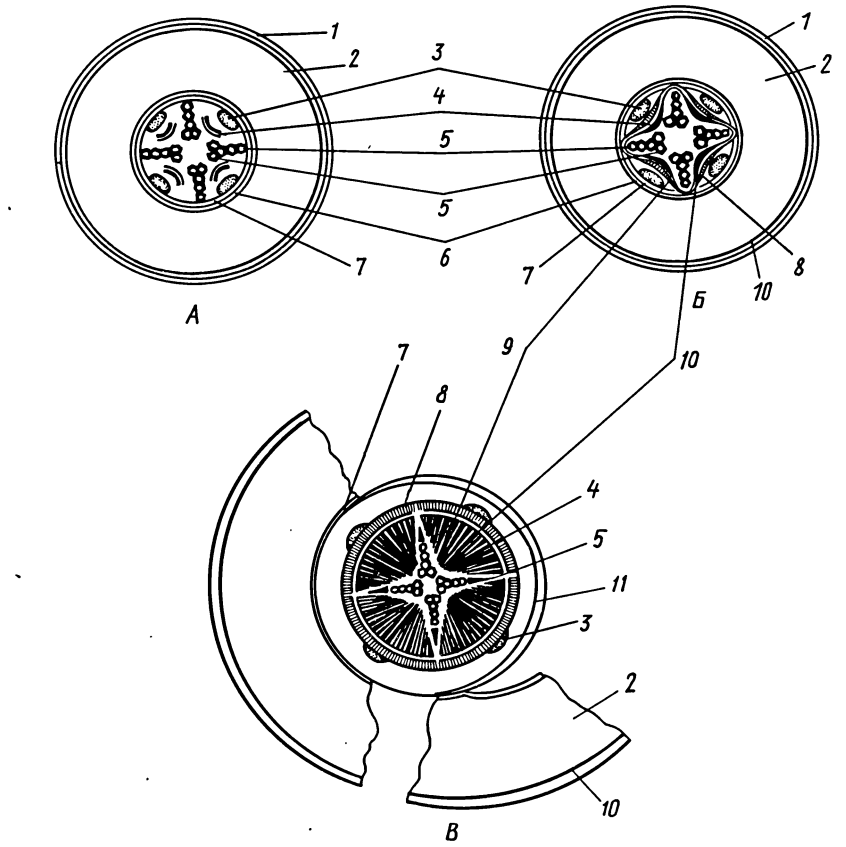


Рис. 68. Поперечные срезы, показывающие последовательные стадии вторичного роста в корне двудольных растений (*А*—*В*):

1 — эпиблема, *2* — первичная кора (на *В* — слущивается), *3* — первичная флоэма, *4* — камбий, *5* — первичная ксилема, *6* — эндодерма, *7* — перицикл, *8* — вторичная флоэма, *9* — вторичная ксилема, *10* — экзодерма, *11* — перидерма

и в первичной коре. Вследствие быстрого нарастания изнутри вторичных тканей, обусловливающего сильное утолщение корня, первичная кора нередко разрывается. К этому времени клетки перицикла, делясь по всей окружности осевого цилиндра, образуют широкую зону паренхимных клеток, во внешней части которой закладывается феллоген, откладывающий наружу пробку, а кнутри — многослойную феллодерму. Пробка изолирует первичную кору от проводящих тканей, кора отмирает и сбрасывается. Клетки феллодермы и остатки перицикла в дальнейшем разрастаются и составляют паренхимную зону, окружающую проводящие ткани (рис. 69).

Иногда паренхимную зону называют *вторичной корой*. Снаружи корни двудольных, имеющие вторичное строение, покрыты перидермой. Корка образуется редко, лишь на старых корнях деревьев.

Многолетние корни древесных растений в результате длительной камбиальной активности нередко сильно утолщаются. Вторичная ксилема у таких корней сливается в сплошной цилиндр, окруженный снаружи кольцом камбия и сплошным кольцом вторичной флоэмы. По сравнению со стеблем в корне луб развит сильнее, сердцевинные лучи, как правило, шире, границы годичных колец в древесине выражены менее четко, сосуды и трахеиды в поперечном сечении

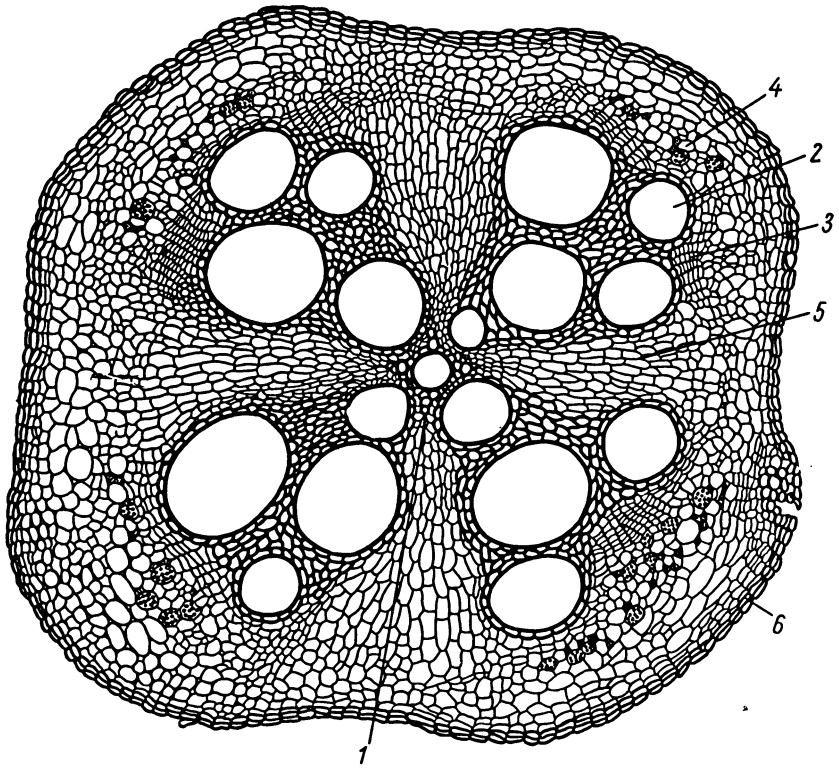


Рис. 69. Вторичное строение корня тыквы. Первичная кора (см. рис. 68, *В*) слущилась:
1 — «звезда» — остаток первичной ксилемы, *2* — сосуды и трахеиды вторичной ксилемы, *3* — камбий, *4* — вторичная флоэма, *5* — сердцевинный луч, *6* — покровная ткань

крупнее, механических элементов относительно мало, поэтому древесина корня более легкая. Как и во флоэме, в ней много запасающей паренхимы.

У двулетних и многолетних травянистых растений в связи с ежегодным отмиранием и возобновлением побегов в корнях нередко откладываются запасные питательные вещества. Они накапливаются либо в паренхиме вторичной ксилемы (редька, репа), либо главным образом в паренхиме коровой части корня (морковь, петрушка). Изредка запасные вещества откладываются в паренхиме, образованной деятельностью нескольких добавочных колец камбия (свекла).

СПЕЦИАЛИЗАЦИЯ И МЕТАМОРФОЗЫ КОРНЕЙ

Некоторые корни выполняют особые функции, в связи с чем меняется и их строение.

Очень часто молодые корневые окончания срастаются с гифами грибов и образуется *микориза* (дословно «грибокорень»). Чаще всего микоризной становится коровая часть корня в зоне всасывания. Высшее растение и гриб извлекают из такого симбиоза взаимную пользу. В многих случаях гифы грибов заменяют корневые волоски. Большая часть многолетних растений имеет микоризу. Предполагается, что микориза явилась одним из факторов, способствовавших прогрессу цветковых растений (рис. 70).

На корнях бобовых и ряда видов других семейств возникают особые образования — *клубеньки*, в которых поселяются бактерии из рода *Rhizobium* или реже цианобактерии (рис. 71). Эти микроорганизмы способны фиксировать атмосферный молекулярный азот, переводя его в связанное состояние. Часть азотистых соединений, образовавшихся таким пу-

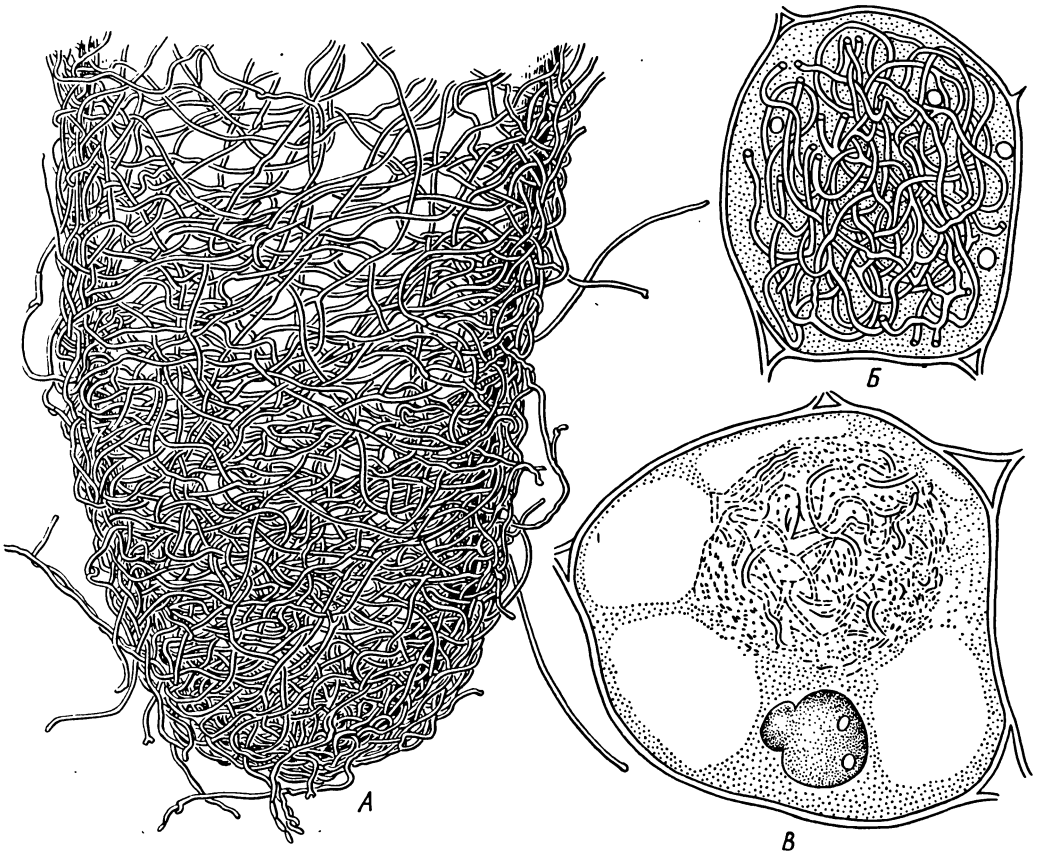


Рис. 70. Микоризы. *А* – эктотрофная микориза дуба; *Б*, *В* – эндотрофная микориза ятрышника (*Б* – нити гриба заполняют всю клетку; *В* – более поздняя стадия – переваривание микоризы клеток корня)

тем, усваивает высшее «растение – хозяин». С другой стороны, бактерии используют вещества, находящиеся в корнях высшего растения. Описанный симбиоз крайне важен для сельского хозяйства, так как благодаря ему почва обогащается азотистыми веществами.

Очень широко распространены так называемые *втягивающие* или *контрактильные корни*, обычные у многих луковичных и корневищных растений. Укорачиваясь у основания, такие корни способны втягивать луковицы или корневища в почву на оптимальную для их сохранения глубину в период летней засухи или зимних морозов.

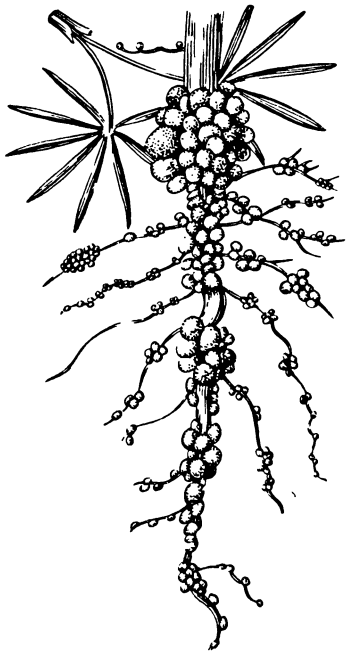


Рис. 71. Клубеньки на корнях люпина

У растений, живущих на бедных кислородом почвах (таксодиум, или болотный кипарис, растения затопляемых морских побережий, образующих мангровые заросли), имеются *дыхательные корни — пневматофоры*. Некоторые тропические деревья развивают от оснований стволов *досковидные корни*, служащие своего рода подпорками.

Очень широко распространены *запасающие корни*. Возникновение запасающих корней нередко приводит к резкому видоизменению всей корневой системы. Стержневая корневая система, в которой запасающим стал главный корень, нередко превращается в так называемый «*корнеплод*» (морковь, петрушка, сельдерей). Однако у ряда «корнеплодов» большая их часть образована основанием стебля и разросшимся гипокотилем, а собственно корень представляет собой лишь самую нижнюю часть «корнеплода», несущую боковые корни. «Корнеклубни» возникают при видоизменениях ветвистой и мочковатой корневой систем (георгина, некоторые виды орхидных).

ЖИЗНЕННЫЕ ФОРМЫ

Особенности органогенеза, роста и развития конкретных организмов приводят в ходе эволюции к формированию внешнего облика, или *габитуса*, растения. Особенности внешнего облика, отражающие приспособленность растений к условиям внешней среды, получили название *жизненных форм* или *биоморф*.

Согласно эколого-морфологической классификации И. Г. Серебрякова у цветковых растений выделяют три основные категории жизненных форм: древесные растения, полудревесные растения и травы. *Древесные растения* обязательно имеют многолетние надземные побеги с почками возобновления. *Полудревесные растения* характеризуются тем, что их надземные побеги частично сохраняются в течение ряда лет, тогда как верхняя их часть ежегодно отмирает и возобновляется за счет почек, располагающихся на некоторой высоте (5—20 см и более) над землей. Полудревесные растения занимают промежуточное положение между древесными растениями и травами.

Травы многолетних надземных побегов не имеют. Однолетние травы вообще не имеют многолетних органов. У многолетних трав многолетними являются лишь подземные или приземные, т. е. скрытые в подстилке или плотно прижатые к земле части побегов, обычно называемые корневищами. Здесь же располагаются и почки их возобновления.

Древесные растения подразделяются на деревья, кустарники и кустарнички. *Деревьями* называют растения с многолетним, обычно одревесневшим, разветвленным или неветвящимся главным стеблем — стволом, сохраняющимся в течение всей жизни. Высота деревьев от 2—2,5 до 100 м и несколько более (секвойя, некоторые виды эвкалипта). Продолжительность жизни деревьев — от нескольких десятков лет до 4 тыс. лет.

Типичная крона образуется из ветвей у хвойных и двудольных. Стволы деревьев утолщаются ежегодно за счет камбия. Древовидные формы однодольных своеобразны: их крона особого типа — обычно образована пучком крупных листьев, а стволы либо не имеют вторичного утолщения, либо утолщаются за счет внекамбиальной меристемы, образующей главным образом паренхиму.

Ствол может представлять моноподиальную ось (ель, пихта) или чаще симподиальную (большинство древесных цветковых).

Основная форма деревьев — прямостоячая, однако существуют деревья с полегающим, стелющимся стволом. Это так называемые *стланцы* (например, сибирский кедровый стланик — *Pinus pumila*). Если многолетний ствол лазящий или обвивает опору, то это *древесная лиана*, или *лиановидное дерево*. Таковы многие виды большого рода виноград *(Vitis)*, ротанговые пальмы *(Calamus)*, огромная лиана из семейства бобовых энтада фасолевидная *(Entada phaseoloides)*. Древесные лианы обычны в тропиках, но редки в лесах других климатических зон.

Кустарники отличаются от деревьев тем, что в течение жизни формируется не один-единственный ствол, а несколько, возникающих из спящих почек первого ствола. Стволы у кустарников принято называть *стволиками*. Общая продолжи-

тельность жизни кустарника может быть очень большой, но каждый отдельный стволик живет ограниченное время (от 2 до 30—40 лет). Высота кустарников колеблется от 0,6 до 6 м. Распространены кустарники во всех растительных зонах. Существуют кустарники-лианы, например княжик сибирский *(Atragene sibirica)* — растение из семейства лютиковых.

Кустарнички — это низкорослые растения, сходные по особенностям образования скелетных осей с кустарниками. Однако их высота меньше (от 5 до 60 см) и продолжительность жизни многолетних побегов обычно не превышает 5—10 лет. Кустарнички преобладают в растительном покрове тундр, а также в хвойных лесах (многие вересковые, рис. 72).

К полудревесным растениям относятся *полукустарники* и *полукустарнички*, различающиеся между собой главным образом по величине сохранившейся многолетней части и общим размерам. Высота полукустарников редко превышает 80 см, а полукустарничков — 15—20. Полудревесные растения очень обычны в пустынном климате, а также в растительном покрове высокогорий. В крайних условиях существования они (так же, как и кустарнички) иногда принимают подушковидную форму. К полукустарникам относятся многие полупустынные виды полыней из Казахстана и Средней Азии *(Artemisia)*. Полукустарничком является широко распространенное лекарственное растение чабрец, или богородская трава *(Thymus serpyllum)*. Паслен сладко-горький *(Solanum dulcamara)* — пример *полукустарника-лианы*.

Травы удобно подразделить на однолетние и многолетние. *Однолетние травы* не имеют органов вегетативного размножения и полностью отмирают после плодоношения. Особо следует отметить однолетники-эфемеры, которые проходят жизненный цикл за немногие недели. Эфемеры обычны в пустынях. Большинство их относится к семейству крестоцветных. *Двулетние травы* на первый год развивают только прикорневую розетку листьев, тогда как цветение и плодоношение осуществляются на второй год. К двулетним растениям относится наперстянка пурпуровая *(Digitalis purpurea)*.

Многолетние травы по строению подземных органов делятся на несколько типов. Травы, имеющие во взрослом состоянии хорошо развитый корень (часто бывающий вместилищем запасных ве-

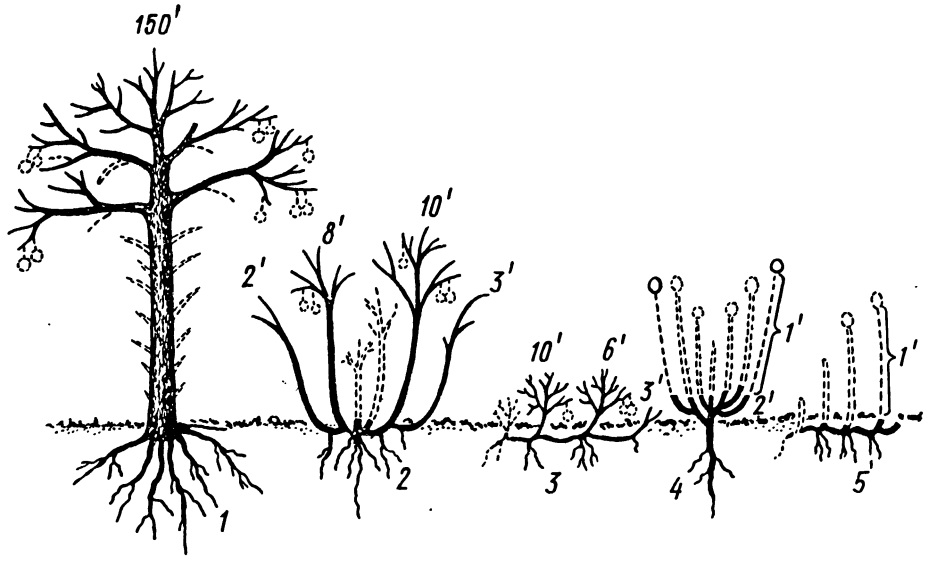


Рис. 72. Некоторые типы древесных, полудревесных и травянистых растений:
1 — дерево, *2* — кустарник, *3* — кустарничек, *4* — полукустарник, *5* — многолетняя корневищная трава. Многолетние части зачернены; отмершие в предыдущие годы показаны двойным пунктиром; отмирающие в текущем году — пунктиром; цифры со штрихами обозначают примерный возраст отдельных скелетных осей и их систем

ществ), называются *стержнекорневыми* (например, дудник — *Angelica sylvestris*). *Кистекорневыми многолетниками* называют растения, не имеющие главного корня, но характеризующиеся сравнительно толстыми придаточными корнями (лютик едкий — *Ranunculus acris*, виды купальницы — *Trollius*). Виды ириса, гравилата, купены и манжетки имеют короткое, но достаточно долговечное корневище. Они получили название *короткокорневищных растений*. У *длиннокорневищных многолетников* корневища отличаются длинными междоузлиями (пырей, майник, грушанки). Многие злаки и осоки относятся к дерновинным растениям. Многолетняя побеговая их часть представляет собой разветвленную систему остатков побегов прошлых лет. *Клубнеобразующие многолетники* (картофель, хохлатки, ягрышники) образуют запасающие клубни на корневищах или корнях. Широко распространены также луковичные растения, имеющие разного типа луковицы со сменяющейся придаточной корневой системой.

Глава IV
ЭЛЕМЕНТЫ ФИЗИОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

Исторически физиология растений возникла как одна из ветвей ботаники и в свою очередь явилась той научной дисциплиной, в недрах которой получили свое развитие биохимия и микробиология. В настоящее время это самостоятельная наука и поэтому в учебнике даны лишь самые общие сведения, касающиеся физиологии растений, необходимые будущим студентам-провизорам для лучшего восприятия фармакогнозии.

Физиология растений (от греч. «физис» — природа и «логос» — учение) *представляет собой учение о процессах жизнедеятельности растительных организмов, их органов, тканей и отдельных клеток*. Физиология тесно связана с биохимией и составляет основу многих экологических исследований. Одна из важнейших задач физиологии состоит в установлении зависимости между структурой и функцией.

Начало экспериментальной физиологии растений было положено опытами голландца Яна ван Гельмонта по питанию растений (первая половина XVIII в.). Основные этапы ее развития связаны с открытием фотосинтеза Дж. Пристли и Ж. Сенебье (конец XVIII в.), разработкой теории минерального (почвенного) питания Ю. Либихом и Ж. Буссенго (вторая половина XIX в.) и, наконец, интенсивным изучением механизма дыхания растений (В. Палладин, А. Бах).

В физиологии растений уже давно разработан и используется классический вегетационный метод в различных его формах. Ныне широко применяют также методы биофизики и биохимии, а также метод культуры клеток и тканей. Физиология — теоретическая основа клеточной, а отчасти и генетической (генной) инженерии. Основными разделами физиологии растений являются фотосинтез и транспорт веществ, дыхание и обмен веществ, почвенное питание, водный обмен, рост и развитие. Все эти процессы тесно связаны друг с другом и в живом организме неразделимы.

ОБМЕН ВЕЩЕСТВ

Роль обмена веществ, или метаболизма, общеизвестна: он лежит в основе всех проявлений жизни. Существует *внешний обмен — поглощение и выделение веществ*, и *внутренний обмен — химическое превращение этих веществ в клетке*. Обмен веществ и поддержание целостности структуры любой живой системы требуют затраты определенной энергии и, следовательно, ее поступления извне. Первичным источником энергии у автотрофных организмов служит либо свет

(фотосинтез), либо энергия окисления некоторых неорганических веществ, главным образом соединений серы (хемосинтез). Однако существование большинства живых организмов невозможно без некоторого количества запасенной энергии. Такая энергия накапливается в виде энергии химических связей углеводов, жиров и отчасти белков. Передатчиками энергии при ее поступлении и расходовании служат высокоэнергетические соединения типа *АТФ (аденозинтрифосфорной кислоты)*.

В процессе обмена веществ строится тело организма. Превращение чужеродных веществ в вещества собственного организма получило название *ассимиляции*. Ассимиляция всегда сопряжена с затратой энергии. Распад веществ, образующих структуру организма, до более простых соединений называется *диссимиляцией*. При диссимиляции энергия высвобождается. Ассимиляция и диссимиляция представляют собой взаимосвязанные процессы обмена веществ и энергии (рис. 73).

Помимо обмена веществ, происходящих в клетках, сами клетки обмениваются веществами с окружающей средой. Этот обмен происходит либо в виде *свободного (пассивного) транспорта* за счет энергии передвигающихся частиц, либо в виде *активного транспорта*. Пассивный транспорт связан с диффузией и осмосом. На активный транспорт затрачивается определенная часть энергии, образующейся при диссимиляции. Другая ее часть расходуется на синтез структурных компонентов клетки и поддержание ее целостности как системы. Главнейшую роль в регуляции обмена веществ между клеткой и средой играет цитоплазматическая мембрана, а в пределах клетки — эндоплазматическая сеть.

Основная масса используемой организмом энергии высвобождается в результате диссимиляции. Обычно в процесс диссимиляции вовлекаются запасные вещества клетки и всего организма. Известны два главнейших процесса диссимиляции: *брожение* и *дыхание*. Брожение эволюционно более древний и энергетически менее выгодный процесс. В ходе брожения различные энергетически богатые субстраты (чаще всего углеводы) расщепляются до менее богатых соединений типа спирта, масляной, молочной, уксусной кислот и т. п. Брожение харак-

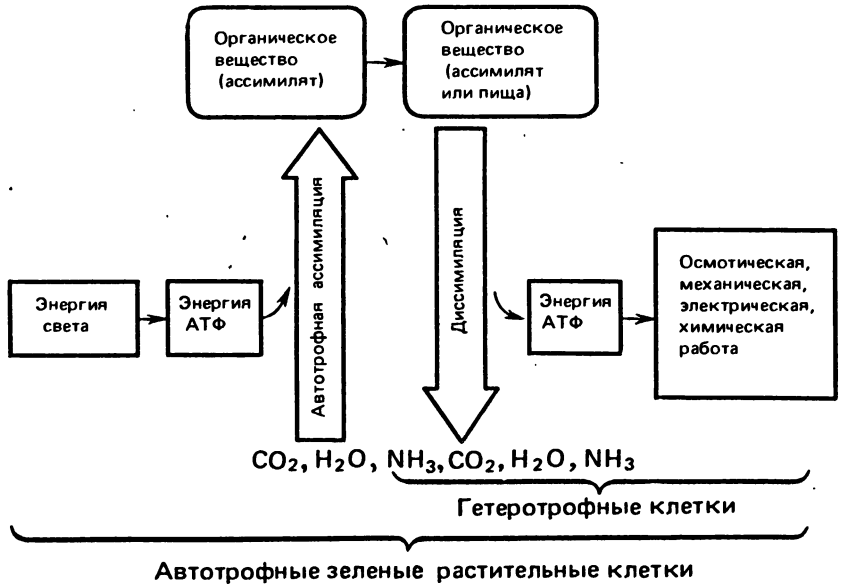


Рис. 73. Схема обмена веществ и энергии у автотрофных и гетеротрофных клеток

терно для многих прокариот и части дрожжей.

Дыхание энергетически более совершенно. В основе дыхания лежит биологическое окисление в так называемой цепи дыхания, содержащей специальные ферменты – оксиредуктазы. Энергетически богатые субстраты в процессе дыхания окисляются до крайне бедных энергией соединений – воды и диоксида углерода. У большинства организмов в окислительно-восстановительных процессах активно используется кислород. Важнейшие этапы процесса дыхания у эукариотических организмов осуществляются в митохондриях. Интенсивность дыхания меняется в ходе развития растения. Сухие покоящиеся семена дышат слабо. При набухании и последующем прорастании семян интенсивность дыхания усиливается в сотни и тысячи раз. Самой высокой интенсивностью дыхания отличаются быстро растущие органы и ткани. С окончанием периода активного роста растений дыхание их тканей ослабевает, что связано с процессами старения протопласта.

Существует две формы ассимиляции: *автотрофная* и *гетеротрофная*. Автотрофная ассимиляция имеет огромное значение для живых существ, поскольку создает первичную продукцию, являющуюся основой всех цепей питания в экосистемах. При автотрофной ассимиляции неорганические вещества превращаются в органические. Этот процесс наиболее сложен. Гетеротрофная ассимиляция относительно проще, поскольку здесь происходит превращение одних органических веществ в другие. Она типична для большинства животных, грибов и части прокариот. Подавляющая масса растений и значительное число прокариот автотрофны.

Поскольку органические вещества представляют собой соединения углерода, решающее значение при создании первичной продукции имеет ассимиляция CO_2. Это процесс восстановления, который ведет от максимально окисленного исходного вещества CO_2 к менее окисленным продуктам, таким, как углеводы $(CH_2O)_n$. У растений и цианобактерий донором электронов, необходимых для восстановления углерода, служит вода, которая при отнятии электрона окисляется до кислорода. Реже у фотобактерий донором электронов выступают элементарная сера или сероводород, водород или некоторые органические вещества. Кислород при этом не выделяется. В обоих случаях отнятие электронов осуществляется за счет энергии солнечного света. Такое преобразование энергии света в химическую энергию получило название фотосинтеза. В первом случае речь шла об *аэробном* фотосинтезе, во втором – об *анаэробном*.

Относительно редко донорами электронов при автотрофной ассимиляции выступают различные неорганические соединения, например водород в метанообразующих бактериях, а энергия поступает в результате окисления сероводорода (H_2S), аммиака (NH_3) и т. д. Это процессы хемосинтеза. Солнечный свет для существования хемосинтезирующих организмов не нужен и все процессы могут протекать анаэробно.

ФОТОСИНТЕЗ

Фотосинтез – это процесс образования клетками органических веществ при участии энергии света. Существуют аэробная и анаэробная формы фотосинтеза. При аэробном фотосинтезе выделяется кислород. Зеленым растениям и цианобактериям свойствен аэробный фотосинтез.

Фотосинтез – единственный процесс в биосфере, ведущий к увеличению ее свободной энергии за счет внешнего источника. Ежегодно в результате фотосинтеза на Земле образуется 150 млрд. т органического вещества (первичная продукция) и выделяется около 200 млн. т свободного кислорода. Круговорот кислорода, углерода и других элементов, вовлекаемых в фотосинтез, поддерживает современный состав атмосферы, необходимый для жизни на Земле. Фотосинтез препятствует увеличению концентрации CO_2, предотвращая перегрев Земли вследствие так называемого парникового эффекта. Запасенная в продуктах фотосин-

теза энергия — основной источник энергии для человечества.

Фотосинтез в растениях осуществляется в хлоропластах. Он включает преобразование энергии (явление, получившее название *светового процесса*) и превращение вещества *(темновой процесс)*. Световой процесс происходит в тилакоидах, темновой — в строме хлоропластов. Обобщенное уравнение фотосинтеза выглядит следующим образом:

$$6CO_2 + 12H_2O \xrightarrow{\text{свет}} C_6H_{12}O_6 + 6H_2O + 6O_2$$

Два процесса фотосинтеза выражаются отдельными уравнениями:

$$12H_2O \xrightarrow{\text{свет}} 12H_2 + 6O_2 +$$
$$+ \text{энергия АТФ (световой процесс)}$$

$$6CO_2 + 12H_2 + \text{энергия АТФ} \longrightarrow$$
$$\longrightarrow C_6H_{12}O_6 + H_2O \text{ (темновой процесс)}$$

В преобразовании энергии света в энергию химических связей обязательно участвует несколько пигментов: *хлорофиллы, каротиноиды* и *фикобилинпротеиды* (у цианобактерий и частично у багрянок). Главнейший из них — хлорофилл, остальные — дополнительные. Основу молекулы хлорофилла составляет *Mg-порфириновый комплекс*. Кроме того, в молекуле хлорофилла различные заместители, например фитол, придают ей способность встраиваться в липидный слой биологических мембран. Существует несколько типов хлорофилла *(a*[1]*, b, c, d)*, отличающихся между собой структурой, а следовательно, и спектрами поглощения. Фотосинтезирующие бактерии содержат особый пигмент бактериохлорофилл. Высшие растения и зеленые водоросли в качестве основного пигмента содержат *хлорофилл a*, а в качестве дополнительных — *хлорофилл b, хлорофилл c* (бурые и диатомовые водоросли), *хлорофилл d* (багрянки).

Большая часть молекул хлорофилла находится в виде так называемых светособирающих антенн, а меньшая — в фотосинтетических реакционных центрах, непосредственно участвующих в фотохимических реакциях. В светособирающих комплексах высших растений содержатся хлорофиллы *a* и *b*, а также β-каротин и ксантофиллы. Комплексы, концентрируя энергию света, передают ее молекулам хлорофилла реакционных центров. Существуют два реакционных центра: один содержит хлорофилл P_{700} (хлорофилл a_{700}) — *фотосистема I*, другой — хлорофилл P_{680} (хлорофилл a_{680}) — *фотосистема II*. В реакционных центрах в результате фотохимических реакций образуются первичные восстановитель и окислитель. Они затем вызывают цепь последовательных окислительно-восстановительных реакций и в итоге энергия запасается в виде *восстановленного* никотинамидадениндинуклеотидфосфата НАДФ · H^+) и АТФ (за счет реакции фотосинтетического фосфорилирования) — основных продуктов световой фазы фотосинтеза (рис. 74).

В темновых реакциях используются продукты, накопленные в световой фазе. Суть темновых реакций сводится к *фиксации* CO_2 и *включению его в молекулу сахара*. Этот процесс получил название *цикла Кальвина* по имени американского биохимика, подробно изучившего последовательность темновых реакций (рис. 75). По завершении каждого цикла образуется конечный продукт: одна молекула сахара, который ложится в основу первичного органического продукта, образующегося при фотосинтезе. На обобщенной схеме обоих фотосинтетических процессов показаны основные возникающие продукты (рис. 76).

МИНЕРАЛЬНОЕ ПИТАНИЕ И ВОДНЫЙ РЕЖИМ РАСТЕНИЙ

С помощью фотосинтеза растения получают из воздуха прежде всего углерод и кислород. Основная масса ассимилятов

[1] См. с. 29.

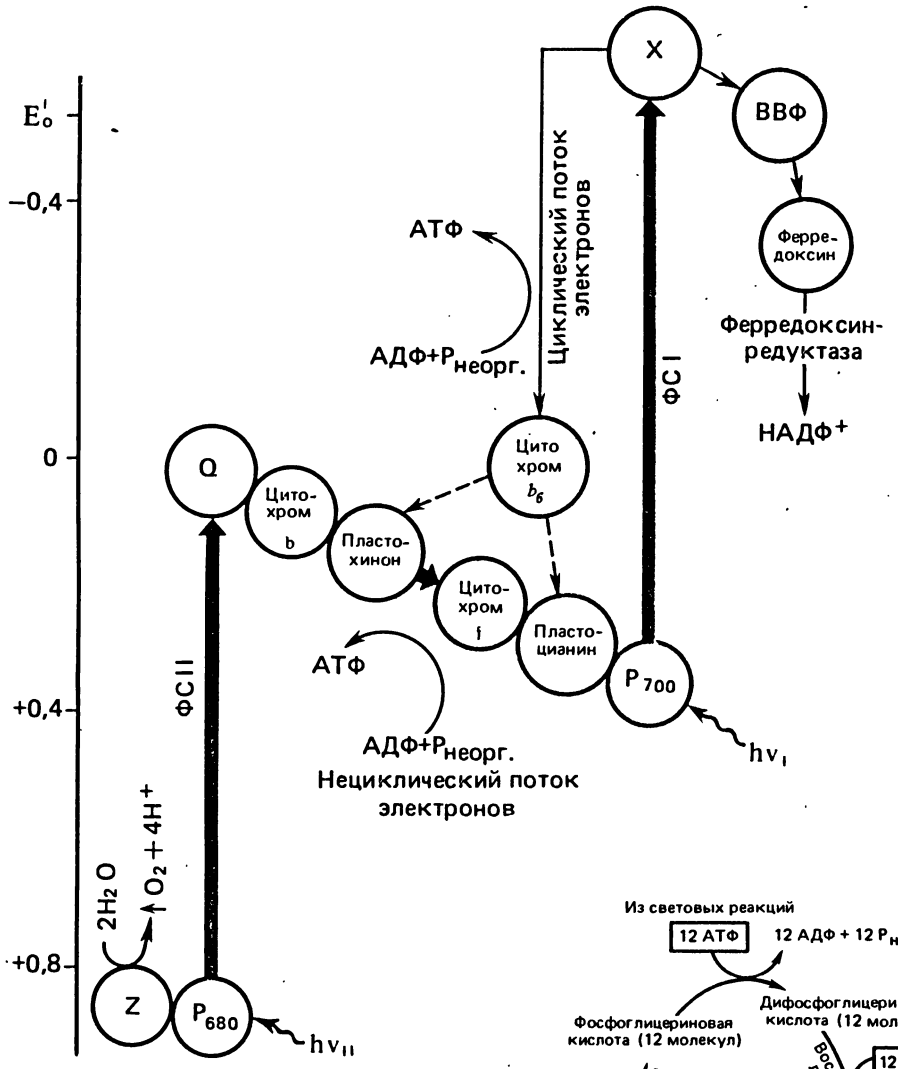


Рис. 74. Схема двух фотосистем (ФСI и ФСII) фотосинтеза.

E_o' – окислительно-восстановительный потенциал (в вольтах), Z – донор электронов для ФСII, P_{680} – энергетическая ловушка и реакционный центр ФСII (светособирающая антенна этого центра включает молекулы хлорофилла *a*, *b* и ксантофиллы), Q – первичный акцептор электронов в ФСII, АДФ – аденозиндифосфат, $P_{неорг}$ – неорганический фосфат, АТФ – аденозинтрифосфат, P_{700} – энергетическая ловушка и реакционный центр ФСI (светособирающая антенна этого центра включает молекулы хлорофиллов *a*, *b* и каротин), ВВФ – вещество, восстанавливающее ферродоксин, X – первичный акцептор электронов в ФСI

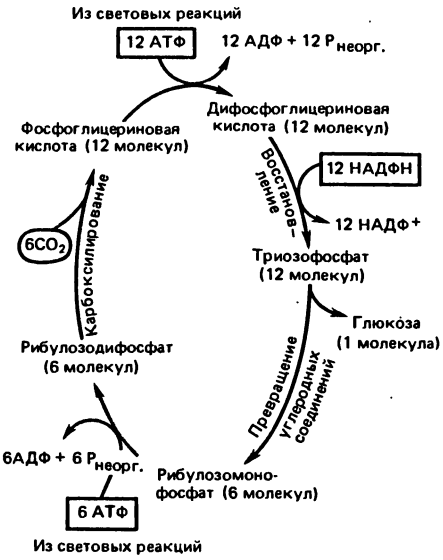


Рис. 75. Упрощенная схема цикла Кальвина – пути фиксации углерода CO_2 в темновых реакциях фотосинтеза

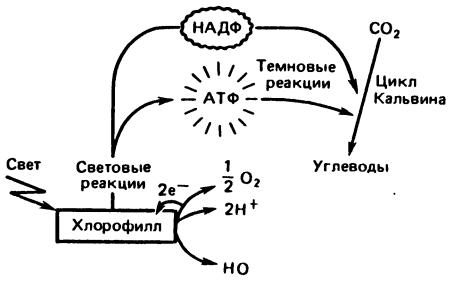


Рис. 76. Продукты световых и темновых реакций фотосинтеза

образуется в листьях, тогда как другая часть элементов в виде водных растворов поступает через корень, с помощью которого осуществляется минеральное, или почвенное, питание. Таким образом создаются два полюса концентраций различных веществ и возникает проблема двустороннего транспорта.

Минеральное питание – это совокупность процессов поглощения из почвы, передвижения и усвоения химических биогенных элементов, т. е. элементов, необходимых для жизни растительных организмов.

Питательные вещества представляют собой доступные для растений соединения, в которых содержатся эти элементы. Потребность в питательных веществах можно установить, выращивая растения на питательных растворах известного состава. Восемь элементов необходимы в больших количествах *(макроэлементы)*, около семи – в крайне малых *(микроэлементы)*.

Макроэлементы: N, S, P, K, Mg, Ca, Fe.

Микроэлементы: Fe, B, Mn, Cu, Zn, Mo, Co.

N и S – важные структурные элементы органических соединений, например белков и нуклеиновых кислот. При недостатке азота сокращается синтез белков, а следовательно, и ферментов, что проявляется в отставании роста, хлорозе (пожелтении) листьев и т. д. Соединения фосфора играют главнейшую роль в энергетическом обмене. K, Mg и Ca влияют на гидратацию коллоидов протопласта. При недостатке Ca особенно сильно повреждаются меристемы, при недостатке Mg также возникает хлороз. Микроэлементы действуют как составные части ферментов.

Некоторые ионы являются антагонистами. Если какие-либо ионы ядовиты для растения, их необходимо нейтрализовать добавлением в почву определенных доз иона-антагониста. Это достигается внесением соответствующих удобрений. Минеральное питание растений, особенно азотистое, тесно связано с процессами роста и развития и в известной степени (в пределах нормы реакции организма) определяет их интенсивность.

Большинство питательных веществ поступает в наземные растения через корень в форме ионов минеральных солей, в виде их водных растворов. Одноклеточные и водные растения поглощают элементы минерального питания всей поверхностью тела. Механизм поступления ионов в корень сложен. Он связан с их адсорбцией и активным поглощением из почвы, при этом затрачивается энергия. Проникнув в корень, питательные вещества далее перемещаются по тканям растения.

Существуют два основных направления перемещений больших количеств веществ в растении (рис. 77): *транспирационный (или восходящий) ток*, т. е. транспорт воды и растворенных в ней питательных веществ от корня к побегам, и *ток ассимилятов (нисходящий)*, т. е. передвижение выработанных при фотосинтезе веществ из листьев к частям растения, расположенным ниже (ось побега, корень) и выше (верхушки побегов, цветки, плоды). Для таких перемещений, получивших название *дальнего транспорта*, есть специальные проводящие ткани – ксилема и флоэма.

Ближний транспорт к проводящим тканям и от них осуществляется через клетки других тканей тремя путями: по *симпласту*, т. е. по соединенным между собой через плазмодесмы цитоплазмам клеток, по *апопласту*, т. е. по взаимосвязанной системе клеточных стенок и межклетников, и по *системе вакуолей*. Симпласт служит для транспорта минеральных и органических веществ, апопласт – только для воды и неорганиче-

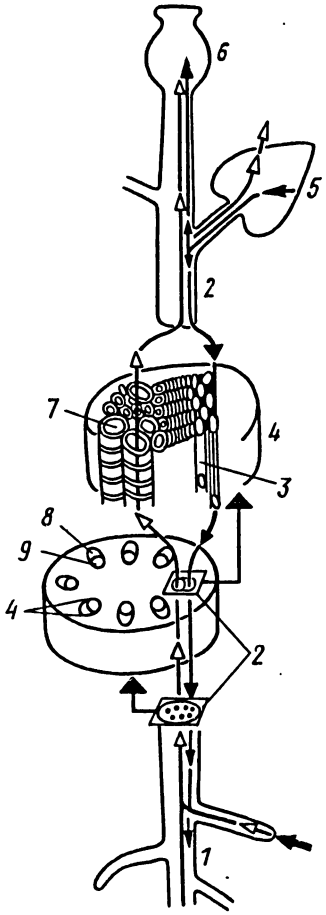


Рис. 77. Схематическое изображение главных транспортных путей транспирационного – восходящего тока (стрелка со светлым наконечником) и тока ассимилятов (стрелка с темным наконечником) – нисходящего.

1 – корень, *2* – ось побега, *3* – ситовидная трубка, *4* – проводящий пучок, *5* – лист, *6* – плод, *7* – сосуд, *8* – флоэма, *9* – ксилема

ских ионов, система вакуолей – исключительно для воды.

Транспорт ассимилятов – дальний и ближний – всегда сопряжен с затратой энергии. Вначале ассимиляты (глюкоза) из мест их образования проходят по симпласту до клеток-спутниц и окружающих ситовидные трубки паренхимных клеток. В этих клетках сначала происходит превращение глюкозы в сахарозу, которая затем в результате активного переноса «перекачивается» в ситовидные трубки. Дальний транспорт сахаров по ситовидным трубкам осуществляется в виде сахарозы. В местах потребления ассимилятов или отложения запасных веществ ассимиляты переходят из ситовидных трубок и достигают конкретного места назначения по симпластическому пути опять же в виде глюкозы.

Растущие органы и ткани – листья, меристемы – активно притягивают к себе ассимиляты из мест их хранения, а также из закончивших рост листьев.

Главный путь дальнего транспорта ионов – транспирационный ток по ксилеме. Для ближнего транспорта в корне используются симпласт и апопласт (рис. 78). Главным фильтрующим барьером на пути ионов в корне оказывается эндодерма с ее поясками Каспари. Через эндодерму ионы проникают по пропускным клеткам путем активного транспорта. Переход ионов в сосуды может быть пассивным или активным. В оси побега – стебле – ионы активно извлекаются из сосудов и транспортируются в горизонтальном направлении, в основном по сердцевинным лучам. В листе из окончаний сосудов ионы выходят пассивно вместе с транспирационным током и в течение вегетационного периода могут накапливаться в большом количестве. Часть накопленных ионов удаляется вместе с осенним листопадом (Ca и Mg), другая часть отводится из листьев.

Основным двигателем транспирационного тока является транспирация, т. е. выделение водяного пара в атмосферу.

Главный орган транспирации – лист, испаряющий воду через устьица *(устьичная транспирация)*. Пары воды по межклетникам мезофилла листа попадают в устьичные полости и через устьичные щели испаряются в атмосферу. Движения устьиц (открывание и закрывание) регулируют интенсивность транспирации. Часть воды растение теряет через кутикулу *(кутикулярная транспирация)*, но ее интенсивность в 10–20 раз ниже устьичной. Через растение как бы «просасывается» постоянный ток воды от почвы к атмосферному воздуху. Присасывающее действие поднимает столб воды, заполняющий сосуды, со скоростью от 1 до 100 м/ч. Кроме того, при подъеме воды по сосудам важную роль играет сила сцепления (когезия) между молекулами воды

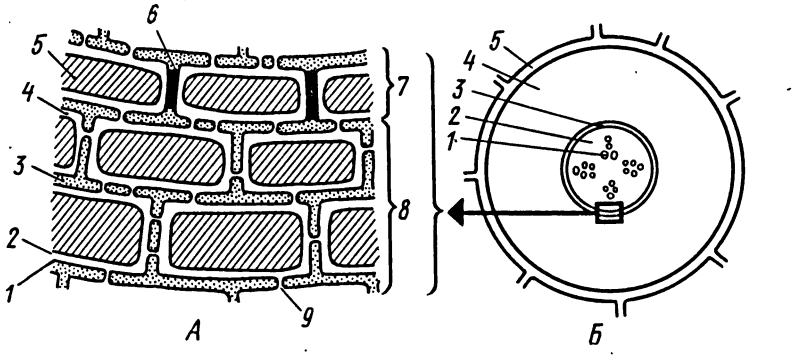


Рис. 78. Ближний транспорт. *А* – фрагмент поперечного среза корня, на котором показаны непрерывный симпласт и непрерывный апопласт:
1 – плазмалемма, *2* – тонопласт, *3* – апопласт, *4* – симпласт, *5* – вакуоль, *6* – пояски Каспари, *7* – эндодерма, *8* – клетки первичной коры, *9* – плазмодесма;
Б – схематический поперечный срез того же корня для демонстрации расположения эндодермы:
1 – сосуды и трахеиды, *2* – центральный (осевой) цилиндр, *3* – эндодерма, *4* – первичная кора, *5* – эпиблема с корневыми волосками

и адгезия воды к стенкам сосудов. Тем самым создаются условия, позволяющие удерживать в сосудах столб воды высотой до 140 м. Высота самых больших деревьев, видно, не может превысить эту величину.

В процессе жизнедеятельности растения накапливают первичные и вторичные метаболиты. Накопление метаболитов определяется тремя главными причинами: необходимостью создания резерва энергетических и пластических веществ, защиты от поедания животными и внедрения болезнетворных организмов и, наконец, необходимостью концентрации «шлаков», подлежащих удалению из организма.

К резервным энергетическим и пластическим веществам обычно относятся лишь первичные метаболиты (белки, жиры, углеводы). Перед листопадом или завяданием надземных частей многолетних растений резервные вещества оттягиваются из листьев в подземные органы. У однолетников они концентрируются в семенах. Вторичные метаболиты (терпеноиды, алкалоиды, полифенольные соединения) синтезируются в клетках различных органов. Чаще всего они выполняют защитную роль, хотя могут вовлекаться вновь в основной обмен веществ (реутилизироваться). Изредка вторичные метаболиты оказываются в роли шлаков и удаляются либо путем опада тех частей растения, где они накапливаются, либо выделяются при разрыве соответствующих структур выделительных тканей.

Роль истинного шлака в растении обычно играет оксалат кальция, в который превращаются отходы как первичного, так и вторичного метаболизма. Реутилизируется оксалат кальция редко. Обычно он удаляется вместе с опадающими листьями и отслаивающейся корой или коркой.

РОСТ И РАЗВИТИЕ

В основе роста и развития целого организма и отдельной клетки лежит обмен веществ. В процессе жизни каждого организма происходят постоянные качественные и количественные изменения, прерываемые лишь периодами относительного покоя.

Необратимое количественное увеличение структур, объема и массы живого тела и его частей получило название *роста*. *Развитие* – это качественные изменения организма и его составляющих. Рост и развитие тесно связаны между собой, как правило, протекают параллельно, но не сводимы друг к другу. Оба процесса регулируются на клеточном уровне.

Рост отдельных органов и всего организма слагается из роста его клеток. Основные этапы роста, а также и развития на клеточном уровне – деление клеток и

их растяжение, т. е. увеличение размеров в длину. Постепенное увеличение линейных размеров, объема и массы клеток — важнейшие показатели роста. В многоклеточных организмах одним из показателей роста будет увеличение числа клеток в результате клеточного деления.

Растительная клетка способна к росту растяжением, чему содействуют особенности строения ее оболочки. Длительность роста растяжением у клеток различных тканей различна. У части тканей, стенки которых способны ко вторичным изменениям, рост растяжением на определенном этапе прекращается и наступает вторая фаза роста, при которой рост осуществляется путем наложения новых слоев на первичную оболочку или внедрением в нее.

Особенности роста различны у разных систематических групп организмов. У высших растений рост тесно связан с деятельностью меристем. Рост, так же как и развитие, контролируется фитогормонами. Помимо влияния фитогормонов на рост и развитие растения, заметное воздействие оказывают факторы среды, особенно свет, тепло и влага. Комплекс факторов и фитогормонов действует либо независимо, либо взаимодействуя друг с другом. Интенсивность роста существенным образом связана с питанием растений, особенно с азотным и фосфорным.

Типы роста различных органов определяются характером расположения меристем. Стебли и корни растут верхушками, т. е. имеют апикальный рост. Зона нарастания листьев часто находится у их основания и они имеют базальный рост. Нередко характер роста органа зависит от видовой специфичности. У злаков, например, рост стебля осуществляется у основания междоузлий, преобладает интеркалярный рост. Важная особенность роста растений — его ритмичность, т. е. чередование процессов интенсивного и замедленного роста. Она зависит не только от изменений внешних факторов среды, но и контролируется внутренними факторами (эндогенно), закрепленными генетически в процессе эволюции.

В целом рост растения складывается из четырех фаз: начальной, интенсивного роста, замедления роста и стационарного состояния. Это связано с особенностями различных стадий онтогенеза, т. е. индивидуального развития растений.

Так, переход растения к репродуктивному состоянию обычно сопровождается ослаблением активности меристем. Процессы роста могут прерываться продолжительными периодами торможения, наступление которых в северных широтах связано с концом лета и приближением зимы. Иногда у растений наблюдается как бы остановка роста — состояние покоя. *Покой* у растений — это такое физиологическое состояние, при котором резко снижаются скорость роста и интенсивность обмена веществ. Оно возникло в ходе эволюции как приспособление для переживания неблагоприятных условий среды в различные периоды жизненного цикла или сезона года. Покоящееся растение устойчиво к морозам, жаре, засухе. В состоянии покоя могут находиться целые растения (зимой, во время засухи), их семена, почки, клубни, корневища, луковицы, споры и др. Семена многих растений способны к длительному покою, обусловливающему их длительную сохранность в почве. Известен случай вызревания растения из семени одного из бобовых, пролежавшего в условиях вечной мерзлоты 10000 лет. В состоянии покоя находятся, например, клубни картофеля, благодаря чему они не прорастают после уборки.

В понятие *развитие* вкладываются два смысла: индивидуальное развитие отдельного организма и развитие организмов в ходе эволюции. Индивидуальное развитие отдельного организма от рождения до смерти называется *онтогенезом*, а развитие организмов в ходе эволюции — *филогенезом*. Физиология растений занимается изучением главным образом развития в ходе онтогенеза.

Меристематические клетки *тотипотентны*, т. е. дают начало клеткам, способным развиваться самыми различными путями (рис. 79). Переход меристематической клетки к росту растяжением сопровождается появлением в ней множества вакуолей и их слиянием в одну, вытягиванием стенок клеток в длину и поглоще-

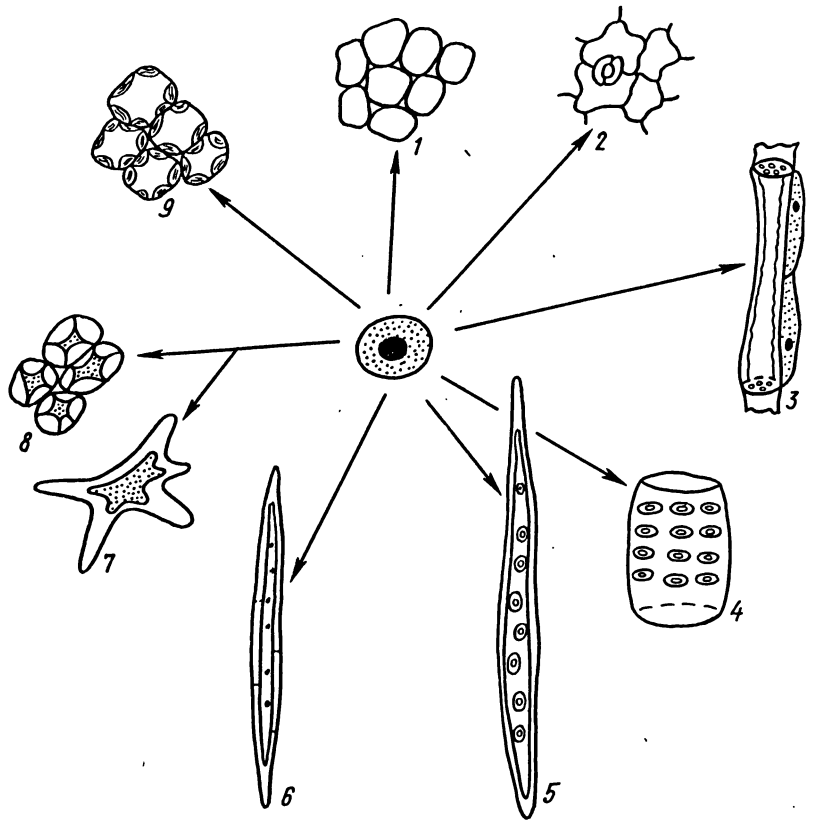


Рис. 79. Модель дифференцировки клеток. Из однородных меристематических клеток (в центре) могут образовываться различные клетки постоянных тканей:

1 – паренхимные, *2* – эпидермальные, *3* – ситовидные трубки и клетки-спутницы, *4* – членики сосудов, *5* – трахеиды, *6* – склеренхимные волокна, *7*, *8* – склереиды, *9* – колленхима

нием вакуолями большого количества воды. Наиболее важный момент в развитии клеток высшего растения – их *дифференцировка*, т. е. возникновение структурной и функциональной разнокачественности. В результате дифференцировки образуются специализированные клетки, присущие отдельным тканям. Дифференцировка осуществляется как во время растяжения, так и после окончания видимого роста клеток и определяется дифференциальной активностью генов. Ход дифференцировки, как и рост, контролируется гормонами растений – *фитогормонами*. Развитие отдельных органов у растения получило название *органогенеза*. В целом же формообразование морфологических структур в процессе онтогенеза называется *морфогенезом*. Органогенез и морфогенез генетически обусловлены.

ФИТОГОРМОНЫ

Фитогормоны – это химические факторы, вырабатываемые в крайне малых количествах, но способные давать значительный физиологический эффект. Фитогормоны, выработанные в одной части растения, транспортируются в другую часть, вызывая там соответствующие изменения в зависимости от генной модели воспринимающей клетки.

Известны три класса фитогормонов, действующих по преимуществу как стимуляторы: *ауксины*, *гиббереллины* и *цитокинины*. Два класса гормонов – *абсцизо-*

вая кислота и *этилен* — оказывают в основном тормозящее действие. Механизм действия различных гормонов неодинаков.

ФАКТОРЫ СРЕДЫ И ПРОЦЕССЫ РОСТА И РАЗВИТИЯ

Внешние факторы, или факторы среды, также оказывают заметный эффект на рост и развитие. Рассмотрим здесь главнейшие факторы — свет, тепло и влагу. Свет оказывает глубокое влияние на внешнее строение растений, причем его действие многообразно. Свет влияет на дыхание и прорастание семян, образование корневищ и клубней, формирование цветков, на листопад, переход почек в состояние покоя. Растения, выращенные при отсутствии света (этиолированные растения), обгоняют в росте растения, выросшие на свету. Интенсивное освещение нередко усиливает процессы дифференцировки.

Для каждого растения существует свой *температурный оптимум роста и развития*. Температурные минимумы для роста и развития в среднем лежат в интервале 5—15 °С, оптимумы — при 25—35 °С, максимумы — в пределах 45—55 °С. Низкие и высокие температуры могут нарушать покой семян, почек и сделать возможным их прорастание и распускание. Образование цветков — это переход из вегетативного состояния в генеративное. Индуцирование, т. е. ускорение этого процесса холодом, называют *яровизацией*. Без процесса яровизации многие растения (свекла, репа, сельдерей, озимые злаки) не способны к цветению.

Огромное значение для роста, прежде всего в фазе растяжения, имеет обеспеченность водой. Недостаток воды влечет за собой мелкоклеточность, а следовательно, отставание в росте.

ДВИЖЕНИЯ РАСТЕНИЙ И РИТМ РАЗВИТИЯ

Перемещение растений в пространстве имеет *ограниченный характер*. Для растительных организмов свойственно прежде всего активное перемещение отдельных частей вегетативного тела, что связано с особенностями роста, развития и обмена веществ. Одним из примеров движения служит *фототропизм* — направленная реакция искривления, вызываемая односторонним освещением: при росте побеги, как правило, искривляются в сторону света.

Многие процессы обмена веществ, роста, развития и движения подвержены ритмическим колебаниям. Иногда эти колебания следуют смене дня и ночи *(циркадные ритмы)*, иногда связаны с длиной дня *(фотопериодизм)*. Пример ритмических движений — ночное закрывание цветков, опускание и продольное складывание листьев, раскрытых и приподнятых в дневное время. Эти движения связаны с неравномерным тургором. Во многих случаях эти процессы контролируются внутренней хронометрической системой — *физиологическими часами*, по-видимому, существующими у всех эукариотических организмов. У растений важнейшая функция физиологических часов — регистрация длины дня и вместе с тем времени года, что определяет переход к цветению или подготовку к зимнему покою (фотопериодизм).

Виды, растущие на севере (севернее 60° с. ш.), должны быть преимущественно длиннодневными, поскольку их короткий вегетационный период совпадает с продолжительной длиной дня. В средних широтах (35—40° с. ш.) встречаются растения как *длиннодневные*, так и *короткодневные*. Здесь весенние или осеннецветущие виды относятся к короткодневным, а цветущие в разгар лета — к длиннодневным.

Фотопериод имеет большое значение для характера распространения растений. В процессе естественного отбора у видов генетически закрепилась информация о длине дня своих местообитаний и об оптимальных сроках начала цветения. Даже у растений, размножающихся вегетативно, длина дня определяет соотношение между сезонными изменениями и накоплением запасных веществ. Виды, индифферентные к длине дня, являются потенциальными космополитами. Сюда же относятся и виды, цветущие с ранней весны до поздней осени. Другие виды не могут выходить за пределы географиче-

ской широты, определяющей их способность к цветению при соответствующей длине дня. Фотопериодизм важен и в практическом отношении, поскольку он определяет возможности продвижения южных растений на север, а северных — на юг.

ОБЩИЕ ЗАКОНОМЕРНОСТИ РАЗВИТИЯ РАСТЕНИЙ

Одним из важных процессов, осуществляющихся в ходе индивидуального развития, является морфогенез. Морфогенез (от греч. «морфе» — вид, форма) — это становление формы, образование морфологических структур и целостного организма в процессе индивидуального развития. Морфогенез растений обусловливается непрерывной активностью меристем, благодаря чему рост растения продолжается в течение всего онтогенеза, хотя и с разной интенсивностью.

Процесс и результат морфогенеза определяются генотипом организма, взаимодействием с индивидуальными условиями развития и закономерностями развития, общими для всех живых существ (полярность, симметрия, морфогенетическая корреляция). Вследствие полярности, например, верхушечная меристема корня производит только корень, а верхушка побега — побег и соцветия. С законами симметрии связана форма различных органов, листорасположение, актиноморфность или зигоморфность цветков и т. д. Действие корреляции, т. е. взаимосвязи разных признаков в целостном организме, сказывается на характерном для каждого вида внешнем облике. Естественное нарушение корреляций в ходе морфогенеза приводит к различным уродствам в строении организмов, а искусственное (путем прищипки, обрезки и т. д.) — к получению растения с полезными для человека признаками.

В ходе онтогенеза растение претерпевает возрастные изменения от эмбрионального состояния до половозрелого, а затем — до глубокой старости. В связи с возрастной характеристикой среди растений выделяют две группы: *монокарпики* и *поликарпики*. К первой группе (монокарпики) относят однолетники, часть двулетников и некоторые многолетники (бамбуки), которые цветут и плодоносят только один раз в жизни. Ко второй группе (поликарпики) принадлежат многолетние травы, древесные и полудревесные растения, способные плодоносить в течение жизни многократно.

Весь онтогенез цветкового растения от возникновения зародыша в семени до естественной смерти особи можно подразделить на следующие возрастные периоды — этапы онтогенеза.

I. Латентный (скрытый) — покоящиеся семена.

II. Догенеративный, или виргинильный, — от прорастания семени до первого цветения.

III. Генеративный — от первого до последнего цветения.

IV. Сенильный, или старческий, — с момента потери способности к цветению до отмирания.

В пределах этих периодов различают более дробные этапы. Так, в группе виргинильных растений, как правило, выделяют проростки, недавно появившиеся из семян и сохраняющие зародышевые органы, — семядоли и остатки эндосперма; ювенильные растения, несущие еще семядольные листья, и следующие за ними ювенильные листья — более мелкие и иногда по форме еще не вполне похожие на листья взрослых особей; имматурные особи, уже потерявшие ювенильные черты, но еще не вполне оформившиеся, полувзрослые. В группе генеративных растений по обилию цветущих побегов, их размерам, соотношению живых и мертвых частей корней и корневищ различают молодые, средневзрослые, зрелые и старые генеративные особи.

Для высших растений очень важны процессы органогенеза. Под органогенезом понимают формирование и развитие основных органов (корня, стебля, листьев, цветков) в ходе онтогенеза.

Каждому виду растений свойствен свой темп заложения и развития органов. Так, у голосеменных формирование репродуктивных органов, ход оплодотворения и развития зародыша достигают одного года (у ели), а иногда и больше (у сосны). У некоторых высших споровых, например у равноспоровых плаунов, этот

процесс длится около 12—15 лет и больше. У покрытосеменных процессы споро- и гаметогенеза, оплодотворения и развития зародыша происходят чрезвычайно интенсивно, особенно у эфемеров (однолетних растений засушливых районов) — за 3—4 недели.

Для цветковых растений установлен ряд этапов органогенеза. Главнейшие из них: дифференциация стебля, закладка листьев и побегов второго порядка; дифференциация соцветия; дифференциация цветка и образование археспория в семязачатках; мега- и микроспорогенез; мега- и микрогаметогенез; зиготогенез; формирование плода и семени.

БИОГЕНЕТИЧЕСКИЙ ЗАКОН

В онтогенезе организмов закономерно повторяются некоторые этапы развития, свойственные их отдаленным предкам (явление рекапитуляции). Впервые естественно-научное объяснение рекапитуляциям дал Ч. Дарвин (1859). В 1866 г. Э. Геккель фактам повторения этапов филогенеза в онтогенезе придал форму биогенетического закона. В основе биогенетического закона лежит индивидуальное развитие особи (онтогенез), которое в той или иной степени представляет короткое и быстрое повторение важнейших этапов эволюции вида (филогенеза).

Имеется множество примеров проявления биогенетического закона в мире растений. Так, протонема мхов, образующаяся на первых этапах прорастания споры, напоминает водоросль и свидетельствует о том, что предками мхов были, вероятнее всего, зеленые водоросли. У многих папоротников первые листья имеют дихотомическое (вильчатое) жилкование, которое было свойственно листьям ископаемых форм древних папоротников из среднего и верхнего девона. Зигоморфные цветки покрытосеменных при своем заложении проходят актиноморфную стадию и т. д.

Биогенетический закон широко используется для выяснения особенностей филогенеза, т. е. хода исторического развития организмов.

Глава V
РАЗМНОЖЕНИЕ

СПОСОБЫ РАЗМНОЖЕНИЯ

Размножение — это присущее всем организмам свойство воспроизведения себе подобных, обеспечивающее непрерывность и преемственность жизни. Обычно выделяют три основные формы размножения: *бесполое, вегетативное* и *половое*.

Бесполое размножение растений и грибов обычно осуществляется спорами, т. е. специализированными клетками, служащими, помимо размножения, еще и для расселения. Количество спор может быть весьма велико. Споры не дифференцированы в половом отношении и всегда гаплоидны. У части водорослей и многих грибов споры снабжены ундулиподиями и подвижны. Такие споры называются *зооспорами*. Споры наземных растений обычно не имеют приспособлений для активного движения и защищены от высыхания твердой клеточной оболочкой. Организм, производящий споры, получил название *спорофита*, а процесс образования спор — *спорогенеза*.

У растений споры образуются в спорангиях (если зооспоры — то в зооспорангиях). Спорангий водорослей (низшие растения) обычно одноклеточный; содержимое этой единственной клетки делится, в результате чего формируются споры, которые выходят наружу при вскрывании оболочки спорангия. У высших растений спорангий — многоклеточный орган, имеющий одно- или многослойную стенку. Внутри многоклеточного спорангия формируется образовательная ткань — археспорий (от греч. «архе» — начало), из которой в дальнейшем образуются споры. Из археспория споры возникают в результате мейоза. На гаплоидном организме (некоторые грибы) споры образуются в результате митотического деления. При прорастании такие споры воспроизводят новую особь, идентичную материнской. На диплоидном организме формированию спор предшествует мейоз. Из спор, образовавшихся в результате

мейоза, при прорастании возникает гаплоидный организм — *гаметофит*, не идентичный диплоидному материнскому спорофиту.

У части организмов все споры одинаковы по размерам и физиологическим особенностям. Это *равноспоровые организмы*. Нередко, однако, на одной и той же особи или на разных особях одного вида образуются споры, различные по размерам и физиологическим особенностям, — *разноспоровые организмы*. Относительно более мелкие споры *(микроспоры)* заключены в микроспорангии, а более крупные *(мегаспоры)* — в мегаспорангии. Микроспоры, прорастая, дают начало однополому мужскому гаметофиту, на котором возникают мужские половые органы — *антеридии*. Мегаспоры при прорастании образуют женский гаметофит, несущий женские половые органы — *архегонии*. Разноспоровость чаще встречается у высших растений (некоторые плауновидные и папоротники, все голосеменные и покрытосеменные).

Вегетативное размножение — это увеличение числа особей данного вида посредством отделения жизнеспособных частей вегетативного тела организма. При таком размножении характерна регенерация — восстановление целого организма из его части. Способность к вегетативному размножению весьма характерна для растений на всех уровнях их организации и для грибов. У животных подобная форма размножения встречается только у некоторых групп низших организмов.

Существует много различных способов вегетативного размножения: частями таллома, мицелия или частями вегетативных органов.

У многих одноклеточных организмов оно осуществляется путем деления родительской клетки на две дочерние.

Многие нитчатые и пластинчатые водоросли, мицелии грибов, талломы лишайников легко распадаются на части, каждая из которых может стать самостоятельным организмом. Так могут размножаться и некоторые цветковые растения, обитающие в воде. Примером исключительно вегетативного размножения может служить элодея канадская *(Elodea canadensis)* — двудомное растение родом из Северной Америки. Женские экземпляры растения, завезенные в Европу, ввиду отсутствия мужских растений смогли размножаться только вегетативно.

Особи, возникающие из одной родительской особи в результате вегетативного размножения, образуют *клон*. У некоторых голосеменных и покрытосеменных размножение корневыми отпрысками (осина), стелющимися подземными побегами корневой порослью (секвойя), занимают гораздо больший удельный вес, чем размножение семенами.

Вегетативное размножение осуществляется и с помощью выводковых почек. Они могут возникать на растении (папоротники, цветковые растения) в большом количестве, а потом опадают с него подобно семенам (например, у бриофиллума). Подобное образование выводковых почек нередко наблюдается на краях или жилках вай папоротников. Иногда выводковые почки могут быть видоизменены в луковички (например, у зубянки — *Dentaria* и некоторых лилий) или клубеньки стеблевого происхождения (у горца живородящего).

В практике сельского хозяйства разработана целая серия разнообразных способов искусственного вегетативного размножения культурных и полукультурных растений, относящихся к самым разным жизненным формам. Так, многие декоративные кустарники и многолетние травы размножаются делением куста, корневищами, корневыми отпрысками. Многих представителей лилейных искусственно размножают луковицами и клубнелуковицами, отделяя дочерние «детки» от материнских растений (лук, чеснок, лилии, тюльпаны, гиацинты, крокусы, гладиолусы и др.).

Особенно распространены в садоводстве формы вегетативного размножения с помощью черенков и прививки.

Черенок — это отрезок вегетативного органа, служащий для искусственного вегетативного размножения. Черенки могут быть стеблевыми, или побеговыми (ива, тополь, смородина и комнатная герань, или пеларгония), листовыми (бегония, лилия), корневыми (одуванчик, малина, вишня, осина и др.). Разновидность черенкования — размножение деревьев и ку-

старников *отводками.* В этом случае часть побега сначала специально прижимают к почве для укоренения, и только когда оно произошло, отрезают укоренившийся отводок. Отводки встречаются в природе — у некоторых хвойных (полегающие лапы ели, пихты), липы, черемухи и других пород, способных укореняться ветвями, лежащими на земле. Черенками размножают многие плодовые, древесные и травянистые декоративные растения в открытом грунте и в комнатной культуре. При черенковании сохраняются все свойства сорта материнского культурного растения, что очень важно, так как при семенном размножении многие специально выведенные путем селекции признаки могут быть утрачены.

Прививкой, или *трансплантацией,* называют пересадку части одного растения на другое с последующим их срастанием. Этот способ вегетативного размножения в природе не встречается. Прививки очень широко распространены в садоводстве как один из методов получения новых сортов или направленного изменения уже существующих (так называемый «метод ментора», предложенный И. В. Мичуриным). Прививку применяют также с целью размножения уже имеющегося сорта для максимального сохранения всех его качеств, которые могут быть утеряны при семенном размножении: для развития у прививаемого растения мощной корневой системы, обладающей большей морозостойкостью, устойчивостью к грибковым заболеваниям, для получения вегетативных гибридов и т. д. Только таким способом осуществляется размножение сортовых растений, не дающих семян. Существует более 100 способов прививок.

Половое размножение — это такой тип размножения, при котором новые особи образуются в результате полового процесса. Для полового процесса необходимы, как правило, две родительские особи, продуцирующие два физиологически различных типа половых клеток *(гамет)* с перекомбинированными родительскими хромосомами, которые копулируют (сливаются) и формируют *зиготу.* Из зиготы в последующем развивается новая дочерняя особь.

Организмы, на которых формируются гаметы, называются гаметофитами, а процесс образования гамет — *гаметогенезом.* У большинства растений и грибов гаметы возникают в особых органах — *гаметангиях.* Гаметы всегда гаплоидны. Гаметофиты равноспоровых растений обычно обоеполы и формируют как мужские, так и женские гаметангии. У разноспоровых растений обычно из микроспор вырастают гаметофиты с мужскими гаметангиями, а из мегаспор — гаметофиты с женскими гаметангиями.

В связи с тем, что растения способны вырабатывать различные по величине и подвижности типы гамет, различают несколько типов полового процесса. В простейшем случае у некоторых одноклеточных водорослей, лишенных твердой оболочки, сливаются целые одноклеточные организмы, выступающие одновременно и в роли гамет, и в роли гаметангиев. Такой половой процесс называется *хологамией.* Обе сливающиеся клетки внешне неотличимы друг от друга.

Иногда гаметы, образующиеся в гаметангиях, также бывают одинаковые по форме и размерам. Попарное их слияние основано лишь на физиологическом различии, а половой процесс такого типа называют изогамным. *Изогамия* встречается у некоторых водорослей и у очень немногих грибов. Если подвижные гаметы различаются по величине (одна превосходит другую в несколько раз), то слияние таких гамет обусловливает *гетерогамный* половой процесс. У некоторых грибов (оомицеты), водорослей и у всех высших растений половой процесс *оогамный.* Женская гамета (яйцеклетка) при оогамной форме полового процесса неподвижна, лишена ундулиподиев, имеет крупные размеры и большой запас питательных веществ. Мужская гамета (сперматозоид) — маленькая, подвижная, с ундулиподиями (спермии без них); состоит из крупного ядра и очень небольшого количества цитоплазмы (рис. 80).

Неподвижная яйцеклетка образуется либо в гаметангии, называемом оогонием (у водорослей и некоторых грибов), либо в архегонии (высшие растения, исключая цветковые). *Оогоний* (от греч. «оон» — яй-

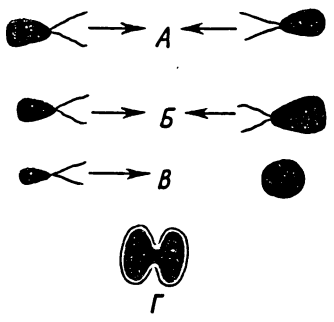


Рис. 80. Различные типы полового размножения у растений (схема). *А* — изогамия (характерна для части водорослей); *Б* — гетерогамия (часть водорослей); *В* — оогамия (часть водорослей, все высшие растения); *Г* — конъюгация (некоторые водоросли)

цо, «гоне» — рождение) обычно состоит из одной клетки, реже (у харовых водорослей) многоклеточный. *Архегоний* (от греч. «архе» — начало) — женский половой орган мхов, плаунов, хвощей, папоротников и голосеменных. Это всегда многоклеточное образование, состоящее из расширенного брюшка, в котором помещается яйцеклетка, и удлиненной шейки. Над яйцеклеткой находится брюшная канальцевая клетка. Наружные клетки архегония стерильны и образуют однослойную стенку. По каналу шейки, заполненному слизью, сперматозоиды проникают в брюшко и один из них сливается с яйцеклеткой.

Сперматозоиды у споровых растений образуются в гаметангиях, называемых антеридиями. *Антеридий* (от греч. «антерос» — цветущий) — это одноклеточный или многоклеточный (у высших споровых растений) мужской половой орган, имеющий у разных систематических групп различную форму.

Сперматозоиды, созревшие в антеридиях, могут достичь яйцеклетки только в присутствии капельножидкой воды. Наличие ее — обязательное условие для осуществления процесса оплодотворения у всех групп растительных организмов, исключая семенные.

Помимо типичного полового процесса, в котором обязательно участвуют две гаметы, существует особый тип полового процесса, при котором зародыш развивается из неоплодотворенной яйцеклетки. Это явление у растений чаще всего известно под названием *апомиксиса* (от греч. «апо» — от, без и «миксис» — смешение). Апомиксис широко встречается у многих покрытосеменных растений (часть розоцветных, сложноцветных), особенно у ряда культурных растений (свекла, хлопчатник, лен, табак и т. д.).

ЧЕРЕДОВАНИЕ ПОКОЛЕНИЙ И СМЕНА ЯДЕРНЫХ ФАЗ У РАСТЕНИЙ

Как половая, так и бесполая формы размножения имеют определенные биологические преимущества. В частности, при половом размножении достигается комбинация наследственного материала родительских форм. Образующаяся при половом воспроизведении особь генетически не тождественна ни одному из своих родителей. Половой процесс обеспечивает генетическую изменчивость организмов из поколения в поколение, а половое размножение тем самым дает виду преимущества, реализующиеся при естественном отборе. При бесполом размножении наследственные особенности передаются без изменений и могут легко закрепляться в ряду поколений. Однако чаще всего у растений осуществляется чередование полового и бесполого поколений. При чередовании поколений гаметофит закономерно сменяется спорофитом, который затем вновь сменяется гаметофитом.

Гаметофит и спорофит могут быть одинаковыми как морфологически, так и по продолжительности жизни (изоморфное чередование поколений) или резко различны (гетероморфное чередование). У водорослей встречаются обе формы чередования поколений. Для наземных растений характерно гетероморфное чередование. Оба поколения развиваются либо независимо как самостоятельные особи, либо одно поколение «поселяется» на другом. Так, у мхов спорофит развивается на зеленом гаметофите, а у семенных растений очень сильно редуцированный безхлорофилльный гаметофит никогда не покидает спорофит (рис. 81).

У всех высших растений, исключая мхи, преобладает спорофит, а гаметофит развит слабее и относительно недолговечен.

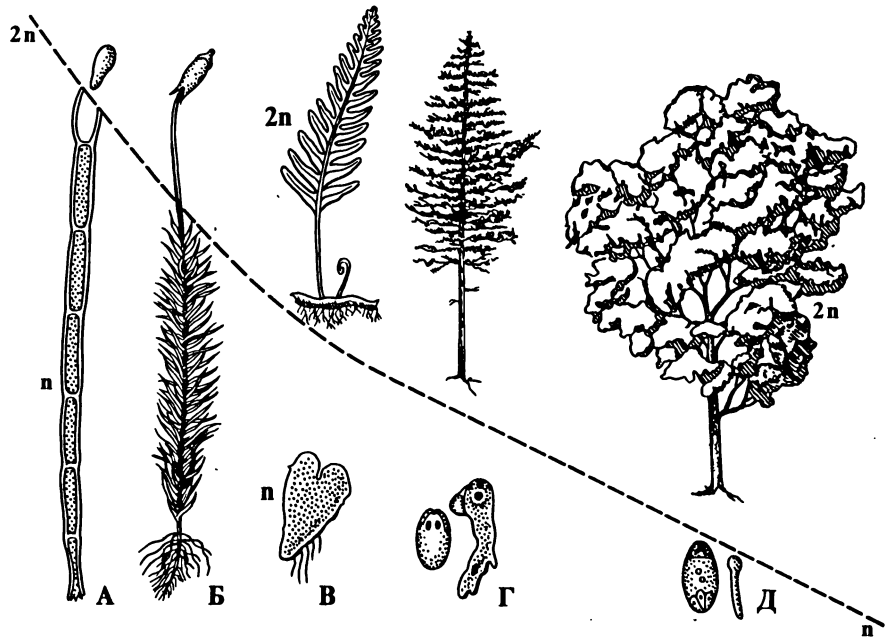


Рис. 81. Схема эволюционных изменений растений в направлении увеличения размеров бесполого поколения (2*n*) и редукции полового поколения (*n*). *А* – водоросли; *Б* – мхи; *В* – папоротники; *Г* – голосеменные; *Д* – покрытосеменные

Чередование поколений связано со сменой ядерных фаз – гаплоидной и диплоидной. Эта смена происходит путем мейоза, осуществляющегося в процессе спорогенеза. Таким образом, диплоидный спорофит производит гаплоидные споры. Из них вырастает гаплоидный гаметофит, продуцирующий гаплоидные гаметы. При слиянии гамет диплоидное число хромосом восстанавливается в зиготе, из которой вновь вырастает диплоидный спорофит.

II. СИСТЕМАТИКА

Глава VI
СИСТЕМАТИКА КАК БИОЛОГИЧЕСКАЯ НАУКА
Основы эволюционного учения

Считается, что в мире существует 2–2,5 млн. видов живых организмов и не менее 500 млн. видов вымерло в предшествующие геологические эпохи. Поэтому познание многообразия живого было и остается одной из существеннейших задач биологии. Этим занимается систематика.

Систематика (от греч. «систематикос» – упорядоченный) – биологическая наука, изучающая разнообразие всех существующих и вымерших организмов.

В задачи современной систематики входят выявление, описание, классификация и группирование организмов в систему. Конечной целью систематических исследований является создание такой системы всех организмов или отдельных их групп, которая содержала бы максимум возможной биологической информации. Чем информативнее система, тем полезнее она в научном и практическом отношении.

Современная систематика – синтетическая наука, опирающаяся на данные всех разделов биологии и особенно на эволюционное учение, которое представляет собой теоретическую основу систематики. Одновременно систематика служит базой многих общетеоретических и прикладных биологических исследований и дает возможность ориентироваться во множестве ныне живущих организмов, что необходимо в хозяйственной деятельности человека.

РАЗДЕЛЫ СИСТЕМАТИКИ

Современная систематика подразделяется на несколько тесно связанных между собой разделов. Главнейший из них – *таксономия*. Термин «таксономия» (от греч. «таксис» – строй) предложен в 1813 г. швейцарским ботаником О. Декандоллем. Под таксономией понимают теорию и практику классификации организмов. *Классификация* в биологии и, следовательно, в ботанике – это распределение всего множества вновь выявленных и уже известных организмов в соответствии с их сходством и различиями по определенной системе соподчиненных категорий. Иногда словом классификация не совсем точно обозначают и результат такого распределения, т. е. систему организмов.

Важнейший момент классификации – установление сходства и различия между таксонами и оценка этих различий. Сходство и различия устанавливаются с помощью самых разнообразных методов и далее оцениваются на основе разработанных систематиками критериев.

Классификация и практическое узнавание живых объектов невозможно без закрепления за ними определенных названий. Установление правильных названий для вновь открытых, а часто и для уже известных организмов довольно сложно, поэтому еще в начале XX в. оформился второй важный раздел систематики – *но-*

менклатура. Номенклатура в современной ботанике — это вся совокупность существующих названий таксонов.

Составлен свод правил, регулирующих установление и использование названий для ныне живущих и ископаемых растений, грибов и прокариот. Главная конечная задача правил номенклатуры состоит в том, чтобы каждый таксон имел только одно правильное название, под которым он должен быть известен. Обязательные положения ботанической номенклатуры, имеющие для всех ботаников законодательный характер, изложены в специальном «Кодексе международной ботанической номенклатуры», утверждаемом на Всемирных ботанических конгрессах. Последний XIV Международный ботанический конгресс состоялся летом 1987 г. в Западном Берлине. Главным принципом номенклатуры растений является принцип приоритета, т. е. принцип наиболее раннего опубликования данного названия. Этот принцип не действует лишь в тех случаях, когда приоритетное название было дано ошибочно, повторило уже использованное кем-либо название и т. п.

Третий раздел современной систематики — *филогенетика.* Филогенетика имеет дело с теми же объектами, что и другие разделы систематики, но призвана устанавливать *филогению* (от греч. «филон» — род, племя), т. е. родство организмов в историческом плане и ход исторического развития мира живых организмов (филогенез) как в целом, так и для отдельных систематических групп. Филогенетика целиком базируется на эволюционной теории.

ТИПЫ СИСТЕМ

Известно большое число систем живущих и ископаемых организмов и отдельных их групп (таксонов). Первые системы появились еще в IV в. до н. э. и до настоящего времени создание систем — одна из насущных задач биологии. Все многообразие систем принято делить на три основных типа, главным образом в зависимости от принципов, на которых они строятся.

Существуют искусственные, естественные и генеалогические системы.

Искусственная биологическая система строится на основе какого-либо одного или немногих морфологических признаков. Как правило, такие системы не отражают сущности объектов классификации. Они несут незначительную биологическую информацию и предназначены в основном для удобного «сортирования» объектов. В ботанике господство искусственных систем продолжалось с IV в. до н. э. до середины XVIII в. Известнейшая искусственная система предложена шведским естествоиспытателем К. Линнеем (1735). Ныне они полностью оставлены.

В отличие от искусственных систем в естественных системах при классификации учитываются сходство и различие по многим признакам. В систематические группы (таксоны) объединяются такие организмы, которые по степени сходства ближе между собой, чем с какими-либо другими. Совершенство таких систем зависит от глубины выявления коррелятивных связей между исследуемыми объектами по изученной совокупности признаков. Вполне разработанная естественная система характеризуется тем, что положение в ней таксона определяет его основные свойства. Поэтому естественные системы несут большую биологическую информацию и имеют высокую прогностическую (предсказательную) ценность. Иначе говоря, зная положение объекта в системе, возможно еще до их изучения предсказать некоторые его вероятные свойства и особенности.

Первые естественные системы появились в конце XVIII в. (система А. Жюссье), но в отличие от искусственных продолжают создаваться и используются, хотя и уступили первенство генеалогическим. В последние десятилетия для ряда групп созданы естественные системы на основе возможностей вычислительной техники. С ее помощью удается учесть и проанализировать огромную информацию, касающуюся самых разных особенностей фенотипа организмов. Поэтому современные естественные системы принято называть фенетическими. Принцип родства организмов в таких системах обычно игнорируется.

Генеалогические системы появились в конце XIX в. Их создание предопределила победа эволюционной теории. Генеалогические системы призваны помимо сходства и различий отражать филогению, т. е. историческое родство организмов. Существуют два варианта генеалогических систем. Более обычны системы,

которые отражают главным образом конечные результаты эволюционного процесса. Их следует называть эволюционными. К таким системам относится большинство предлагавшихся в конце XIX и XX вв. систем цветковых растений (системы А. Энглера, Р. Веттштейна, Дж. Хатчинсона, А. Л. Тахтаджяна и т. д.).

Начиная с 50-х годов нашего столетия в зоологии и позднее в ботанике появились системы, авторы которых стремились с помощью особых методов (кладистика) выяснить вероятную последовательность филогенеза, т. е. процесса возникновения таксонов в ходе эволюции. В предлагаемых системах они пытались отразить процесс филогенеза, уделяя главное внимание не сходству и различиям, а родству таксонов. Системы подобного рода получили название *филогенетических*.

ТАКСОНОМИЧЕСКИЕ КАТЕГОРИИ И ТАКСОНЫ, БИНАРНАЯ НОМЕНКЛАТУРА

Таксономические (систематические) категории и таксоны — важнейшие понятия систематики. Под таксономическими категориями подразумевают определенные ранги или уровни в иерархической классификации, полученные в результате последовательного подразделения абстрактного множества на подмножества. Делается это аналогично расчленению множества цифр на классы единиц, десятков, сотен и т. д.

Согласно правилам ботанической номенклатуры основными таксономическими категориями считаются: вид (species), род (genus), семейство (familia), порядок (ordo), класс (classis), отдел (divisio), царство (regnum). При необходимости могут использоваться и промежуточные таксономические категории, например подвид (subspecies), подрод (subgenus), подсемейство (subfamilia), надпорядок (superordo), надцарство (superregnum).

В отличие от абстрактных таксономических категорий таксоны конкретны. *Таксонами* принято называть реально существующие или существовавшие группы организмов, которые в процессе классификации отнесены к определенным таксономическим категориям. Например, ранги рода или вида являются таксономическими категориями, а род крапива *(Urtica)* и вид крапива двудомная *(Urtica dioica)* — два конкретных таксона. Первый таксон охватывает все существующие виды рода крапива, второй — все особи, относимые к виду крапива двудомная.

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

Униноминальные названия обычно имеют определенные окончания, позволяющие установить, к какой таксономической категории относится данный таксон. Для семейств растений принято окончание aceae, для порядков — ales, для подклассов — idae, для классов — psida, для отделов — phyta. В основу стандартного униноминального названия кладется название какого-либо рода, включаемого в это семейство, порядок, класс и т. д. Например, названия семейства Magnoliaceae порядка Magnoliales подкласса Magnoliidae класса Magnoliopsida и отдела Magnoliophyta происходят от рода Magnolia. Для таксонов высоких категорий (класс, отдел и т. д.) допускается употребление давно установившихся названий, не имеющих перечисленных выше окончаний. В частности, классы покрытосеменных растений — двудольные — Magnoliopsida и однодольные Liliopsida — могут называться Dicotyledones и Monocotyledones, а покрытосеменные — Magnoliophyta, или Angiospermae.

«Кодексом международной ботанической номенклатуры» для ряда семейств допускается использование на равных основаниях альтернативных (т. е. с правом

Таксономические категории и таксоны (на примере картофеля)

Таксономические категории	*Таксоны*
Царство	Растения (Plantae)
Отдел	Покрытосеменные (Magnoliophyta, или Angiospermae)
Класс	Двудольные (Dicotyledones, или Magnoliopsida)
Подкласс	Ламииды (Lamiidae)
Порядок	Пасленовые (Solanales)
Семейство	Пасленовые (Solanaceae)
Род	Паслен *(Solanum)*
Вид	Паслен клубненосный, или картофель (*Solanum tuberosum* L.)

выбора) названий, давно закрепившихся в научной литературе. В частности, семейство пальмы можно с равным правом назвать либо Arecaceae (от *Areca*), либо Palmae; крестоцветные – Brassicaceae (от *Brassica*) либо Cruciferae; бобовые – Leguminosae либо Fabaceae (от *Faba*); злаки – Poaceae (от *Poa*) или Gramineae; сложноцветные – Asteraceae (от *Aster*) или Compositae; губоцветные – Lamiaceae (от *Lamium*) или Labiatae; зонтичные – Umbelliferae или Apiceae (от *Apium*). Строгих и общепринятых правил, регламентирующих русские названия видов и таксонов более высокого ранга, не существует.

Ученый, впервые описавший таксон, является его автором. Фамилия автора помещается после латинского названия таксона обычно в сокращенной форме. Например, буква L. указывает на авторство Линнея (Linneus), DC. – Декандолля (De Candolle), Bge. – Бунге (Bunge), Kom. – В. Л. Комарова и т. д. В научных работах указание авторства таксонов считается обязательным, в учебниках и популярных изданиях их нередко опускают.

МЕТОДЫ СИСТЕМАТИКИ РАСТЕНИЙ

Методы современной систематики определяются ее задачами. Одна из существеннейших задач систематики – выяснение сходства и различий между таксонами. Поэтому большинство используемых методов направлено на решение этой проблемы. Параллельно, устанавливая сходство и различия, уточняются и вопросы филогении, т. е. родства организмов.

Прямое познание филогении связано с непосредственным изучением строения геномов либо с изучением ископаемых остатков. Начиная с 60-х годов геномы исследуют с помощью методов молекулярной биологии, что получило название геносистематики или ДНК систематики. Возможности геносистематики ограничены пока технической сложностью и трудоемкостью исследований. Методы геносистематики пока используются для выяснения филогении таксонов высокого ранга.

Проблемы филогении чаще всего связаны с анализом данных, полученных при сравнительном изучении фенотипа живых организмов теми же методами, которые применяются для установления сходства и различия между таксонами. Полученные таким образом результаты интерпретируются на основе определенных принципов или критериев в зависимости от типа системы, которую автор стремится создать.

Наиболее сложной проблемой при оценке данных, полученных в процессе изучения сходства и различий, считается явление конвергенции. Одна из задач, стоящих перед систематиком при анализе таксонов, заключается в том, чтобы установить, отражает ли выявленное сходство действительную близость таксонов или это результат конвергенции признаков. «Ужас конвергенции» (выражение Ч. Дарвина) вынуждает систематиков использовать самые разнообразные методы, дополняющие и корректирующие друг друга.

Фенотипически таксоны различаются между собой по морфологическим, анатомическим, эмбриологическим, биохимическим и прочим особенностям. Для выявления этих различий могут использоваться методы соответствующих разделов ботаники и биохимии с одним непременным условием: изучение обязательно проводится в сравнительном плане, путем параллельного исследования анализируемых таксонов в тех же направлениях. Поэтому сами методы получили в систематике названия сравнительно-морфологического, сравнительно-анатомического и т. д.

Исследование всех организмов, объединяемых в тот или иной таксон, практически невозможно, вследствие чего всегда ограничи-

ваются изучением какой-либо выборки, представляющей часть таксона. Объем такой выборки в существенной степени влияет на достоверность полученных результатов.

Сравнительно-морфологический метод в систематике ровесник ей по возрасту. До изобретения в XVI в. микроскопа этот метод был единственным. С его помощью изучается макроструктура организмов. Исследования осуществляются путем наблюдений (невооруженный глаз, лупа) и измерений. В первоначальном виде метод ныне используется либо при изучении таксонов высокого ранга (выше ранга рода), либо при изучении малодоступных растений (ранг вида), известных по незначительной выборке. Метод технически легок, общедоступен и может использоваться как для исследования современных, так и ископаемых растений. Сравнительно-морфологический метод был основным при построении искусственных и большинства естественных систем. Генеалогические системы также в значительной мере базируются на этом методе, хотя для установления родства использование одного сравнительно-морфологического метода обычно недостаточно.

Сравнительно-анатомический метод позволяет исследовать микроструктуру растений. Распространение этого метода в систематике началось с конца XIX в. и связано с именами немецких ботаников Л. Радлькофера и Г. Золередера. Основным инструментом исследования долгое время оставался световой микроскоп, но с 60-х годов нашего века стал широко применяться сканирующий микроскоп. Электронный микроскоп в систематике высших растений применяется редко, но успешно используется в систематике прокариот и микроорганизмов из споровых растений и царства грибов. Сравнительно-анатомический метод иногда позволяет выявить конвергентное сходство макроструктур и явление редукции отдельных органов. Данные сравнительно-анатомического метода обычно применяют при построения современных фенетических и эволюционных систем.

Сравнительно-эмбриологический метод получил развитие начиная с середины XIX в., когда немецкий ботаник В. Гофмейстер, изучая семенные и споровые растения, установил генетическую связь всех высших растений. Метод основан на сравнении процессов спорогенеза и гаметогенеза у разных организмов.

Ценные материалы для познания эволюционного положения организмов дает палинологический метод. В середине XX в. для его успешного применения в систематике много сделал датский ученый Г. Эрдтман. Изучение строения пыльцевых зерен позволяет существенно дополнить данные, полученные прочими методами.

Кариологический метод (изучение структуры и числа хромосом) весьма важен при анализе систематического положения таксонов невысокого ранга (виды одного рода, подвиды, разновидности). Этот метод позволяет хорошо изучить структуру вида.

Эколого-генетический метод тесно связан с опытами по культуре растений. Одним из первых экспериментаторов в систематике растений был французский ученый А. Жордан (XIX в.). Экспериментальное изучение растений в культуре позволяет выявить их внутривидовую структуру и генофонд вида, что особенно важно для хозяйственно полезных растений.

Географический метод берет начало от работ крупнейших ботаников и ботанико-географов прошлого века – А. Гумбольдта, А. Гризебаха, О. и А. Декандоллей. Метод связан с изучением картины распространения растений на Земле. Свое дальнейшее развитие он получил в конце XIX – начале XX в. в форме морфолого-географического метода. Одним из основоположников этого метода был А. Кернер, автор известной книги «Жизнь растений». В России географо-морфологический метод получил развитие в работах С. И. Коржинского (который ввел морфолого-географическое понятие «расы» у растений) и В. Л. Комарова. В. Л. Комаровым был предложен особый вариант морфолого-географического метода – метод видовых рядов. Концепция видовых рядов широко использовалась при создании «Флоры СССР» (1934–1964).

С начала XX в. в систематике стали использоваться данные сравнительно изучения химического состава растений. Особо важны работы, выполненные в 60–80-х годах, когда для физико-химического анализа природных соединений, содержащихся в растениях, стали использовать высокоразрешающие приборы. Весь комплекс методов ныне известен под именем хемосистематики, или хемотаксономии. В хемосистематике существует два основных направления. Одно из них связано с изучением высокомолекулярных первичных метаболитов, главным образом белков, второе – с изучением низкомолекулярных вторичных метаболитов – флавоноидов, алкалоидов, терпеноидов и т. д. Данные хемосистематики сейчас используют наравне с данными, полученными с помощью прочих методов.

Подобно геносистематике, палеонтологический или, применительно к растениям, палеоботанический метод, позволяет устанавливать родство таксонов непосредственно. На основе изучения ископаемых остатков теоретически можно документально воссоздать историю

растительных династий, вскрыть связи между таксонами и датировать этапы филогенеза. Главнейший недостаток палеонтологического метода – неполнота палеонтологической летописи. Это особенно относится к растениям, которые, не имея твердого скелета, сохраняются в отложениях значительно хуже, чем животные. Наиболее широко палеоботанические данные используются при создании системы для таксонов высокого ранга (классов, отделов).

Данные, касающиеся сходства и различий между таксонами, могут быть получены различными методами. Однако при построении на их основе биологических систем они должны быть соответствующим образом интерпретированы. В современных фенетических системах это делается с помощью методов, заимствованных из математики, но приспособленных для анализа биологических объектов. Такой подход получил название нумерической систематики.

В эволюционных системах оценка данных, полученных различными методами, осуществляется на основе положений эволюционной теории. В частности, широко используют понятия архаичности и продвинутости того или иного признака, принцип гетеробатмии, т. е. разноступенчатости в эволюции различных признаков, установленный в 1954 г. А. Л. Тахтаджяном. Важны также правило Л. Долло о необратимости эволюции и «закон неспециализированного» Э. Копа, согласно которому новая, более совершенная группа берет начало не от поздних и специализированных таксонов, а от самых древних и примитивных. Существуют и другие принципы и правила.

В современных фенетических системах выявленное сходство чаще всего отражают графически – методом дендритов или с помощью дендрограмм.

Родственные взаимоотношения таксонов в эволюционных и филогенетических системах могут быть охарактеризованы словесно, могут быть в той или иной степени отражены в последовательности их расположения в системе или, наконец, изображены в виде различного типа филогенетических древ, или филем (рис. 150).

ОБЪЕКТЫ ИССЛЕДОВАНИЯ

Материалом для работы систематиков служат живые растения, наблюдаемые непосредственно в природе, а также растения, выращенные в открытом грунте, оранжерее или лаборатории. Изучению подлежат либо живые растения, либо растения или их части, фиксированные тем или иным образом. Для анатомических, эмбриологических, палинологических и генетических исследований необходимые образцы фиксируются с помощью химических фиксаторов.

Простейшим способом фиксации является гербаризация. Гербаризация была изобретена в середине XVI в. итальянцем Лукой Гини и с тех пор гербарий[1] стал главным объектом изучения систематика. *Гербарий* – это высушенный образец растения или его части, наклеенный на лист плотной бумаги или картона определенного формата. Собирают гербарий обычно во время ботанических экскурсий или экспедиций.

Гербариями называют также учреждения, где хранятся засушенные образцы растений и грибов. Подобные хранилища имеются во всех развитых странах, в том числе и в СССР. Сейчас в мире функционирует около 1600 крупных научных гербариев и общий объем хранящихся в них гербарных образцов оценивается в 220–225 млн. Крупнейшие гербарии мира – ленинградский, парижский и лондонский (г. Кью близ Лондона) – располагают каждый по 5–6 млн. гербарных образцов.

ОСНОВЫ ЭВОЛЮЦИОННОГО УЧЕНИЯ

Эволюционное учение изучает общие закономерности и движущие силы исторического развития жизни. Честь создания эволюционного учения принадлежит Чарльзу Дарвину (1809–1882). Оно было изложено в его книге «Происхождение видов», появившейся в 1859 г., и занимает центральное место в огромном многообразном здании современной биологии, являясь ее методологической основой. Основой дарвинизма по праву считается теория биологической эволюции. Биологическая эволюция – необратимое историческое развитие живого. Механизмы биологической эволюции весьма сложны и сопровождаются изменением генетического состава популяции, формированием адаптаций, образованием видов (микроэволюция) и таксонов более высокого ранга (макроэволюция), преобразованиями биогеоценозов и биосферы в целом. Главнейшая заслуга Ч. Дарвина состоит в том, что он объяснил процесс развития и становления видов путем естественного отбора, т. е. вскрыл основной механизм эволюции, не известный или не понятный его предше-

[1] Слово гербарий (herbarium) в средние века означало книгу, посвященную растениям (в старинной русской литературе – «травник»).

ственникам. Именно это превратило эволюционное учение в теорию. Современная синтетическая теория эволюции сформировалась в 40-х годах нашего века благодаря усилиям многих ученых разных стран. Ныне это господствующая теория биологии[1].

ГЛАВНЕЙШИЕ ПОЛОЖЕНИЯ СИНТЕТИЧЕСКОЙ ТЕОРИИ ЭВОЛЮЦИИ

Существеннейшая часть эволюционного учения — учение о микроэволюции и ее механизмах. Микроэволюция — это совокупность эволюционных процессов в популяциях вида, приводящих к изменению генофонда этих популяций. Конечным «итогом» микроэволюции является возникновение новых видов.

Материалом микроэволюции могут быть любые генотипически различные особи и группы особей. Различия определяются изменчивостью, которая представляет собой неотъемлемое свойство живой природы. Первопричинами изменчивости считаются спонтанный мутационный процесс и ошибки при копировании генетического кода. Пределы изменений не случайны, а определяются *генотипом,* т. е. совокупностью всех наследственных факторов данной клетки или организма. Вся наблюдаемая изменчивость какого-либо признака или свойства в пределах нормы реакции получила название *фенотипической. Фенотип* — это совокупность всех внутренних и внешних структур и функций данной особи, развивающихся как один из возможных вариантов реализации нормы реакции в определенных условиях. В пределах фенотипической изменчивости принято выделять генетически обусловленные изменения — *мутации* и изменения, вызванные внешними условиями, — *модификации.* Считается, что модификации не играют существенной роли в эволюционном процессе, тогда как мутации, т. е. наследственные изменения отдельных особей, дают материал для эволюционного процесса.

Мутации могут быть генными, хромосомными и геномными.

Генные мутации связаны с изменением молекулярной структуры отдельных генов. *Хромосомные мутации* проявляются лишь в структурных изменениях хромосом. Как и генные мутации, они могут быть либо спонтанными, т. е. случайными, либо вызываться внешними агентами (мутагенами среды или специально используемыми человеком мутагенами). *Геномные мутации* связаны с изменением числа хромосом. Мутации могут рассматриваться в качестве элементарного исходного эволюционного материала.

Каким бы разнообразным ни был элементарный эволюционный материал, он сам по себе не может обеспечить эволюционный процесс. Мутировавшие особи должны попадать под действие факторов эволюции, и все последующие события микроэволюции должны осуществляться среди определенных совокупностей особей. Такими совокупностями оказываются популяции. Все виды живых организмов в природе реально представлены популяциями. Наблюдения в природе показывают, что особи любого вида животных, растений и грибов распределены в пределах видового ареала неравномерно и плотность населения каждого вида всегда варьирует. Участки с относительно высокой численностью (плотностью) особей данного вида чередуются с участками низкой численности. Такие «центры плотности» населения вида и являются популяциями.

Популяция — это совокупность особей одного вида, обладающая общим генофондом и занимающая определенную территорию. Согласно синтетической теории эволюции популяции представляют собой элементарную эволюционную структуру.

Каждая популяция насчитывает от нескольких десятков до сотен и тысяч и миллионов особей. Размеры популяций подвержены постоянным колебаниям как по количеству особей, так и по характеру распределения в пространстве. Природные популяции гетерогенны, т. е. насыщены разнообразными мутациями. Стойкое изменение генотипического со-

[1] В настоящее время существуют и иные эволюционные теории. По мнению ряда специалистов, возникла необходимость в пересмотре ряда положений синтетической теории эволюции.

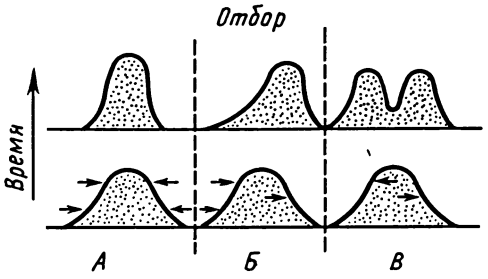


Рис. 82. Схема действия стабилизирующего (*А*), движущего (*Б*) и дизруптивного (*В*) отборов

става популяции — элементарное эволюционное явление. Элементарное эволюционное явление — еще не эволюционный процесс, однако без изменения генотипического состава популяции невозможен эволюционный процесс любого масштаба. Стойкое изменение генотипического состава в популяции связано с действием элементарных факторов эволюции.

Общее число эволюционных факторов очень велико, но может быть сведено к нескольким основным: мутационному процессу, популяционным волнам, т. е. колебаниям числа особей в популяции, изоляции и естественному отбору.

Значение этих факторов в процессе эволюции различно: мутационный процесс и популяционные волны поставляют элементарный эволюционный материал, а изоляция усиливает генетические различия между популяциями. Даже совместное действие трех элементарных факторов не обеспечивает направленный ход эволюционного процесса. Направляет его лишь движущая сила эволюции — естественный отбор. Принцип естественного отбора — важнейшая часть эволюционного учения. Это фундаментальное положение, впервые высказанное и обоснованное Ч. Дарвином, до сих пор полностью сохранило свое значение.

Ч. Дарвин определил естественный отбор как результат борьбы за существование, выражающийся в переживании наиболее приспособленных. В синтетической теории эволюции под естественным отбором понимают сохранение определенных генотипов и их избирательное воспроизведение.

Под отбор могут попасть либо отдельные особи, являющиеся элементарными объектами отбора, либо группы особей. Соответственно этому различают индивидуальный и групповой отбор. *Индивидуальный отбор* сводится к выборочному размножению отдельных особей, обладающих преимуществами в борьбе за существование в пределах популяции. Этот отбор основан на соревновании особей внутри популяции. При *групповом отборе* в эволюции закрепляются признаки, благоприятные для группы. Первично естественный отбор всегда действует в пределах популяции, которая таким образом представляет поле действия отбора.

В процессе отбора осуществляется отбор генотипов, но непосредственной «точкой» его приложения будет фенотип. Эта особенность показывает важность фенотипа и фенотипической изменчивости в эволюции. Принципиально отбор изменяет организацию того или иного вида лишь на пользу этому виду. Разнообразные опыты показали реальность существования отбора как процесса выборочного (дифференциального) истребления в пределах популяции носителей одних генотипов, одновременно приводящего к более интенсивному избирательному размножению других генотипов. Кроме того, доказана и ведущая роль отбора в возникновении новых признаков.

Эффективность и скорость действия естественного отбора зависят от ряда факторов: условий существования, конкретных признаков и от величины давления отбора. Существует ряд положений и формул, позволяющих рассчитать скорость эволюционного процесса в зависимости от эффективности отбора.

Известно довольно много различных форм естественного отбора, но основными принято считать три: стабилизирующий, движущий и дизруптивный.

Стабилизирующий отбор направлен на поддержание и повышение устойчивости в популяции среднего, ранее сложившегося значения признака или свойства. Эта форма отбора как бы сохраняет и усиливает установившуюся характеристику признака, устраняя от размножения все особи, фенотипически заметно уклоняющиеся в ту или иную сторону от сложившейся нормы. Устойчивость размеров

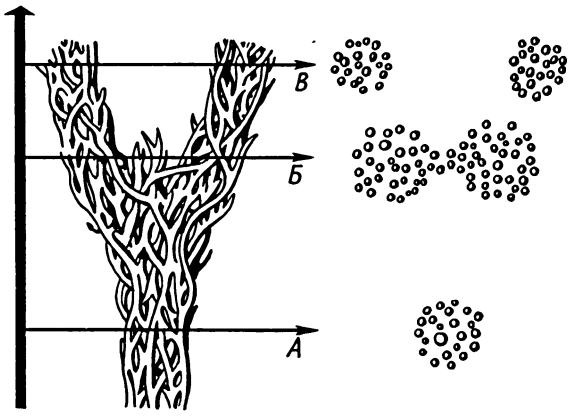


Рис. 83. Схема видообразования путем дивергенции

Каждая отдельная веточка представляет популяцию. *А* — уровень исходного единого вида; *Б* — момент незавершенного разделения видов; *В* — два новых вида

цветков у энтомофильных растений обусловлена прежде всего стабилизирующим отбором, осуществляющимся в процессе сопряженной эволюции растений и их опылителей — насекомых. Только растения с цветками, соответствующими по величине «стандартным», выработанным в течение миллионов лет совместной эволюции с насекомыми, могут оставить потомство. Биохимическое единство живого — также, по-видимому, результат стабилизирующей формы отбора. Стабилизирующий отбор оберегает виды от существенных изменений при постоянстве условий среды. В этом проявляется консервативная роль естественного отбора.

При *движущей форме отбора* признак или свойство отклоняются от средних значений как в сторону усиления, так и ослабления. Эта форма — наиболее творческая среди прочих видов естественного отбора (рис. 82).

Дизруптивный отбор осуществляется тогда, когда ни одна из групп генотипов не получает абсолютных преимуществ в борьбе за существование из-за разнообразия условий, одновременно встречающихся на территории, где обосновалась популяция. В этом случае отбираются крайние признаки, соответствующие крайним условиям местообитания, и выпадают особи, обладающие средними промежуточными значениями признаков, по которым ведется отбор. Популяция как бы «разрывается» дизруптивным отбором на две или большее число групп.

В конечном итоге естественный отбор формирует признаки и свойства, которые, закрепляясь действием того же отбора, оказываются адаптивными (приспособленными) к данной среде. Иначе говоря, основной результат действия естественного отбора в плане совершенствования фенотипа — возникновение *адаптаций*. Под адаптацией понимается гармония отдельных организмов, популяции, видов со средой обитания. Любая популяция или вид, длительно обитающие в том или ином месте, должны быть более или менее адаптированы к условиям среды данного местообитания.

Ход микроэволюционных процессов в популяциях приводит к особому качественному этапу эволюции живого — возникновению новых видов. Процесс возникновения видов в результате микроэволюции известен как *видообразование* (рис. 83).

ВИД — ОСНОВНОЙ ЭТАП ЭВОЛЮЦИОННОГО ПРОЦЕССА

Проблема вида в биологии считается одной из сложнейших. Понятие вида закрепилось в биологии после работ Д. Рея (конец XVII в.) и особенно К. Линнея (середина XVIII в.). Современные представления о виде сложились лишь в 20-е годы XX в. благодаря работам генетиков школы Н. И. Вавилова в СССР и Дж.

Клаузена в США. Вид оказался сложной генетической системой, имеющей, однако, общий генофонд, защищенный от проникновения генов других видов барьером биологической изоляции.

Строгое общепринятое определение вида до сих пор не разработано.

Обычно под биологическим видом понимают совокупность популяций особей, способных к скрещиванию с образованием плодовитого потомства, населяющих определенный ареал, обладающих рядом морфофизиологических признаков и типов взаимоотношений с абиотической и биотической средой и отделенных от других таких же совокупностей особей полным отсутствием гибридных форм. Таким образом, вид — это «совокупность единокровных».

Различают виды *аллопатрические*, имеющие разные неперекрывающиеся ареалы, и *симпатрические*, ареалы которых в большей или меньшей степени совпадают.

Биологический вид — основная структурная единица в системе живых организмов, особый качественный этап их эволюции. Вследствие этого вид представляет собой основную таксономическую категорию в систематике.

С биологическим видом чаще всего совпадает так называемый политипический вид систематиков, состоящий из ряда подвидов. Установление границ политипического вида — весьма сложная задача. Поэтому систематики нередко придерживаются практически довольно удобной монотипической концепции, согласно которой видом считается морфологически хорошо отличающаяся раса, имеющая самостоятельный, изолированный от прочих ареал.

Под действием естественного отбора видообразование может осуществляться различными путями. Весьма обычна *дивергенция*, т. е. разветвление предкового вида на два или несколько новых (см. рис. 83). Возможно и постепенное превращение одного вида в другой без увеличения их числа (филетическое видообразование).

МАКРОЭВОЛЮЦИЯ И ФИЛОГЕНЕЗ

Эволюционные процессы, осуществляющиеся на надвидовом уровне, получили название *макроэволюции*. В результате макроэволюции образуются таксоны выше ранга вида. Считается, что макроэволюция в целом определяется микроэволюционными процессами. Макроэволюция реализуется в филогенезе, т. е. в процессе исторического развития таксонов выше ранга вида. Филогенез осуществляется в различных формах: филетической эволюции, дивергенции и параллелизма. В результате *филетической эволюции* один исходный таксон, постепенно изменяясь, превращается в другой.

При *дивергенции* предковый таксон разделяется на два или несколько таксонов — потомков. Начальные стадии дивергенции можно наблюдать на внутривидовом уровне, на примере возникновения в отдельных частях вида различий по каким-либо признакам. Близкие виды образуют род. Большинство видов внутри рода, так же как и родов в пределах семейства, возникает дивергентно. Разные роды в процессе дивергенции могут дать начало новому семейству.

Параллелизм — это процесс филетического развития в сходном направлении двух или нескольких генетически близких таксонов. Довольно часто в качестве одной из форм филогенеза называют конвергенцию. Однако конвергентно может возникать только морфофизиологическое сходство по отдельным или нескольким признакам. Образование одного таксона из двух различных, по-видимому, невозможно.

Изучение особенностей развития отдельных стволов филогенетического древа позволило установить два главных типа стратегии макроэволюции. Один тип стратегии получил название *аллогенеза* (от греч. «алло» — разный, другой), другой — *арогенеза* (от греч. «аро» — поднимать). Аллогенез представляет такой тип эволюции, при которой все филетические (родственные) линии развития характеризуются адаптациями одного и того же уровня *(идиоадаптации)*. Это ставит все группы организмов в примерно равные отношения со средой, в силу чего они длительное время существуют в одной адаптивной зоне, т. е. в той зоне жизни, к которой они все более или менее одинаково приспособлены. Примером аллогенеза могут служить многочисленные таксоны покрытосеменных.

Помимо обычных идиоадаптаций, в отдельных линиях развития относительно редко появляются принципиально новые, иного масштаба адаптации, называемые *ароморфозами*. Ароморфозы позволяют группе вступать на путь арогенеза с выходом в другую адаптивную зону. Пример ароморфозов — возникновение органов и тканей у высших растений, особенно покровной и проводящей, позволивших им переселиться на сушу и завоевать ее.

НАДЦАРСТВО ДОЯДЕРНЫЕ ОРГАНИЗМЫ – PROCARYOTA

Глава VII

ЦАРСТВО ДРОБЯНКИ – MYCHOTA

В надцарство *доядерные*, или *прокариоты* – Procaryota (от лат. «про» – перед, раньше и греч. «карион» – ядро), объединяются исключительно микроскопические организмы, клетки которых не имеют ограниченного мембраной ядра. Все они относятся к одному царству *дробянок* (Mychota).

Название Mychota происходит от греч. слова «михи», означающего однородные комочки хроматина, не способные к митозу. Прокариоты – одноклеточные или колониальные организмы. Лишь наиболее сложные формы образуют нитчатые многоклеточные слоевища или мицелии с «плодовыми телами». Аналогом ядра у прокариот является структура, состоящая из ДНК, белков и РНК, получившая название генофора. Генетическая система прокариот закреплена на клеточной мембране и соответствует примитивной хромосоме. При удвоении генофора его две копии расходятся, увлекаемые растущей клеточной мембраной. Митоз и мейоз у прокариот отсутствуют. В отличие от эукариот половой процесс у прокариот не известен, поэтому так называемые виды прокариот не сопоставимы с видами эукариот, поскольку у первых отсутствует критерий скрещиваемости. Размножаются прокариоты делением клеток надвое, путем образования поперечной перегородки. Этому предшествует удвоение (репликация) нити ДНК генофора. Иногда среди бактерий встречаются почкующиеся формы, которые размножаются не делением на две одинаковые клетки, а формированием дочерней клетки (почки) меньшего размера, чем материнская. Прокариоты лишены хлоропластов, митохондрий, аппарата Гольджи, центриолей, имеющихся у эукариот. Клетки многих прокариот снабжены жгутиками, характеризующимися простым строением и состоящими из белка флагеллина. Рибосомы прокариот отличаются от рибосом эукариот по особенностям белков и меньшими размерами. У большинства прокариот клеточная стенка содержит особый гликопептид муреин в отличие от растений и грибов, для которых характерны собственно целлюлоза и хитин. Сами прокариотические клетки на порядок мельче эукариотических и обычно их размеры не превышают 10 мкм. Развитие прокариот по сравнению с эукариотами значительно проще.

У клеток прокариот отсутствует внутриклеточное движение, в частности циклоз. Нет фагоцитоза (т. е. захвата твердых частиц) и пиноцитоза (захвата и поглощения жидкости), свойственных клеткам грибов и животных. Подвижные формы передвигаются главным образом с помощью жгутиков особым образом – путем скольжения.

Прокариоты резко отличаются от эукариот особенностями метаболизма. Окислительные процессы у многих из них ограничены разнообразными типами брожения. Процессы дыхания с участием митохондрий, характерные для эукариот, неизвестны. Фотосинтез, если он есть, связан с клеточными мембранами, а не с пластидами.

Часть прокариот способна образовывать внутри клетки так называемые *эндоспоры*. Они способствуют переживанию неблагоприятных условий внешней среды, но не предназначены для размножения. Подобного типа споры у эукариот неизвестны. Многие прокариоты способны к фиксации атмосферного азота, не известной у эукариот. Ряд прокариот не способен существовать в атмосфере, содержащей кислород, т. е. является анаэробами. Кислород для строгих (облигатных) анаэробов – яд.

Прокариоты, по-видимому, первые организмы, появившиеся на Земле. Древнейшие остатки прокариот обнаружены в докембрийских отложениях Южной Африки возрастом примерно 3,2–3,3

млрд. лет. Однако найденные остатки органического углерода, свидетельствующие о существовании каких-то древних форм живого, известны и из более древних отложений. Как возникли прокариоты, пока не ясно. Допускается существование предковых клеточных организмов — предшественников прокариот, получивших название прогенотов или эобионтов (от греч. «эос» — заря), но об их природе ничего достоверно неизвестно. Роль отдельных групп прокариот в создании биосфер древнейших геологических эпох огромна. Наблюдения над современными осадочными породами показывают, что бактериальная активность приводит к накоплению карбонатов, железных руд, сульфидов, кремней, фосфоритов, бокситов. Сейчас бактерии ежесуточно перерабатывают примерно 5 млн. т сульфатов, производя около 1,5 млн. т сероводорода. Изменения состава атмосферы и появление в ней значительных количеств свободного кислорода зависят от фотосинтетической активности цианобактерий. С бактериальной активностью нередко связывают процессы накопления горючих ископаемых — угля и нефти.

Прямой связи между прокариотами и эукариотами пока не обнаружено, хотя многие ученые допускают, что эукариотическая клетка возникла в результате последовательного усложнения прокариотической. Существует и иной взгляд, согласно которому эукариоты произошли путем нескольких последовательных эндосимбиозов различного типа прокариотических клеток (см. рис. 2). Известны различные системы прокариот.

Царство дробянок подразделено на три подцарства: архебактерии, настоящие бактерии и оксифотобактерии.

ПОДЦАРСТВО АРХЕБАКТЕРИИ ARCHAEOBACTERIA, ИЛИ ARCHAEOBACTERIOBIONTA

Некоторые представители этого подцарства были известны давно, но часть из них, обладающая некоторыми поразительными биологическими особенностями, например огромной термоустойчивостью, была открыта сравнительно недавно.

Название «архебактерии» происходит от греческого «архайос» — древнейший. Возможно, что это древнейшие из ныне живущих прокариот, а следовательно, любых живых организмов.

Архебактерии, сохраняя общие черты строения прокариот, резко отличаются по ряду физиологических и биохимических свойств от настоящих бактерий. Клеточная стенка архебактерий содержит не гликопептид муреин, а различные кислые полисахариды. Архебактерии существенно отличаются от всех прочих организмов по составу и последовательности нуклеотидов в рибосомных и транспортных РНК. Всего известно свыше 40 видов архебактерий, разнообразных по типу обмена веществ, физиологическим и экологическим особенностям. Среди архебактерий встречаются аэробы и анаэробы, хемогетеротрофы и хемоавтотрофы, нейтрофилы, т. е. организмы, предпочитающие нейтральную среду, и ацидофилы (размножающиеся только в кислой среде).

Среди архебактерий наиболее известны метанобразующие бактерии. Им свойствен энергетический процесс, в результате которого образуется метан. Эти архебактерии восстанавливают диоксид углерода до метана молекулярным водородом. Весь метан биогенного происхождения на Земле образуется только этой группой прокариот (ежегодно $5-10 \cdot 10^8$ т). Обитают метанобразующие архебактерии в строго анаэробных условиях: в затопляемых почвах, болотах, иле водоемов, очистных сооружениях, рубце жвачных. Возможно их применение для получения биогаза из различных органических отходов. Получение биогаза в специальных углубленных в землю сооружениях широко практикуется в Китае.

К архебактериям относятся некоторые сероокисляющие и серовосстанавливающие бактерии. Образование месторождений серы связано с их деятельностью.

ПОДЦАРСТВО НАСТОЯЩИЕ БАКТЕРИИ — BACTERIA, ИЛИ BACTERIOBIONTA

Название таксона происходит от греческого «бактерион» — палочка. Настоящие бактерии включают два отдела. Это очень древние организмы, появившиеся, по-видимому, свыше 3 млрд. лет назад. Как и прочие прокариоты, бактерии — микроскопически малые организмы, но их скопления (колонии) нередко видимы невооруженным глазом. По форме и особенностям объединения клеток различают несколько морфологических групп

настоящих бактерий: *кокки,* имеющие шарообразную форму; *диплококки,* состоящие из попарно сближенных кокков; *стрептококки,* образованные кокками, сближенными в виде цепочки; *сарцины* — кокки, имеющие вид плотных пачек; *стафилококки* — скопления кокков в виде виноградной грозди; *бациллы,* или палочки,— вытянутые по форме клеток бактерии; *вибрионы* — дугообразно изогнутые бактерии; *спириллы* — бактерии с вытянутой штопорообразно извитой формой и т. д. (рис. 84). На поверхности клеток бактерий часто заметны разного рода жгутики и ворсинки (фимбрии). Основание жгутика прикреплено к специальной мембране. С помощью жгутиков и ворсинок бактерии передвигаются путем скольжения. Некоторые бактерии перемещаются, выбрасывая слизь. Клеточная стенка бактерий обычно достаточно прочна. Основным структурным ее компонентом является муреин. С помощью способа окраски некоторыми анилиновыми красителями, впервые предложенного в 1884 г. К. Грамом, все настоящие бактерии могут быть разделены на два отдела — *грамположительных* и *грамотрицательных бактерий.* Особенности структуры и химизма клеточной стенки у представителей разных отделов неодинаковы.

Клеточная стенка многих бактерий сверху окружена слоем слизи, образующим полисахаридную капсулу. В цитоплазме бактерий иногда заметны включения запасных питательных веществ. Это может быть крахмал или гликоген, но чаще волютин — вещество, включающее остатки фосфорной кислоты. Бактерии способны образовывать *эндоспоры.*

Физиология бактерий по разнообразию процессов превосходит физиологию прочих организмов. Для получения энергии они используют различные органические и неорганические соединения и солнечный свет. Большинство бактерий гетеротрофны: питаются как сапробионты (т. е. обитатели гниющего органического материала), паразиты или иногда симбионты. Автотрофных бактерий немного. Часть из них способна к хемосинтезу, т. е. усваивает CO_2 за счет окисления неорганических соединений. Этот процесс был открыт в 1887 г. С. Н. Виноградским. Способные к хемосинтезу аэробные бактерии (например, нитрифицирующие) усваивают CO_2 так же, как при фотосинтезе в цикле Кальвина. Хемосинтезирующим бактериям принадлежит исключительно важная роль в круговороте (биогеохимических циклах) химических элементов в биосфере. Многие важнейшие реакции круговорота веществ, например нитрификация, денитрификация, азотфиксация, осуществляются лишь прокариотами. Бактерии играют главнейшую роль в процессах деструкции (разрушения), т. е. являются деструкторами. Немногие бактерии содержат в клетках особый пигмент, родственный хлорофиллу, называемый бактериохлорофиллом. Они способны к фотосинтезу, но без выделения кислорода (анаэробный тип фотосинтеза) поскольку у них отсутствует фотосистема

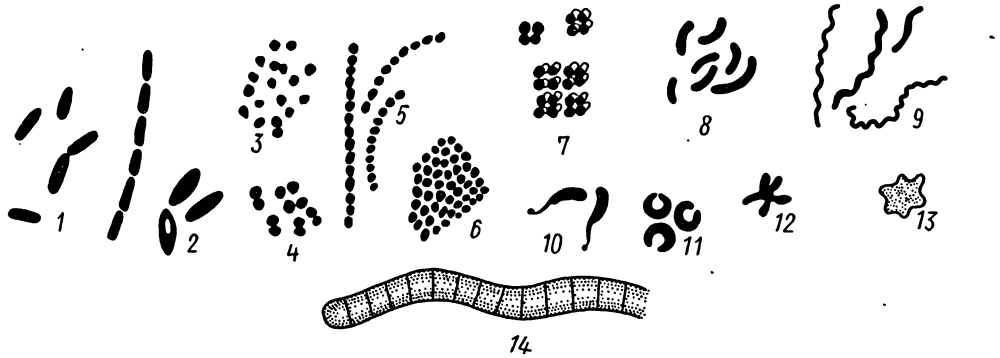


Рис. 84. Морфология бактерий:

1 — палочковидные бактерии, *2* — веретеновидные палочки (*Clostridium*); *3* — кокковидные бактерии, *4* — диплококки, *5* — стрептококки, *6* — стафилококки, *7* — сарцины, *8* — вибрионы, *9* — спириллы, *10* — стебельковые бактерии (*Caulobacter*), *11* — тороиды, *12* — звездообразные бактерии, *13* — шестиугольные клетки, *14* — многоклеточная бактерия

II, чем резко отличаются от цианобактерий. Для ассимиляции CO_2 в качестве доноров электронов фотосинтезирующие бактерии используют сероводород, серу, тиосульфат и т. д.

По отношению к кислороду бактерии делятся на *аэробы* (существующие только в кислородной среде) и *анаэробы* (существующие в бескислородной среде). Кроме того, известны группы бактерий, живущие как в кислородной, так и в бескислородной среде (факультативные анаэробы).

Бактерии приспособились к самым разным условиям обитания и относятся к организмам-космополитам: одни и те же виды можно встретить на всех материках, т. е. почти повсеместно.

Роль бактерий в жизни человека огромна и здесь мы остановимся лишь на нескольких главнейших моментах. Так, получение многих пищевых и технических продуктов невозможно без участия различных бродильных бактерий. Продуктами жизнедеятельности бактерий являются разнообразные молочные продукты: масло, кефир, сыр, кумыс, а также ферменты, спирт, лимонная кислота. Процессы квашения пищевых продуктов тоже связаны с бактериальной активностью. С помощью биотехнологии получают антибиотики, образуемые бактериями в процессе их жизнедеятельности. Используются бактерии и в генной инженерии. Обогащение почв соединениями азота и создание бактериальных удобрений невозможно без участия азотфиксирующих бактерий.

Велика и отрицательная роль бактерий. Различные виды бактерий вызывают порчу пищевых продуктов. Наиболее опасны патогенные бактерии — источник различных инфекционных заболеваний человека и животных. Поражаются бактериями и растения, хотя относительно реже, очевидно, в силу кислой реакции среды растительных тканей.

Среди грамположительных бактерий упомянем бактерии молочнокислого брожения, бациллы столбняка и туберкулезную палочку. К грамположительным организмам ныне относят *актиномицетов* — прокариот, образующих многоклеточный разветвленный мицелий. В этот же класс иногда помещают микоплазмы — прокариоты, лишенные клеточной стенки. К классу грамотрицательных бактерий относятся азотфиксирующие и нитрифицирующие бактерии.

ПОДЦАРСТВО ОКСИФОТОБАКТЕРИИ OXYPHOTOBACTERIA, ИЛИ OXYPHOTOBACTERIOBIONTA

Подцарство объединяет два таксона, рассматриваемые в качестве особых отделов: цианобактерии и хлороксибактерии. Цианобактерии (Cyanobacteria), нередко по старой ботанической традиции называемые синезелеными водорослями, распространены очень широко по всему миру. Считается, что существует около 2000 видов цианобактерий. Это очень древние организмы, возникшие свыше 3 млрд. лет назад. Обильные остатки цианобактерий встречаются в окаменелых строматолитах протерозоя. Предполагается, что изменения в составе атмосферы Архея и обогащение ее кислородом связаны с фотосинтетической активностью цианобактерий.

Клетки цианобактерий, по форме округлые, эллиптические, цилиндрические, бочонковидные или иные, могут оставаться одиночными, объединяться в колонии или образовывать многоклеточные нити. Часто они выделяют слизь в виде толстого чехла, окруженного у некоторых форм плотной оболочкой. У некоторых форм нити ветвятся и местами образуют многорядные слоевища. Нитчатые формы цианобактерий помимо обычных клеток имеют более крупные клетки с утолщенными стенками — *гетероцисты*. Гетероцисты способны фиксировать азот и снабжают азотистыми веществами прочие клетки нити. Жгутиков цианобактерии в отличие от настоящих бактерий никогда не имеют. Размножаются цианобактерии обычно путем деления клетки надвое. Полового процесса нет.

Клетки цианобактерий характеризуются довольно толстыми стенками. Клеточная оболочка содержит некоторое количество целлюлозы, но главным компонентом являются иные полисахариды и пектиновые вещества. Подобно многим

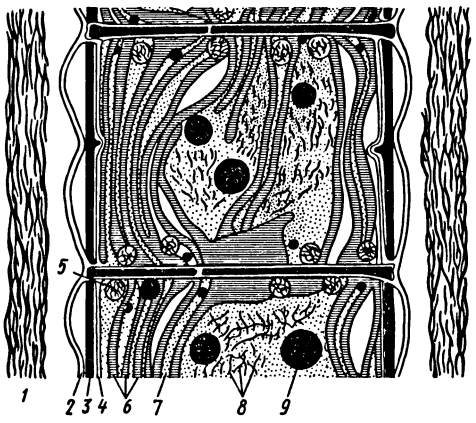


Рис. 85. Схема строения клетки осциллатории (*Oscillatoria*) (по данным электронной микроскопии):

1 – чехол, окруженный слизью, *2* – наружная мембрана, *3* – клеточная оболочка, *4* – внутренняя мембрана, *5* – «митохондрии», *6* – участки протопласта, несущие пигмент, *7* – цитоплазма и рибосомы, *8* – нуклеоид, *9* – запасной продукт – волютин

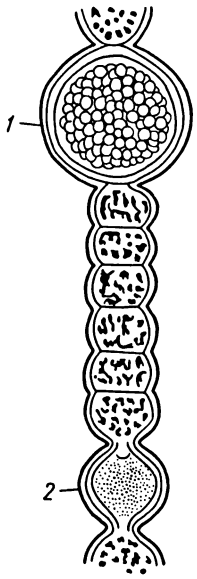


Рис. 86. Анабена (*Anabaena*). Общий вид нити: *1* – спора, *2* – гетероциста

прокариотам, клеточная стенка содержит некоторое количество муреина. Настоящие вакуоли с клеточным соком у цианобактерий редки, но часто встречаются особые газовые «вакуоли», наполненные азотом. Считается, что это приспособление для «парения» в толще воды (рис. 85).

Состав пигментов у цианобактерий резко отличается от состава пигментов других автотрофных организмов. У них найден хлорофилл *a*, несколько каротинов и ксантофиллов, а также фикобилины в виде билипротеинов – особая группа пигментов, известная (кроме цианобактерий) только у багрянок. Пестротой пигментного состава можно объяснить разнообразие окраски клеток цианобактерий. Она варьирует от сине-зеленой до фиолетовой и красноватой или почти черной. Фотосинтезирующий аппарат цианобактерий имеет фотосистемы I и II, поэтому способен к аэробному фотосинтезу с выделением кислорода.

Продукты фотосинтеза могут накапливаться, хотя и в небольших количествах. Чаще всего это гликопротеид, похожий по химическому составу на гликоген. Большинство цианобактерий, будучи автотрофными организмами, способно синтезировать все вещества клетки за счет энергии света. Однако они способны и к смешанному типу питания. Кроме того, цианобактерии могут фиксировать атмосферный азот.

Диапазон условий, в которых способны обитать цианобактерии, чрезвычайно широк, но основная масса видов населяет пресноводные бассейны, немногие виды живут в морях. Цветение воды в водоемах часто вызывается цианобактериями, что отрицательно сказывается на жизни обитателей водоема. На суше цианобактерии живут в почве, образуют налеты на камнях и коре деревьев.

Среди относительно немногих случаев полезного использования человеком цианобактерий упомянем искусственное разведение видов рода анабена *(Anabaena)* на рисовых полях в тропиках с целью обогащения почвы соединениями азота (рис. 86).

Ко второму отделу подцарства оксифотобактерий – хлороксибактериям – относятся прокариотические организмы, объединяемые в род прохлорон *(Prochloron)*. Происхождение хлороксибактерий пока неясно, но они замечательны тем, что набор фотосинтезирующих пигментов у них сходен с набором пигментов зеленых водорослей и высших растений.

НАДЦАРСТВО ЯДЕРНЫХ ОРГАНИЗМОВ — EUCARYOTA

Глава VIII

ЦАРСТВО ГРИБЫ — MYCOTA, FUNGI

В настоящее время грибы признают самостоятельным царством эукариотических организмов, существенно отличающимся как от растений, так и от животных. Для грибов характерны следующие особенности: хорошо выраженная клеточная оболочка, наличие у многих представителей дикарионтической фазы развития; гетеротрофный способ питания путем всасывания — адсорбции; неподвижность в вегетативном состоянии и неограниченный рост. Запасное вещество — гликоген.

Грибы — древняя группа организмов. В ископаемом состоянии остатки грибов впервые наблюдаются с силура и девона, причем все известные ископаемые грибы очень напоминают современные. Существует не менее 100 тыс. видов грибов.

Многие современные микологи[1] полагают, что основная часть грибов произошла от бесцветных жгутиковых простейших (так называют простейших, имеющих ундулиподии).

Грибы, по-видимому,— сборная группа, т. е. объединяет таксоны различного происхождения. Чаще выделяют три отдела: настоящие грибы, оомицеты и лишайники. Настоящие грибы подразделяются на пять классов: хитридиомицеты (Chytridiomycetes), зигомицеты (Zygomycetes), аскомицеты (Ascomycetes), базидиомицеты (Basidiomycetes) и дейтеромицеты, или несовершенные грибы (Deuteromycetes, или Fungi imperfecti).

Лишайники, которые раньше относили к растениям, ныне предпочитают рассматривать в качестве отдела царства грибов. Оомицеты трактуют как уклонившуюся от водорослей ветвь развития, но включают пока в царство грибов как особый отдел. В царство грибов иногда помещают и особую группу неясного родства — слизевики (Mycetozoa), близкую к простейшим.

Грибы разнообразны по внешнему виду, местам обитания и физиологическим функциям. Размер этих организмов колеблется в широких пределах. Тело многих грибов микроскопически мало, с другой стороны, среди грибов встречаются экземпляры, плодовое тело которых достигает полуметра и более.

Основой вегетативного тела грибов является *мицелий*, или *грибница*, представляющая собой систему микроскопически тонких ветвящихся нитей — *гиф* с апикальным ростом и боковым ветвлением.

Нередко грибница обладает большой общей площадью и всей своей поверхностью поглощает питательные вещества. Часть мицелия гриба, пронизывающая субстрат, получила название субстратного, а часть, располагающаяся на поверхности,— воздушного мицелия. На воздушном мицелии обычно образуются органы размножения.

Для части грибов характерен неклеточный мицелий, лишенный перегородок и представляющий как бы одну гигантскую клетку с большим числом ядер. Однако мицелий большинства грибов разделен перегородками (септами) на отдельные клетки, содержащие одно или несколько ядер. В центре перегородки остается пора, через которую проходит цитоплазма. Соединяясь параллельно, гифы образуют мицелиальные тяжи — ризоморфы, достигающие иногда нескольких метров длины. Они отчасти выполняют проводящую функцию. Плотные переплетения гиф образуют *склероции*, состоящие из ложной ткани — *плектенхимы*. Клетки склероциев богаты запасными питательными веществами и помогают грибу переносить неблагоприятные условия зимы или засухи. Из склероциев вновь развивается мицелий или органы размножения. Мицелий имеет различную продолжительность жизни: от нескольких дней (у плесени) до многих лет (шляпочные грибы).

[1] Микология — наука, изучающая грибы

У некоторых грибов, например дрожжей, вегетативное тело представлено одиночными почкующимися или делящимися клетками. Если почкующиеся клетки не расходятся, образуется *псевдомицелий.*

Грибная клетка, как правило, имеет хорошо выраженную клеточную оболочку, состоящую из двух фаз: кристаллических микрофибрилл *хитина* и аморфного матрикса из полисахаридов, белков и других веществ (в частности, темноокрашенного пигмента меланина). У многих дрожжей скелетная часть стенки состоит из полисахаридов глюканов. Как и у бактерий, вторичная оболочка клеток у грибов может откладываться снаружи от первичной.

В протопласте грибных клеток, окруженном плазмалеммой, хорошо различимы рибосомы, митохондрии и ядра. Аппарат Гольджи обычно развит слабо. Между клеточной стенкой и плазмалеммой располагаются *ломасомы* — мембранные структуры, имеющие вид многочисленных пузырьков. В клетках могут находиться от одного до 20—30 ядер, которые имеют типичное строение, но очень мелки (1—3 мкм), а также многочисленные включения: гранулы гликогена, капли липидов. В вакуолях грибных клеток часто обнаруживают гранулы белков. *Гликоген* — важнейшее запасное вещество большинства грибов (рис. 87).

Грибы размножаются вегетативно, бесполым и половым путем. Вегетативное размножение осуществляется кусочками (частями) мицелия, которые дают начало новому мицелию; с помощью *хламидоспор* (толстостенных клеток, предназначенных для перенесения неблагоприятных условий) и *артроспор* (тонкостенных коротких клеток). Дрожжи вегетативно размножаются путем почкования клеток.

Бесполое размножение происходит при помощи специализированных клеток — спор, лишенных или имеющих «органы» движения — *ундулиподии.* Часть спор развивается эндогенно *(спорангиоспоры)* в спорангиях, возникающих на специализированных гифах — спорангиеносцах, поднимающихся над субстратом. Другой вид спор — *конидии* в отличие от эндогенных спорангиоспор образуются на мицелии и

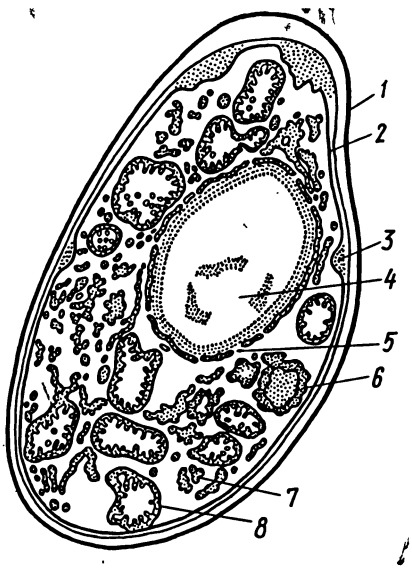


Рис. 87. Схема грибной клетки:
1 — клеточная стенка, *2* — плазмалемма, *3* — ломасома, *4* — ядро, *5* — поры в ядерной мембране, *6* — жировые включения, *7* — эндоплазматический ретикулум, *8* — митохондрии

особых его веточках — *конидиеносцах* — экзогенно. Спорангиоспоры и конидии не имеют ундулиподиев.

У хитридиомицетов, а также оомицетов бесполое размножение осуществляется преимущественно при помощи *зооспор* — голых подвижных клеток, снабженных ундулиподиями. Зооспоры образуются эндогенно в *зооспорангиях.*

Бесполое размножение при помощи конидий характерно главным образом для аскомицетов, базидиомицетов и дейтеромицетов. У некоторых грибов в цикле развития наблюдается несколько форм бесполого спороношения.

Половое размножение отмечено у всех групп грибов, кроме дейтеромицетов. Формы полового процесса у грибов весьма разнообразны. Их можно условно разделить на три основные группы: гаметогамия, гаметангиогамия и соматогамия (рис. 88).

Гаметогамия — слияние гамет, образующихся в гаметангиях. Она часто наблюдается у низших грибов. Гаметогамия может быть изогамной (слияние морфологически не различающихся гамет), гетерогамной (слияние гамет, различающихся по размерам) и оогамной.

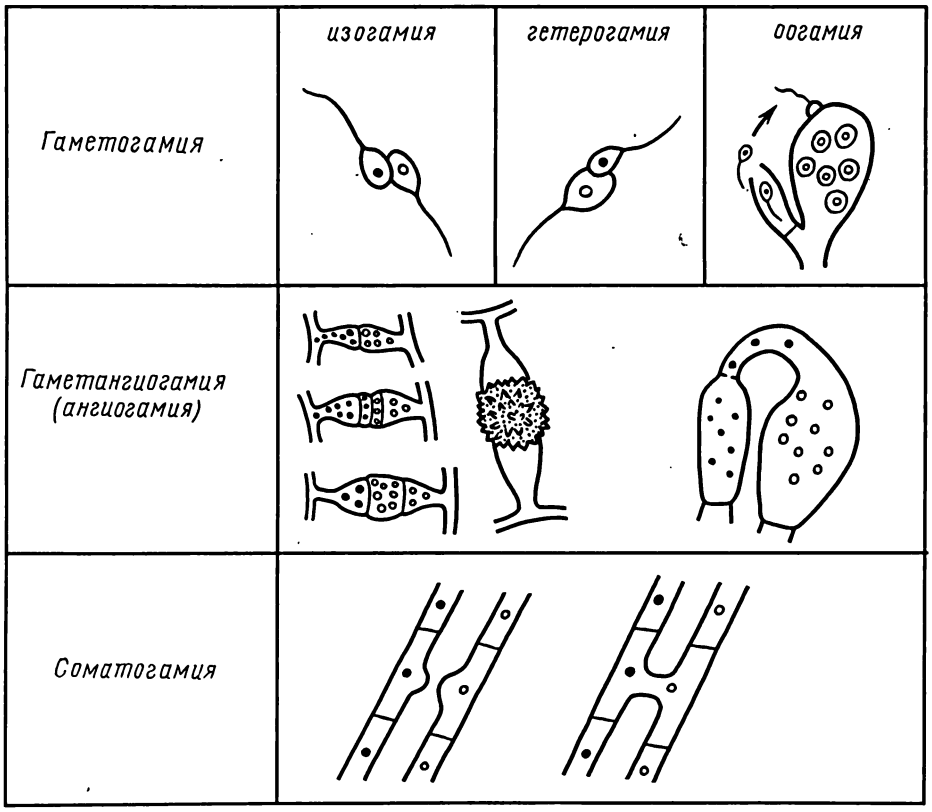


Рис. 88. Некоторые типы полового процесса у грибов

При оогамии крупные неподвижные яйцеклетки, формирующиеся в оогониях, оплодотворяются мелкими подвижными сперматозоидами, развивающимися в антеридиях.

Для базидиомиоцетов характерна *соматогамия*. В этом случае сливается содержимое двух клеток вегетативного мицелия и образуется половой продукт — *базидия*, на которой формируются четыре *базидиоспоры*, имеющие разные половые знаки. Гаплоидные базидиоспоры дают начало гаплоидному мицелию (рис. 89).

Гаметангиогамия, характерная для зигомицетов и аскомицетов, состоит в слиянии двух специализированных половых структур, не дифференцированных на гаметы.

У зигомицетов сливаются два, как правило, многоядерных гаметангия, морфологически отличимых от мицелия, на котором они образуются. Из зиготы развивается *зигоспора*, прорастающая после периода покоя в зародышевый спорангий. У аскомицетов также происходит гаметангиогамия, но половые органы в этой группе грибов более дифференцированы и сложно устроены. Женский половой орган состоит из расширенной части — *аскогона* и нитевидной — *трихогины*, через которую содержимое мужского полового органа — *антеридия* — переливается в аскогон. При этом происходит только *плазмогамия* — слияние цитоплазмы, а ядра не сливаются и образуется *дикарион* — ассоциация двух ядер, одновременно существующих в одной клетке.

Характер смены ядерных фаз в цикле развития грибов может быть различен. У *гаплобионтов* — организмов, у которых все клетки гаплоидны, а диплоидна только зигота, редукционное деление диплоидного ядра зиготы происходит при ее прорастании. У *диплобионтов* вся жизнь длится в диплоидной фазе, а ди-

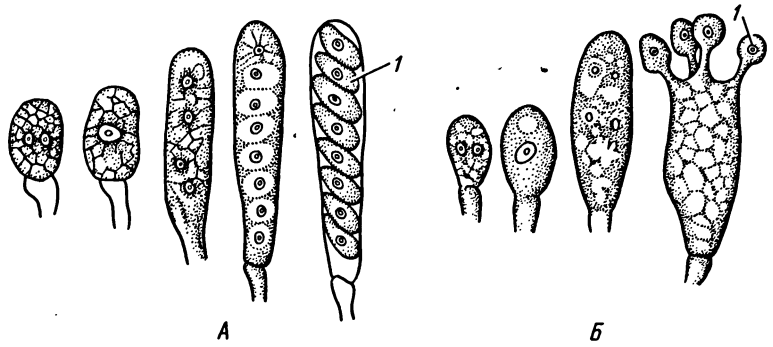


Рис. 89. Половое спороношение у грибов. *А* – схема развития сумки; *Б* – схема развития базидии:
1 – споры

плоидное ядро редукционно делится только перед образованием гамет. У некоторых грибов гаплоидная и диплоидная фазы в цикле развития имеют одинаковую продолжительность. У них диплоидное ядро редукционно делится перед образованием спор бесполого размножения. Грибы из класса дейтеромицетов не имеют полового процесса и весь их жизненный цикл проходит в гаплоидной фазе.

Грибы как гетеротрофные организмы нуждаются в готовом органическом веществе в виде разнообразных остатков растительного или животного происхождения (на которых они развиваются как сапрофиты) или в виде живых тканей других организмов (на которых они паразитируют). В результате длительной адаптации к определенным комплексам условий среды сложились различные экологические группы грибов.

Одна из наиболее обширных и разнообразных экологических групп грибов – почвенные грибы. Эти грибы участвуют в разложении (минерализации) органического вещества, образовании гумуса и т. п. Близко к нам примыкают грибы, разрушающие лесную подстилку: опавшие листья, хвою. К этой группе относятся шляпочные грибы – подстилочные сапрофиты и некоторые другие. Среди почвенных грибов многие образуют микоризу с разными группами высших растений. Среди почвенных грибов выделяют грибы, попадающие туда только в определенный период жизни (главным образом виды, патогенные для животных и растений), и грибы ризосферы растений, постоянно живущие в зоне их корневой системы.

К специализированным группам грибов относятся ксилофилы – грибы, разрушающие живую и мертвую древесину.

В хозяйственной жизни человека грибы играют как положительную, так и отрицательную роль. Среди первых, пожалуй, наибольшее значение имеют дрожжи, вызывающие процесс брожения. Многие грибы образуют биологически активные вещества, ферменты, органические кислоты. Их используют в микробиологической промышленности для производства лимонной, глюконовой и других кислот, а также ферментов (целлюлаз, пектиназ, протеаз, амилаз и др.) и витаминов.

Ряд видов (спорынья, чага) используется в качестве сырья для получения лекарственных препаратов.

Грибы широко употребляют в пищу. В СССР растет свыше 150 видов грибов, пригодных для употребления в пищу, но широко используется лишь несколько десятков. По своей питательной ценности грибы стоят примерно на уровне овощей. С добавлением грибов в пищу содержащиеся в них экстрактивные вещества вызывают обильное выделение пищеварительных ферментов и улучшают вкус блюд.

Многие грибы являются паразитами растений и животных, а также сапротрофами, развивающимися на пищевых продуктах, промышленных материалах и изделиях, вызывая их порчу и принося

большой экономический ущерб хозяйству.

Фитопатогенные грибы, поражающие культурные растения, наносят большой урон сельскохозяйственной продукции. Известны грибы — возбудители заболеваний человека: глубоких микозов (гистоплазмозов и др.), кандидозов, дерматомикозов и др. Патогенные грибы служат причиной болезни многих домашних животных, наносят ущерб животноводству, в частности пчеловодству.

Важную проблему в медицине и ветеринарии представляют микотоксикозы — заболевания человека и животных, вызываемые токсическими продуктами обмена грибов — микотоксинами.

Обладая широкими адаптационными способностями, грибы могут развиваться на самых разнообразных продуктах, материалах и изделиях, повреждая их. Они вызывают плесневение и порчу продуктов питания, бумаги и изделий из нее, текстиля, пластмасс, смазочных масел, произведений искусства. Многие из них ускоряют коррозию металлов. Особенно большой ущерб приносят грибы в условиях влажного и теплого климата — в тропиках и субтропиках.

ОТДЕЛ НАСТОЯЩИЕ ГРИБЫ – EUMYCOTA

КЛАСС ХИТРИДИЕВЫЕ ГРИБЫ – CHYTRIDIOMYCETES

Представители этого класса тесно связаны с водой. Большинство из них паразитирует на водорослях, других водных грибах, водных высших растениях и на беспозвоночных животных. Некоторые виды паразитируют на корнях высших наземных растений, главным образом во влажной почве. Значительно меньшая часть хитридиевых грибов развивается сапрофитно на растительных остатках и трупах животных.

Вегетативное тело грибов этого класса, как и многих других внутриклеточных паразитов, представлено голой цитоплазматической массой. Более высокоорганизованные формы имеют так называемый ризомицелий в виде очень тонких, иногда почти неветвящихся нитей, отходящих от основной округлой или удлиненной клетки. Ризомицелий не имеет ядер. Он служит для прикрепления к субстрату и для поглощения из него пищи.

Возбудителем *рака картофеля* является хитридиевый гриб — *Synchytrium endobioticum*. На клубнях картофеля, пораженного этим грибом, появляются бугристые опухоли, напоминающие губку. Они разрастаются, часто превышая размеры клубня, чернеют и затем разрушаются. Потери урожая от рака картофеля могут составлять 40–60%. Основные меры борьбы — выведение устойчивых сортов и обеззараживание почвы.

КЛАСС ЗИГОМИЦЕТЫ – ZYGOMYCETES

Почти все представители этого класса ведут наземный образ жизни. Среди них есть как сапротрофы, так и паразиты высших грибов, насекомых, других животных и человека.

Мицелий в основном неклеточный, хорошо развит. У некоторых в зрелом состоянии он разделяется на отдельные клетки или с самого начала многоклеточный. Клеточные стенки содержат хитин. Наиболее известен род мукор — *Mucor* (рис. 90). Мукоровые грибы питаются сапротрофно на навозе, за счет растительных остатков; некоторые паразитируют на животных, растениях и человеке. Эти грибы образуют белый или серый налет (плесени) на пищевых продуктах (хлебе, варенье, овощах). Многие виды рода обладают высокой ферментативной активностью, благодаря чему находят практическое применение (в частности, в странах Азии для получения «соевого сыра» из семени сои, спирта из клубней картофеля и др.). Некоторые мукоровые грибы вызывают микозы (мукоромикозы) легких (ложный туберкулез), головного мозга и других органов человека и сельскохозяйственных животных.

КЛАСС АСКОМИЦЕТЫ, ИЛИ СУМЧАТЫЕ ГРИБЫ – ASCOMYCETES

Это один из обширных классов грибов, включающий более 30 000 видов, разнообразных как по строению, так и образу жизни. В этот класс относят, например, дрожжи, представленные одиночными почкующимися клетками, многочисленные макроскопические грибы с крупными плодовыми телами, например сморчки и строчки. Однако все они

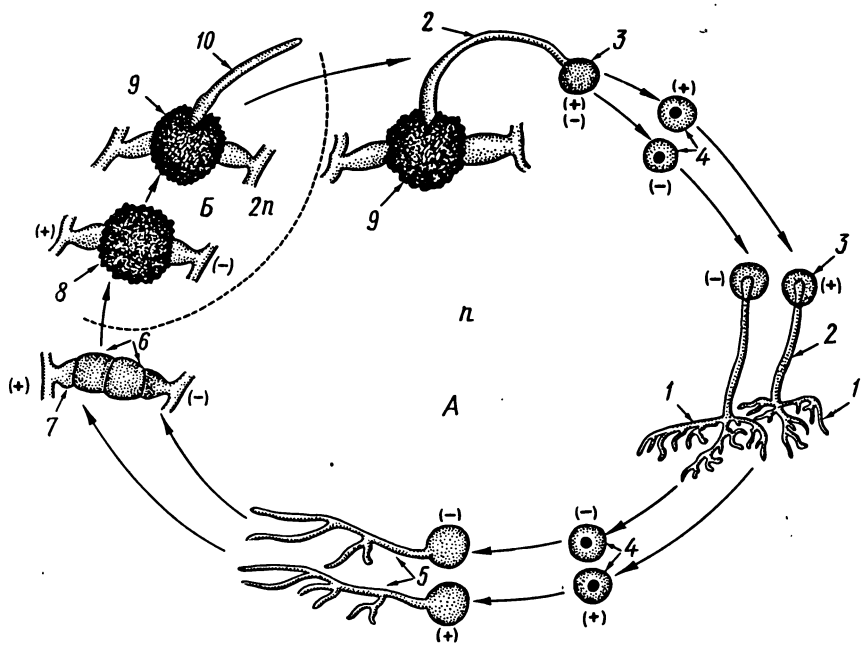


Рис. 90. Жизненный цикл мукора (*Mucor*). *А* – гаплоидная фаза; *Б* – диплоидная фаза:

1 – два гетероталличных (противоположных по физиологическому знаку) мицелия, *2* – спорангиеносец, *3* – спорангий, *4* – споры, *5* – прорастание спор, *6* – гаметангий, *7* – подвесок, *8* – зигоспора, *9* – прорастающая зигоспора, *10* – прорастающий мицелий

связаны общим происхождением и имеют ряд общих черт.

Аскомицеты широко распространены в природе во всех природных зонах и регионах. По способу питания являются сапротрофами, обитают в почве, лесной подстилке, на различных растительных субстратах. Кератинофильные аскомицеты развиваются на субстратах животного происхождения, содержащих кератин. Сапротрофные аскомицеты участвуют в минерализации органических веществ, особенно в разложении растительных остатков, содержащих целлюлозу.

Аскомицеты – возбудители болезней культурных растений *(мучнистая роса, парша яблони и груши)*. Они приносят большой ущерб сельскому хозяйству. Однако некоторые представители этого класса, такие, как продуценты биологически активных соединений, имеют большую практическую значимость в производстве различных препаратов.

Характерный признак аксомицетов – образование в результате полового процесса сумок (или *асков*) – замкнутых структур, содержащих определенное число (обычно восемь) *аскоспор* (см. рис. 89). Вегетативное тело их представлено разветвленным септированным, т. е. разделенным на клетки, гаплоидным мицелием.

У некоторых аскомицетов мицелий может распадаться на отдельные клетки или почковаться. У дрожжей настоящего мицелия нет. У них вегетативное тело представлено так называемым *псевдомицелием,* состоящим из одиночных почкующихся, реже делящихся клеток.

Клеточная стенка аскомицетов содержит хитин, но его содержание у грибов этого класса невелико (10–25%), в то время как большую часть (75–90%) полисахаридов клеточной стенки составляют глюканы – полимеры D-глюкозы. У дрожжей в клеточной стенке кроме глюканов обнаружены маннаны – полимеры маннозы.

В цикле развития большая роль принадлежит бесполому размножению. Споры бесполого размножения (конидии) образуются на гаплоидном мицелии экзо-

генно (реже эндогенно) на конидиеносцах различного строения.

Половой процесс, типичный для аскомицетов,— *гаметангиогамия*. Однако при слиянии содержимого гаметангиев гаплоидные ядра разного пола сразу не сливаются, а объединяются попарно, образуя *дикарион*. Из аскогона — женского гаметангия, в который перешло содержимое мужского гаметангия, затем вырастают аскогенные гифы, в которых ядра дикариона синхронно делятся. Эти гифы ветвятся и разделяются септами на двухъядерные клетки. На аскогенных гифах развиваются сумки (рис. 89), в которых ядра дикариона в конечном итоге сливаются. Образовавшееся диплоидное ядро делится редукционно и митотически, и вокруг каждого из восьми гаплоидных ядер формируются аскоспоры.

У многих аскомицетов сумки образуются в плодовых телах. Различают три типа плодовых тел: клейстотеции, перитеции и апотеции.

Клейстотеций — округлое, полностью замкнутое плодовое тело, содержащее только сумки. Созревшие аскоспоры освобождаются из клейстотециев после его разрыва. *Перитеции* — полузамкнутые плодовые тела, большей частью округлые или кувшиновидные, с узким отверстием на вершине. По мере созревания сумки подходят к отверстию перитеция, вскрываются и аскоспоры выбрасываются. *Апотеции* — широко открытые при созревании плодовые тела, обычно блюдцевидные или чашевидные. На их верхней стороне располагается слой сумок, называемый *гимением*. Аскоспоры из апотеция выбрасываются активно.

Наиболее распространенная и практически важная группа класса — дрожжи (роды *Saccharomyces, Candida* и т. д.). Типичного мицелия у них нет, а есть лишь единичные клетки, размножающиеся почкованием или делением. Половой процесс — копуляция двух вегетативных клеток. Дрожжи обладают резко выраженным аэробным (дыхательным) обменом веществ. В качестве источников углерода дрожжи используют различные сахара, а также простые и многоатомные спирты, органические кислоты и многие другие соединения. Важно также отметить, что среди дрожжей нет видов, образующих токсические для человека вещества. При порче пищевых продуктов, вызываемой дрожжами, меняются вкус и внешний вид, но не накапливаются вредно действующие вещества, как это бывает у ядовитых грибов и бактерий.

Пекарские дрожжи — *Saccharomyces cerevisiae* — не выделяются из природных субстратов и существуют только в культуре. Они представлены сотнями рас: винными, хлебопекарными, пивными и спиртовыми.

Многие аскомицеты и близкие к ним дейтеромицеты из родов *аспергилл (Aspergillus)* и *пенициллл (Penicillium)* образуют антибиотики, ферменты, органические кислоты и используются для их промышленного получения. Так, продуцентом антибиотика цефалоспорина С является *эмерицеллопсис почвенный (Emericellopsis terricola)*.

Большой практический интерес представляют виды рода *спорынья* — *Claviceps*. Большинство представителей рода паразитирует на злаках. Наиболее распространенный и важный в хозяйственном отношении вид — *C. purpurea*. На пораженных спорыньей колосьях злаков хорошо заметны склероции, имеющие вид рожков черно-фиолетового цвета. Склероции зимуют в почве, куда они попадают с культурных злаков (при уборке урожая) или с дикорастущих растений, встречающихся по краям полей. Весной склероции прорастают головчатыми стромами, т. е. плотными сплетениями гиф. По периферии головок стром образуются плодовые тела — перитеции. В них формируются аскоспоры. Аскоспоры спорыньи заражают злаки в период цветения. Через несколько дней после заражения на растениях развивается конидиальная стадия гриба. В завязи образуется плотная масса мицелия, покрытая слоем конидиеносцев, продуцирующих огромное количество конидий, погруженных в жидкость, выделяемую грибом,— так называемую «медвяную росу», привлекающую насекомых. Привлеченные «медвяной росой» насекомые переносят конидии на здоровые растения и способствуют дополнительному заражению посевов (рис. 91).

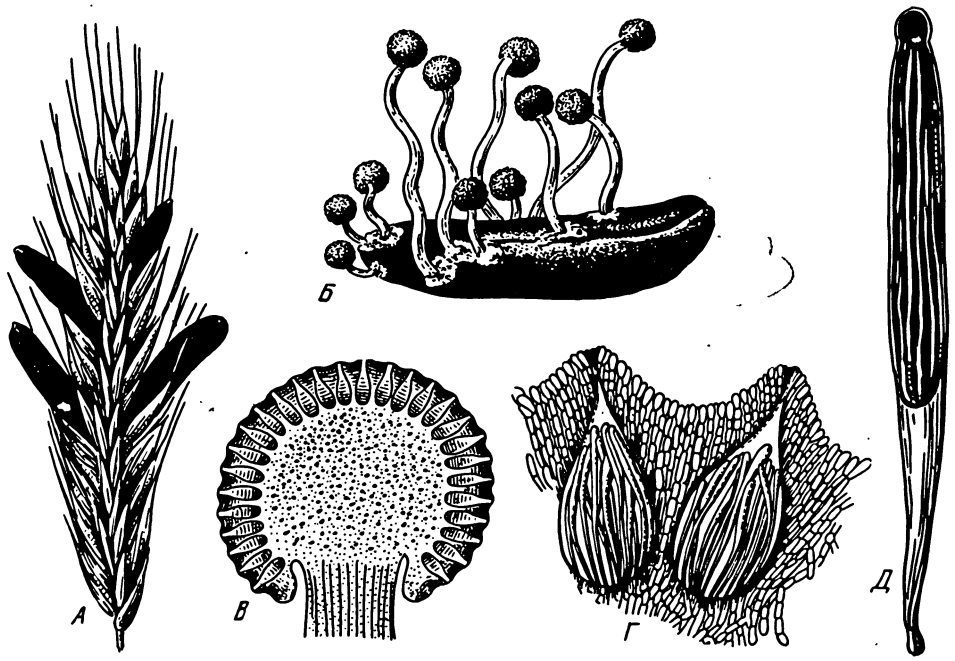


Рис. 91. Спорынья (*Claviceps purpurea*). *А* – колос ржи со склероциями; *Б* – стромы, выросшие на перезимовавшем склероции; *В* – продольный срез через строму с перитециями; *Г* – продольный срез через перитеции с сумками; *Д* – сумка с нитевидными аскоспорами

Склероции спорыньи содержат высокотоксичные алкалоиды, что нередко вызывало отравления при их попадании в муку. Алкалоиды спорыньи (эрготамин, эргометрин, эргокриптин и др.) широко применяют в современной медицине для лечения сердечно-сосудистых, нервных и других заболеваний. Особенно эффективны они в акушерско-гинекологической практике. Некоторые аскомицеты, например *сморчки* и *трюфели*, съедобны, считаясь в ряде стран деликатесом.

КЛАСС БАЗИДИОМИЦЕТЫ – BASIDIOMYCETES

Базидиомицеты – класс высших грибов с многоклеточным мицелием, объединяющий около 30 000 видов. Половое спороношение осуществляется с помощью базидиоспор, сидящих на особых выростах мицелия – базидиях. Каждая базидия развивается из двухъядерных клеток. Половых органов у базидиомицетов не образуется. Половой процесс осуществляется путем слияния двух вегетативных клеток гаплоидного мицелия, вырастающего из базидиоспор. У гомоталличных видов сливаются гифы одного и того же мицелия; у гетероталличных, к которым относятся большинство базидиальных грибов, сливаются клетки гиф, берущих начало от спор с противоположными половыми знаками. При этом сливается цитоплазма, а ядра объединяются в пары – дикарионы, которые затем синхронно делятся. Этот дикариотический мицелий существует длительное время, пронизывая субстрат: почву, древесину, стебли и листья растения-хозяина. У многих базидиальных грибов (трутовики, шляпочные грибы и др.) мицелий многолетний.

На концах дикариотических гиф из двухъядерных клеток образуются базидии. По своему развитию базидии напоминают сумку и гомологичны ей. В базидии завершается половой процесс: сливаются ядра дикариона, редукционно делится диплоидное ядро. На базидии формируются две – четыре базидиоспоры, куда и переходят гаплоидные ядра из базидии (рис. 92).

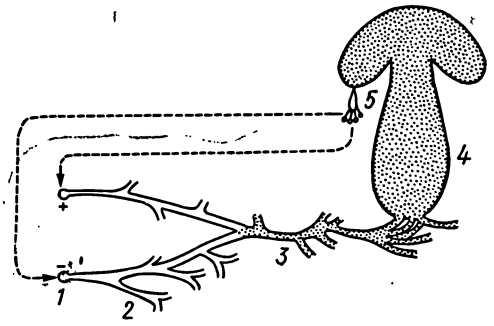


Рис. 92. Цикл развития шляпочного гриба: *1* – базидиоспоры, *2* – гаплоидный мицелий, *3* – дикариотический мицелий, *4* – плодовое тело из дикариотического мицелия, *5* – базидия с базидиоспорами

Базидиомицеты отличаются от аскомицетов следующими признаками:

1. Половое спороношение (базидиоспоры) образуется на базидии экзогенно. (У аскомицетов аскоспоры образуются эндогенно – в сумке.)

2. Половые органы отсутствуют; половой процесс упрощен и представлен соматогамией.

3. В цикле развития господствует дикариотическая стадия. Диплоидна только молодая базидия. Базидиоспоры и первичный мицелий гаплоидны. (У аскомицетов в цикле развития господствует гаплоидная стадия; диплоидные стадии короткие – аскогенные гифы и молодая сумка.)

4. Плодовые тела сложены из дикариотичных гиф. (У аскомицетов плодовые тела состоят из гаплоидного мицелия.)

Базидиомицеты подразделяются на ряд таксонов в зависимости от особенностей устройства базидий.

Известнейшие представители базидиомицетов – *шляпочные грибы,* относящиеся к группе порядков, называемых *гименомицетами.* У гименомицетов базидии составляют тесный палисадный слой – гимений, расположенный на поверхности плодовых тел; вегетативная часть – грибница – находится в субстрате (почве, древесине и т. д.).

Поверхность плодовых тел, несущая гимений, называется *гименофором.* Он очень разнообразен. У высокоорганизованных форм, к которым относятся шляпочные грибы, гименофор, располагающийся обычно с нижней стороны так называемой шляпки, может быть зубчатым, пластинчатым или трубчатым (рис. 93). Он нередко различно окрашен, что зависит в основном от цвета зрелых базидиоспор.

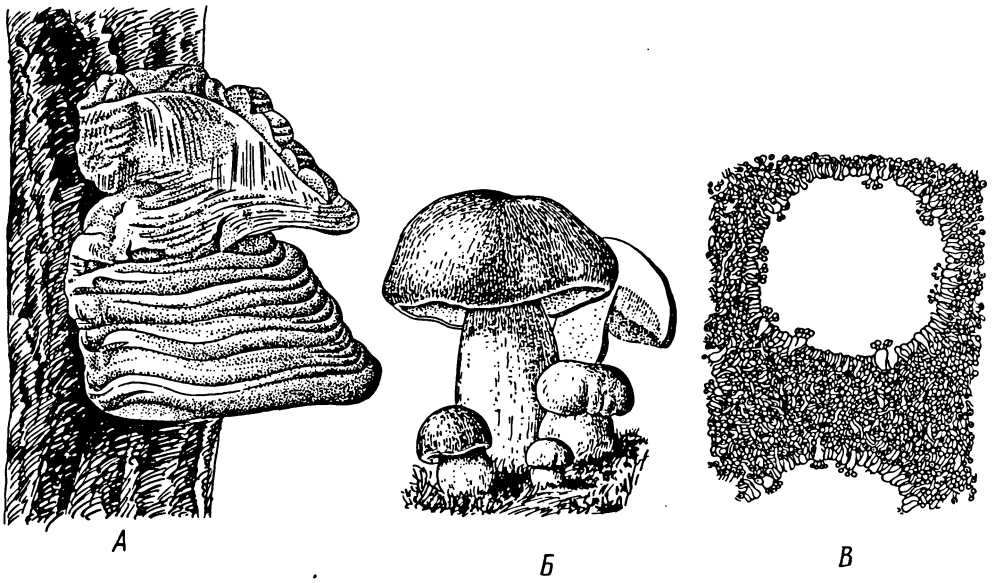


Рис. 93. Базидиальные грибы с трубчатым гименофором: *А* – плодовое тело ложного трутовика; *Б* – белого гриба; *В* – поперечный срез трубчатого гименофора (видны базидии)

Плодовые тела гименомицетов разнообразны по форме, величине, консистенции и окраске. Они могут быть однолетние и многолетние. Однолетние — это большинство мягкомясистых плодовых тел шляпочных грибов, завершающих цикл развития за одну вегетацию. Время их существования — от нескольких часов, например у мелких видов рода навозник *(Corpinus)*, до 10—14 суток. Многолетние деревянистые плодовые тела имеют трутовиковые грибы. Гимений у них продуцирует споры в течение всего вегетационного периода, причем трубочки гименофора нарастают и функционируют в течение нескольких лет. Известны даже 80-летние плодовые тела трутовиков.

В зависимости от субстрата, на котором развиваются гименомицеты, среди них выделяют три основные экологические группы. 1. *Ксилофилы*, обитающие на древесине и являющиеся в основном сапротрофами. 2. Почвенные сапротрофы, растущие на опаде и в различных горизонтах гумусового слоя. 3. Микоризные грибы. Грибы, относящиеся к первым двум группам, можно выращивать в культуре. В частности, широко культивируется *шампиньон двуспоровый (Agaricus bisporus)*. Разводятся с пищевыми целями и некоторые другие грибы — ксилофилы и сапротрофы. Проблема культивирования наиболее ценных в пищевом отношении микоризных грибов, таких, как белый гриб и другие, пока не решена.

Охарактеризуем кратко некоторые практически важные или биологически интересные таксоны базидиомицетов.

В лесах разных типов на стволах деревьев довольно широко встречаются копытообразные наросты. Это грибы из рода *трутовик (Fomitopsis)*, относящиеся к порядку афиллофоровые — Aphyllophorales. Наиболее обычен *трутовик настоящий (F. fomentarius)*, обитающий преимущественно на ослабленных и мертвых березах. Грибы рода феллинус *(Phellinus)* того же порядка имеют плодовые тела различной формы. Стерильная форма одного из видов этого рода *(Ph. igniarius)*, поселяющаяся на живых и мертвых стволах многих лиственных пород, чаще березы, известна под названием *«чага» (Inonotus obliquus)*. Она развивает в трещинах коры черные бугорчатые наросты неправильной формы. Экстракт чаги используется в медицине для лечения некоторых онкологических заболеваний. Оба описанных гриба — трутовик и чага — ксилофилы.

К агариковым грибам (порядок Agaricales) относится большинство наших съедобных шляпочных грибов, а также ядовитые грибы. Все они либо сапротрофы, либо микоризообразователи, реже ксилофилы. Это главным образом обитатели лесов.

Плодовые тела представителей порядка мягкие, однолетние, имеют пластинчатый или трубчатый гименофор и состоят у большинства видов из шляпки и ножки. Редко они имеют хрящеватую и кожистую консистенцию и боковую ножку. Некоторые плодовые тела, развивающиеся на древесине, сидячие, т. е. не имеют ножки. Наиболее известные съедобные грибы — *белый гриб (Boletus edulis)*, *подосиновик (Leccinum aurantiacum)*, *подберезовик (L. scabrum)*, виды рода *масленок (Suillus)* и др. относятся к семейству болетовых (Boletaceae). Многие ядовитые грибы принадлежат к семейству мухоморовых (Amanitaceae). Основной род *мухомор (Amanita)* содержит несколько ядовитых видов, из которых *бледная поганка (A. phalloides)* и *мухомор вонючий*, или *белая поганка (A. virosa)*, смертельно ядовиты. Токсические вещества — фаллоидин и аманитин — относятся к группе полипептидов. Признаки отравления проявляются через 10—12 ч, когда помочь пострадавшему уже трудно. Смертельная доза для взрослого человека — около 30 г гриба.

К семейству агариковых, или шампиньоновых (Agaricaceae), относится уже упоминавшийся шампиньон двуспоровый — характерный гумусовый сапротроф (рис. 94).

Часть базидиомицетов — паразиты растений. Многие паразитные грибы относятся к порядкам головневых (Ustilaginales) и ржавчинных (Uredinales).

Головневые в основном поражают цветки (тычинки, завязи), семена, вызывая их разрушение, а также листья, стебли, реже корни, на которых появляются характерные вздутия в виде полос или

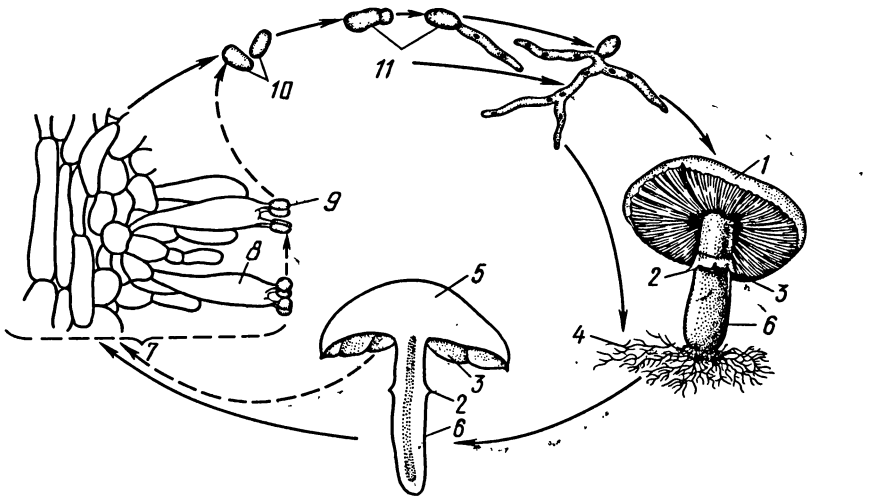


Рис. 94. Жизненный цикл шампиньона:
1 – шляпка, *2* – кольцо, *3* – пластинчатый гименофор, *4* – мицелий, *5* – мякоть шляпки, *6* – ножка, *7* – гимениальный слой, *8* – базидия, *9*, *10* – базидиоспоры, *11* – прорастающие базидиоспоры

галлов темного цвета. Разрушенные репродуктивные органы превращаются в темную массу – скопление покоящихся спор. Внешне они напоминают обгорелую головешку – отсюда и название порядка. Наиболее распространен род *устиляго (Ustilago)* (350 видов), виды которого часто поражают культурные злаки, вызывая заболевание – *головню*. Головневые грибы наносят существенный вред хлебным злакам.

Ржавчинные грибы – паразиты многих высших растений. Они широко распространены в разных широтах и насчитывают около 5000 видов.

Мицелий ржавчинных грибов распространяется по межклетникам тканей зараженных растений. Он содержит капли масла, окрашенные пигментом, близким к каротину, в оранжевый цвет. Пораженные растения покрываются подушечками различных оттенков оранжевого или красно-бурого цвета – тканью растения-хозяина, пронизанной гифами гриба. В связи с этим болезнь, вызываемая этими грибами, получила название *ржавчины*. Цикл развития ржавчинных грибов очень сложен.

В отличие от головневых подавляющее большинство ржавчинных грибов вызывает не диффузное, а местное поражение взрослых растений, но убытки от ржавчинных грибов вследствие их массового распространения не меньшие, чем от головневых. В результате поражения растений ржавчинными грибами снижаются масса зерна и содержание в нем белков. Убытки во всем мире от ржавчины хлебных злаков ежегодно составляют около 1,5 млрд. долларов.

КЛАСС ДЕЙТЕРОМИЦЕТЫ, ИЛИ НЕСОВЕРШЕННЫЕ ГРИБЫ – DEUTEROMYCETES, ИЛИ FUNGI IMPERFECTI

Наряду с аскомицетами и базидиомицетами дейтеромицеты представляют один из крупнейших классов, включающих около 35–30 тыс. видов. В этот класс объединены грибы с септированным мицелием. Их жизненный цикл проходит в гаплоидной стадии без смены ядерных фаз. Они размножаются только бесполым путем – конидиями. Половой процесс у них отсутствует, в связи с этим нет смены ядерных фаз.

В настоящее время многие микологи считают эту группу грибов новой, находящейся в процессе становления эволюционной ветвью высших грибов, происшедшей от различных групп грибов, преимущественно сумчатых, в результате утраты ими полового спороношения.

Дейтеромицеты широко распространены в природе во всех районах земного шара. Многие из них сапротрофы, обитающие в почве. Они в изобилии встречаются на различных растительных субстратах, принимая вместе с другими грибами участие в разложении органических остатков и в почвообразовательном процессе. Многие грибы этого класса паразитируют на высших растениях, вызывая серьезные болезни сельскохозяйственных культур, приносящие народному хозяйству большой экономический ущерб.

Некоторые дейтеромицеты вызывают заболевания у животных и человека, например дерматофиты. Среди этих грибов известны многочисленные продуценты биологически активных веществ, используемых при производстве антибиотиков (пенициллина, гризеофульвина, фумагиллина, трихотецина), различных ферментов и органических кислот.

Примером грибов этой группы могут служить виды рода *фузариум (Fusarium)*. Один из наиболее опасных видов — *F. oxysporum* — возбудитель *вилта* (увядания) многих культурных растений: хлопчатника, льна, овощных и декоративных культур. Повреждение и гибель растения вызывает токсин гриба — фузариевая кислота, а также закупорка сосудов гифами гриба и продуктами разложения тканей растения-хозяина.

Одну из наиболее важных групп дейтеромицетов составляют грибы из родов *Penicillium* и *Aspergillus* (рис. 95, 96). У ряда видов этих родов известны также сумчатые стадии. В связи с этим их нередко рассматривают среди аскомицетов. Эти два рода объединяют многочисленные виды, повсеместно распространенные от Арктики до тропиков в почвах, а также на субстратах растительного происхождения. Пенициллы и аспергиллы широко используются в микробиологической промышленности для производства органических кислот (лимонной, фумаровой, глюконовой и др.), ферментов (протеиназ, амилаз и др.) и антибиотиков (пенициллина, гризеофульвина, фумагиллина). Особое значение имеет пенициллин — один из основных антибиотиков, применяемых в медицине.

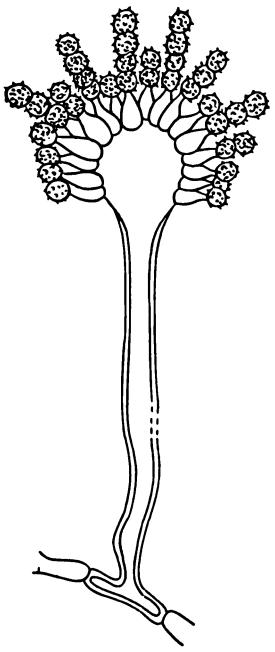


Рис. 95. Аспергилл (*Aspergillus*). Строение конидиеносца

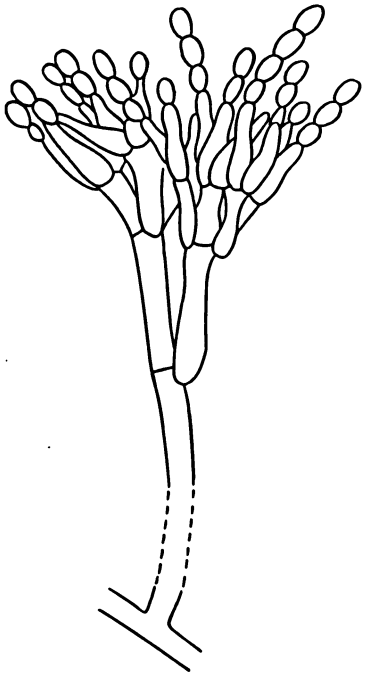


Рис. 96. Пеницилл (*Penicillium*). Строение конидиеносца

ОТДЕЛ ООМИЦЕТЫ – OOMYCOTA

КЛАСС ООМИЦЕТЫ – OOMYCETES

Оомицеты – микроскопические и макроскопические водные организмы, морфологически сходные с некоторыми грибами. Они обитают на растительных остатках и трупах животных. Некоторые из них живут в почве. Многие оомицеты – облигатные паразиты высших наземных растений.

Мицелий нечленистый. Вегетативно размножаются подвижными зооспорами, снабженными двумя ундулиподиями. Клеточная стенка содержит целлюлозу и глюканы. Этими признаками оомицеты существенно отличаются от представителей других классов грибов. Половой процесс обычно оогамный.

Очень важное практическое значение имеют виды рода *фитофтора (Phytophtora)*, насчитывающего около 70 видов. Виды этого рода имеют хорошо развитый мицелий. Наиболее опасен паразит ботвы и клубней картофеля, листьев и плодов томатов и других представителей семейства пасленовых – *Ph. infestans* (или *картофельный гриб*). Мицелий этого гриба развивается в основном в межклетниках, а в клетки мезофилла внедряются его гаустории (присоски). Пораженные участки быстро отмирают и на листьях появляются бурые пятна отмершей ткани. По краю такого пятна с нижней стороны листа хорошо заметен, особенно во влажную погоду, беловатый пушок. Это скопление спорогенных гиф, высовывающихся из устьиц листьев картофеля целыми пучками. Они ветвятся и несут лимоновидные зооспорангии, которые затем отваливаются и переносятся на новый лист или с каплями дождя попадают через почву на клубни. В капле воды они прорастают зооспорами, которые через определенный период развивают гифы, проникающие внутрь листа (через устьица или через эпидермис) или в клубень.

СЛИЗЕВИКИ – MYCETOZOA, ИЛИ MYXOMYCETA (ТАКСОН, УСЛОВНО ОТНЕСЕННЫЙ К ЦАРСТВУ ГРИБОВ)

Содержит около 500 видов. Вегетативное тело этих организмов в виде слизистой, не одетой оболочкой многоядерной протоплазмы – плазмодия. Плазмодии ярко окрашены в розовый, красный, фиолетовый и другие цвета. Диаметр их от нескольких миллиметров до 1 м. Ядра слизевиков диплоидные. В период вегетативного развития слизевики обитают в сырых и темных местах. Выползают на свет для образования на поверхности субстрата плодовых тел, в которых формируются гаплоидные споры. Один из видов слизевиков – *плазмодиофора капустная (Plasmodiophora brassicae)* вызывает заболевание крестоцветных – так называемую *килу*.

ОТДЕЛ ЛИШАЙНИКИ – LICHENES

Лишайники – своеобразная группа симбиотических организмов, морфологическую основу тела которых образует гриб. В теле лишайников сочетаются два компонента: автотрофный – водоросль или цианобактерия (фикобионт) и гетеротрофный – гриб (микобионт), образующие единый симбиотический организм.

Наука, изучающая лишайники, называется *лихенологией*. Количество видов лишайников оценивается по числу видов встречающихся в них грибов. Оно составляет приблизительно 18000.

Лишайники иногда смешивают с мхами, что отражено в названии некоторых из них (олений мох, исландский мох). Однако они легко отличимы от мхов отсутствием расчленения на стебель и листья и иной, не зеленой окраской. По форме и величине лишайники разнообразны, их размеры – от нескольких до десятков сантиметров.

Вегетативное тело лишайников представлено слоевищем и в зависимости от образующегося в них пигмента может быть серым, сизым, зеленоватым, бурокоричневым, желтым, оранжевым или почти черным.

Различают три основных морфологических типа слоевищ лишайников: накипной (корковый), листоватый и кустистый, между которыми встречаются переходные формы. Наиболее простые – *накипные*, или *корковые*, слоевища, имеющие вид порошковатых, зернистых, бугорчатых, гладких налетов или корочек, плотно срастающихся с субстратом и не отделяющихся от него без значительных повреждений. Слоевище некоторых лишайников так врастает в субстрат, что его присутствие обнаруживается лишь по изменению окраски субстрата и по плодовым телам грибного компонента в виде темноокрашенных точек или полос.

Более высокоорганизованные лишайники имеют *листоватое* слоевище в форме пластинок, распростертых по субстрату и срастающихся с ними при помощи пучков грибных гиф. На субстрате листоватые лишайники имеют вид чешуек, розеток или довольно крупных, обычно разрезанных на лопасти пластинок. Наиболее организованный тип слоевища – *кустистое*, имеющее форму столбиков или лент, обычно разветвленных и срастающихся с субстратом только основанием.

Гетеротрофные компоненты лишайников относятся в основном к аскомицетам. Лишь у некоторых тропических и субтропических видов гриб принадлежит к базидиомицетам. Гриб образует тонкие простые или ветвящиеся гифы, характеризующиеся верхушечным ростом. Они разделены поперечными перегородками на клетки. В оболочках клеток гиф откладываются пигменты. Имеются специфические для лишайников жировые клетки (или жировые гифы), содержащие жир в виде небольших капель. Переплетаясь, гифы микобионта образуют плектенхиму (ложную ткань), составляющую основу слоевища лишайников.

Автотрофные компоненты большинства лишайников относятся к зеленым водорослям, реже это цианобактерии. Водоросли лишайников по сравнению со свободноживущими значительно изменены.

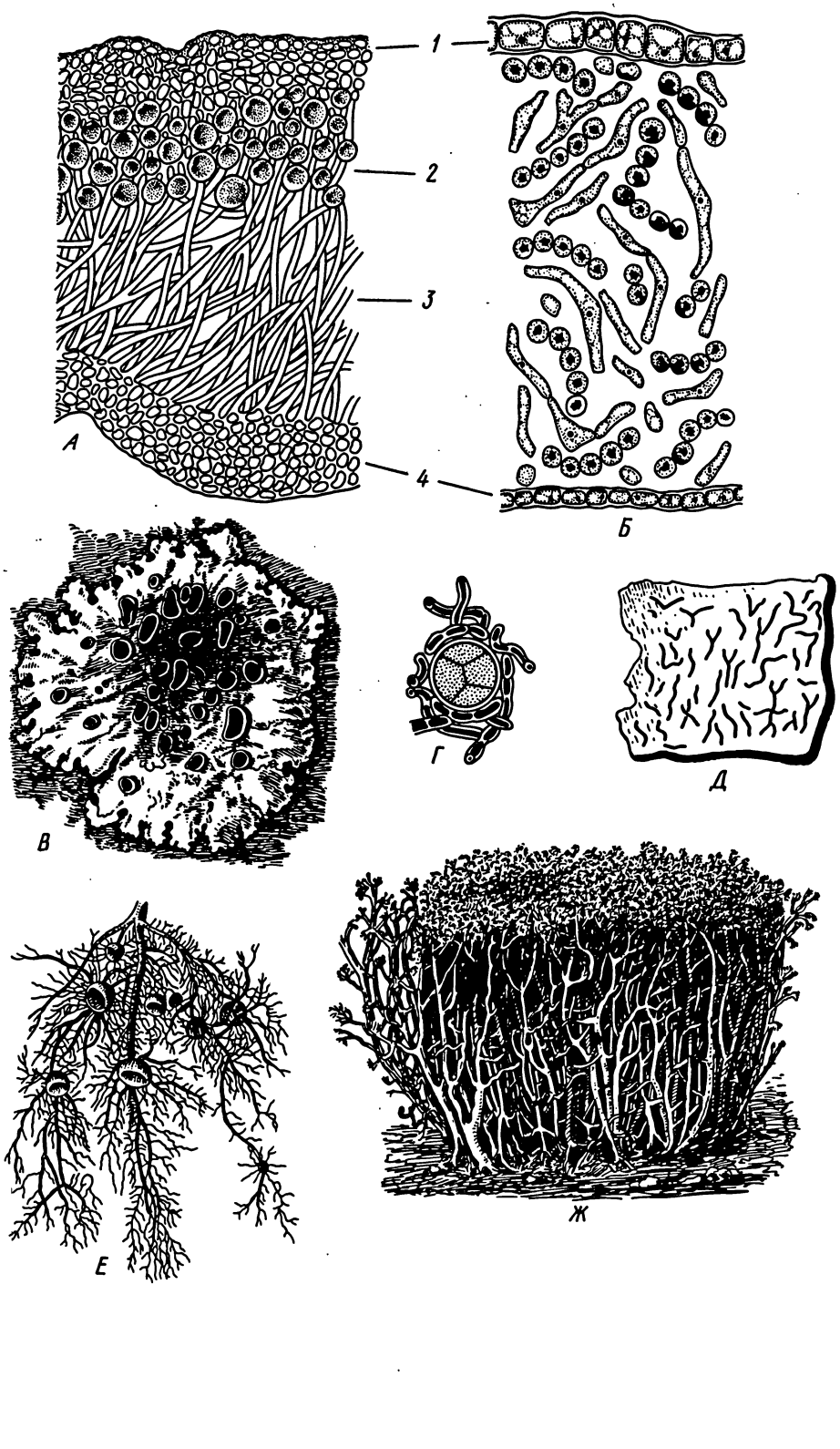
О характере взаимоотношений симбионтов лишайника нет единого мнения. Нередко считается, что гриб паразитирует на водоросли. Причем гриб может питаться паразитически, за счет живых клеток, и сапротрофно, используя в пищу отмершие клетки и продукты их обмена. Полагают также, что гриб в слоевище лишайника играет роль регулирующего «хозяина», «эксплуатирующего» водоросль, но создающего условия, при которых она продолжает жить и размножаться. Наконец, существует мнение, что автотрофный и гетеротрофный организмы находятся в гармоническом сожительстве, приносящем им взаимную выгоду: водоросль доставляет грибу органические соединения, а гриб водоросли – воду и минеральные вещества.

По анатомическому строению лишайники бывают *гомеомерные* и *гетеромерные*. У первых, более примитивных, по всей толщине равномерно расположены грибные гифы и водоросли или цианобактерии. При гетеромерном строении на поперечном разрезе лишайника сверху можно видеть так называемую верхнюю кору. Она образована переплетающимися и тесно смыкающимися грибными гифами. Под корой грибные гифы лежат более рыхло и между ними находятся клетки водорослей или цианобактерий. Внутри расположена сердцевина, состоящая из рыхлых грибных гиф с большими пустотами, заполненными воздухом. Под ней размещается нижняя кора, по строению сходная с верхней. Через нее из сердцевины проходят специальные гифы, при помощи которых лишайники прикрепляются к субстрату (рис. 97).

Лишайники поглощают воду всей поверхностью тела из атмосферных осадков, отчасти из водяных паров. CO_2 лишайники усваивают из атмосферы, питательные вещества также поступают через поверхность тела из водных растворов. Источниками этих веществ являются субстрат и атмосферная пыль, оседающая на лишайниках.

Большинство лишайников легко переносят полное высыхание. Фотосинтез и питание у них в это время прекращаются. Накопление органических веществ происходит очень медленно, чем и объясняется незначительный их ежегодный прирост.

Характерная особенность лишайников – образование органических соединений, называемых *лишайниковыми кислотами*. Биологическая роль лишайниковых кислот не вполне ясна. Предполагают, что, отлагаясь на оболочках гиф, они делают их не смачивающимися водой, чем создается внутренняя атмосфера, нужная для развития гриба. Обычно для каждого вида лишайников характерно несколько определенных лишайниковых кислот, что даже может служить их систематическим признаком. Лишайниковым кислотам свойственны два остатка полизамещенных фенолов или фенолкарбоновых кислот, связанных друг с другом в различных комбинациях.


1
2
3
4
А
Б
В
Г
Д
Е
Ж

Установлено, что лишайниковые кислоты обладают антибиотическим действием. В медицинской практике используется усниновая кислота, вернее ее соль — усninат натрия.

Размножаются лишайники вегетативно, бесполым и половым путем. При этом размножается либо собственно лишайник, либо микобионт (гриб). Вегетативное размножение наблюдается наиболее часто и основано на способности слоевища лишайников регенерировать из отдельных участков. Оно осуществляется путем фрагментации (отделения участков слоевища) или с помощью специальных образований — соредий, изидий и лобул. Фрагментация происходит механически, так как хрупкие в сухую погоду лишайники легко ломаются от прикосновения животных или людей. Отдельные участки лишайников, попав в соответствующие условия, развиваются в новое слоевище.

Соредии — мельчайшие образования, включающие одну или несколько клеток водоросли или цианобактерии и окруженные грибными нитями. *Изидии* — бугорчатые палочковидные выросты на верхней поверхности слоевища, состоящие из автотрофного компонента и микобионта. *Лобулы* имеют вид маленьких чешуек, расположенных вертикально на поверхности слоевища или по его краям.

При споровом размножении микобионта образуются споры, разнообразные по форме и величине. Половой процесс в тех случаях, когда гетеротрофный компонент — сумчатый гриб в общих чертах сходен с таковым у свободноживущих сумчатых грибов.

Среди лишайников различают экологические группы: растущие на почве, на деревьях, на скалах и т. п. Внутри них есть еще более мелкие группы: растущие на известковых или на кремнистых горных породах, на коре деревьев, обнаженной древесине, на листьях (у вечнозеленых растений) и т. п. На обрабатываемых землях лишайники не встречаются вследствие их очень медленного роста. Они очень требовательны к чистоте воздуха, не выносят дыма, копоти и особенно сернистых газов промышленных районов.

Лишайники встречаются во всех ботанико-географических зонах. Наибольшего развития они достигли в умеренных и холодных областях, а также в горах. Такое их распространение обусловлено многими факторами, из которых основные — их способность противостоять неблагоприятному воздействию среды, легкость бесполого размножения, дальность и скорость переноса отдельных частей слоевища.

Наиболее известны несколько родов лишайников. Род *кладония (Cladonia)* насчитывает более 200 видов. Некоторые его виды *(C. rangiferina, C. stellaris, C. arbuscula* и др.), известные под названием *оленьего мха*, или *ягеля*, покрывают огромные пространства почвы в тундрах и в сосновых борах. На севере эти виды играют большую практическую роль, так как зимой являются почти единственной пищей северных оленей. Широко распространена *ксантория постенная (Xanthoria parietina)*, имеющая вид желто-оранжевых листовых розеток на стволах деревьев (на осинах и тополях). Некоторые виды *алектории (Alectoria)* и *уснеи (Usnea)* растут в виде длинных сероватых или черно-бурых косм (бородатые лишайники) на ветвях и стволах деревьев. Очень обычны представители родов *пармелия (Parmelia)* (около 700 видов) и *цетрария (Cetraria)* (свыше 45 видов). Цетрария кустистая *(C. islandica)* растет на почве в тундрах, борах и на песках и называется «исландским мхом».

Значение лишайников велико. Как автогетеротрофные компоненты биогеоценозов, они одновременно аккумулируют

Рис. 97. Лишайники. *А* — поперечный срез слоевища пармелии (*Parmelia physodes*), пример гетеромерного строения; *Б* — поперечный срез слоевища листоватого лишайника лептогии (*Leptogium*), пример гомеомерного строения; *В* — слоевище пармелии с плодовыми телами типа апотециев; *Г* — начальная стадия роста соредий у пармелии; *Д* — накипный лишайник (*Graphis scripta*) на корке дерева; *Е* — кустистый лишайник из рода уснея (*Usnea*); *Ж* — кустистый лишайник из рода кладония (*Cladonia*), так называемый ягель, или «олений мох»:. *1* — верхний корковый слой, *2* — гонидиальный слой, *3* — сердцевинный слой из гиф гриба, *4* — нижний корковый слой

солнечную энергию, образуя определенную фитомассу, и в то же время разлагают органические и минеральные вещества. В результате их жизнедеятельности как пионеров растительности подготавливается почва для постепенной смены одних лишайников другими и создаются условия для поселения сосудистых растений. Наибольшей биомассы лишайники достигают в тундре. Лишайники используются как индикаторы чистоты воздуха, так как их распределение на территориях зависит и от степени загрязнения воздуха.

Среди лишайников почти нет ядовитых видов, однако значение их в питательном рационе человека невелико. Известно, что в Японии готовят различные блюда из *умбиликарии съедобной (Umbilicaria esculenta)*, в пустынях Среднего Востока употребляют *аспицилию съедобную*, или *лишайниковую манну (Aspicilia esculenta)*.

ЦАРСТВО РАСТЕНИЯ – Plantae, или Vegetabilia

Глава IX
ВОДОРОСЛИ

Растения – царство эукариотических организмов. Их характеризуют способность к фотосинтезу и плотные клеточные оболочки, состоящие, как правило, из целлюлозы. Запасным веществом обычно служит крахмал.

Свойственное некоторым растениям гетеротрофное питание (например, растения-паразиты) всегда вторичного происхождения. Древнейшие растения появились в протерозое. Это были настоящие водоросли. Первые микроскопические наземные растения, вероятно, возникли на границе протерозоя и фанерозоя. В фанерозое, точнее во второй половине силура, на суше стали расселяться высшие растения, ставшие господствующими во все последующие геологические эпохи.

Особая роль растений в жизни нашей планеты состоит в том, что без них невозможно существование животных и человека. Только содержащие хлорофилл зеленые растения способны аккумулировать энергию Солнца, создавая органические вещества из неорганических.

Царство растений принято делить на три подцарства: багрянки (Rhodobionta), настоящие водоросли (Phycobionta) и высшие растения (Cormobionta).

Вегетативное тело багрянок и настоящих водорослей не расчленено на органы и ткани. Их нередко называют низшими растениями. Высшие растения в отличие от низших – сложные, дифференцированные на органы и ткани многоклеточные организмы, приспособленные к обитанию в наземной среде. Зигота высших растений, как правило, превращается в типичный многоклеточный зародыш, с чем связано одно из названий высших – зародышевые растения (Embriobionta).

ПОДЦАРСТВО БАГРЯНКИ – RHODOBIONTA

Подцарство багрянки, или красные водоросли (Rhodobionta), включает единственный отдел (Rhodophyta), насчитывающий более 600 родов и около 4000 видов.

За небольшим исключением багрянки – морские обитатели. Они всегда прикреплены к камням, ракушкам и составляют вместе с бурыми водорослями самую большую группу растений морского бентоса. Многие багрянки живут на больших глубинах; глубоководные формы отличаются особенно яркой красной окраской. Нередко в пределах одного и того же вида глубоководные особи имеют ярко-малиновые талломы, тогда как мелководные окрашены в желтоватый цвет.

Их своеобразие прежде всего заклю-

чается в наборе пигментов. В хлоропластах багрянок, помимо хлорофиллов *a* и *d* и каротиноидов, содержится еще ряд водорастворимых пигментов — *фикобилинов:* красные фикоэритрины и синие фикоцианины и аллофикоцианин. От соотношения этих пигментов и зависит окраска таллома, т. е. слоевища, которая может изменяться от малиново-красной (преобладание фикоэритрина) до голубовато-стальной (при избытке фикоцианина). Продуктом ассимиляции является так называемый «багрянковый крахмал», который откладывается в цитоплазме вне связи с хлоропластами. Этот полисахарид более близок к амилопектину и гликогену, чем к крахмалу.

Таллом у багрянок чаще всего имеет вид разветвленных многоклеточных нитей, прикрепленных к субстрату с помощью ризоидов, реже внешне напоминает цветковые растения. Подавляющее большинство имеет псевдопаренхимные талломы, возникающие вследствие переплетения одной или многих нитей. Иногда багрянки — одноклеточные организмы.

Клеточная оболочка двухслойна и состоит из пектина (наружный) и гемицеллюлоз (внутренний слой), которые могут сильно набухать и часто сливаются в общую слизь мягкой или хрящеватой консистенции, заключающую протопласты. Пектиновые вещества багрянок — это соли кальция и магния особых пектиновых кислот. Они способны растворяться в кипящей воде с образованием слизистых растворов. К группе пектиновых веществ относятся также коллоидные вещества, которые содержатся в клеточных стенках и межклетниках многих багрянок. Они представляют собой сложную смесь содержащих серу полисахаридов — фикоколлоидов, являющихся самыми важными продуктами, получаемыми из морских водорослей.

Клетки одно- или многоядерные. Хлоропласты, как правило, многочисленные, в виде зерен или пластинок. Размножение вегетативное, бесполое и половое. Бесполое размножение осуществляется с помощью неподвижных клеток, развивающихся в спорангиях. В спорангиях перед образованием спор происходит мейоз.

Половой процесс оогамный. Женский орган, называемый *карпогоном*, у большинства багрянок состоит из расширенной базальной части — брюшка, заключающего гаплоидную яйцеклетку, и отростка — *трихогины*. Карпогон обычно развивается на особой короткой карпогониальной ветви. Антеридии — мелкие бесцветные клетки. Содержимое антеридиев освобождается в виде мелких, голых, лишенных ундулиподиев мужских оплодотворяющих гаплоидных элементов — *спермациев*. Выпавшие из антеридиев спермации пассивно переносятся токами воды и прилипают к трихогине. В месте контакта спермация и трихогины их стенки растворяются и ядро спермация перемещается по трихогине в брюшную полость карпогона, где сливается с женским ядром. После оплодотворения базальная часть карпогона отделяется перегородкой от отмирающей позднее трихогоны и образует карпоспоры, содержащие зиготу.

Таким образом багрянки обладают своеобразным циклом развития. Подвижные стадии в цикле развития полностью отсутствуют, а споры и гаметы всегда лишены ундулиподиев.

Багрянки представляют собой единую естественную древнюю группу организмов. По набору пигментов, отсутствию жгутиковых стадий и ряду других признаков багрянки напоминают цианобактерии, но отличаются прежде всего строением клетки и наличием полового процесса. Происхождение и родство багрянок дискуссионны.

Один из типичных представителей багрянок — *порфира (Porphyra)*. Листовидный пурпурный таллом видов этого рода прикрепляется к субстрату своим основанием и достигает 0,5 м в длину, редко больше. В морях на скалах в области прибоя растет *немалион (Nemalion)*, слизистые бледно-розовые шнуры которого достигают 10—20 см длины и 2—5 мм толщины. *Каллитамнион щитковидный (Callithamnion corymbosum)* образует изящные кустики ярко-розового цвета до 10 см высоты, состоящие из сильно разветвленных нитей. У *делессерий (Delesseria)* таллом представлен ярко-красными «листьями» с перистым «жил-

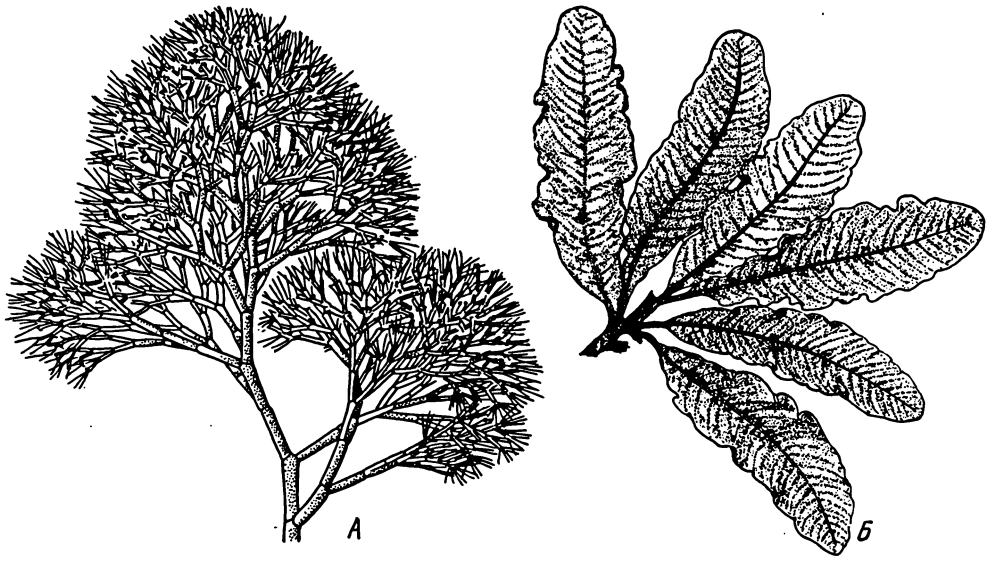


Рис. 98. Багрянки. *А* — каллитамнион (*Callithamnion*); *Б* — делессерия (*Delesseria*)

кованием», которые образовались путем срастания боковых ветвей главной оси (рис. 98). «Ветви» видов рода *кораллина (Corallina)*, распространенных в теплых морях, состоят из сильно пропитанных известью члеников, соединенных друг с другом сочленениями с малым содержанием извести, что придает всему кустику гибкость, помогающую противостоять действию волн и расти в местах сильного прибоя.

Многие багрянки находят практическое применение. В древности из некоторых средиземноморских видов добывали красную краску. В странах Восточной Азии, на Гавайских и других островах ряд видов употребляют в пищу. Из них готовят салаты, приправы, варят супы. Нередко едят сушеными или засахаренными. Среди багрянок особенно ценны виды родов *родимения (Rodimenia)* и порфира, распространенные во многих наших морях. В Японии развито промышленное культивирование порфиры. Некоторые багрянки служат сырьем для получения агар-агара, широко используемого в микробиологии для приготовления сред при культивировании микроорганизмов, а также в пищевой промышленности. В некоторых странах виды багрянок используют на корм скоту.

ПОДЦАРСТВО НАСТОЯЩИЕ ВОДОРОСЛИ – PHYCOBIONTA

Настоящие водоросли — низшие фотоавтотрофные растения, живущие преимущественно в воде. Тело водорослей обычно лишено тканей и не расчленено на органы, т. е. является слоевищем. Слоевище может быть одноклеточным, колониальным или многоклеточным. Микроскопически малые водоросли нередко вызывают известное многим «цветение» воды в водоемах. Слоевище многоклеточных водорослей различно по форме и строению. Крупнейшие водоросли могут достигать 60 м в длину. Водоросли — древнейшие представители растительного мира, возникшие в протерозое. Благодаря постоянству условий жизни в водной среде, где водоросли возникли и пережили длительные геологические эпохи, они не только сохранились до наших дней, но и мало отличаются от первоначальных форм. Разные группы водорослей различаются набором пигментов, строением хлоропластов, продуктами фотосинтеза, накапливающимися в клетке, числом и строением ундулиподиев.

Считается, что все отделы этого подцарства ведут свое происхождение от различных групп одноклеточных организ-

мов, т. е. непосредственно не родственны друг другу. Во многих современных системах отдельные группы окрашенных «жгутиковых» объединены с филогенетически выводимыми из них отделами водорослей и помещены в начале соответствующих отделов. Существуют и иные взгляды, основанные на теории эндосимбиоза.

Известны разные системы настоящих водорослей. Их обычно подразделяют на несколько отделов. Назовем отделы пирофитовых (Pyrrophyta), золотистых (Chrysophyta), диатомовых (Bacillariophyta), бурых (Phaeophyta), желто-зеленых (Xanthophyta), эвгленовых (Euglenophyta), зеленых (Chlorophyta) и харовых водорослей (Charophyta).

Часть перечисленных отделов зоологи относят к царству животных. В учебнике будут рассмотрены лишь некоторые важнейшие таксоны настоящих водорослей, имеющие особое теоретическое или практическое значение.

Большинство настоящих водорослей живет в пресноводных водоемах и морях. Однако существуют экологические группы наземных, почвенных водорослей, водорослей снега и льда и т. п. Водоросли, обитающие в воде, делятся на две большие экологические группы: планктонные и бентосные. *Планктоном* называют совокупность свободно плавающих в толще воды мелких, преимущественно микроскопических организмов. Растительная часть планктона, образуемая настоящими водорослями и некоторыми багрянками, составляет фитопланктон. Значение фитопланктона для всех обитателей водоемов огромно, так как фитопланктоном производится основная масса органических веществ, за счет которых прямо или косвенно (через цепи питания) существует весь остальной живой мир воды. Важную роль в образовании фитопланктона играют диатомовые водоросли.

К бентосным водорослям относятся макроскопические организмы, прикрепленные ко дну водоемов или предметам и живым организмам, находящимся в воде. Большинство бентосных водорослей обитает на глубине до 30—50 м. Лишь некоторые виды, относящиеся преимущественно к багрянкам, которые были рассмотрены в предыдущем разделе, достигают глубины 200 м и более. Бентосные водоросли — важный корм для многих пресноводных и морских рыб.

Наземные водоросли также довольно многочисленны, но обычно не замечаются из-за микроскопически малых размеров. Однако позеленение тротуаров, порошковатые зеленые налеты на стволах толстых деревьев указывают на скопления почвенных водорослей [1].

Водоросли, населяющие почвы, также можно обнаружить лишь под микроскопом. Эти микроскопически малые организмы широко встречаются в почвах большинства климатических зон. Многие из них способствуют накоплению в почвах органического вещества.

Водоросли льда и снега микроскопически малы и обнаруживаются только при скоплении большого количества особей. Наибольшую известность с давних пор получило явление так называемого «красного снега». Главным организмом, вызывающим покраснение снега, является один из видов одноклеточной водоросли — *хламидомонада снежная (Chlamydomonas nivalis)*. Кроме свободноживущих водорослей важную роль в природе играют водоросли-симбионты, являющиеся фотосинтезирующей частью лишайников. Их значение в жизни этих необычных организмов уже рассматривалось.

Клетки большинства настоящих водорослей устроены так же, как у высших растений. Кнаружи от плазмалеммы находится твердая клеточная стенка. Исключение составляют некоторые примитивные водоросли, а также зооспоры и гаметы большинства водорослей. У них клетка снаружи ограничена только цитоплазматической мембраной. Клеточная стенка состоит из аморфного, образованного гемицеллюлозами и пектиновыми веществами матрикса, в который обычно погружены микрофибриллы целлюлозы. Нередко в толще клеточной стенки присутствуют добавочные компоненты:

---

[1] Позеленение нередко вызывается и цианобактериями.

кремний, карбонат кальция, альговая кислота и др.

Цитоплазма у большинства водорослей расположена тонким постенным слоем, окружая большую вакуоль с клеточным соком. В цитоплазме хорошо различимы элементы эндоплазматической сети, рибосомы, митохондрии, аппарат Гольджи, клеточное ядро, хлоропласты. Хлоропласты настоящих водорослей чрезвычайно разнообразны по форме и в большинстве случаев занимают постенное положение. В матриксе хлоропластов рассеяны хлоропластные рибосомы, фибриллы ДНК, липидные гранулы и особые включения, напоминающие по форме небольшую косточку, — *пиреноиды*.

У настоящих водорослей различают вегетативное, бесполое и половое размножение. К вегетативному можно отнести те процессы размножения, при которых части таллома отделяются без каких-либо заметных изменений в протопластах. Самая простая форма — фрагментация, т. е. разрыв на отдельные участки талломов нитчатых водорослей. Существуют и более специализированные формы вегетативного размножения.

Споровое (бесполое) размножение может осуществляться с помощью *зооспор* — подвижных клеток, снабженных ундулиподиями, или (у более значительного числа водорослей) с помощью *апланоспор* — неподвижных клеток, лишенных ундулиподиев.

Половое размножение широко распространено у представителей всех отделов настоящих водорослей. Его сущность — слияние, или копуляция, двух половых клеток — гамет (возникающих в специальных материнских клетках — гаметангиях), в результате чего образуется зигота. У настоящих водорослей существует хологамия, изогамия, гетерогамия и оогамия. Иногда у некоторых зеленых водорослей сливается содержимое двух вегетативных недифференцированных клеток, физиологически выполняющих функции гамет. Такой половой процесс называется *конъюгацией*.

У водорослей в цикле развития впервые возникло и закрепилось чередование полового и бесполого поколений, т. е. спорофита и гаметофита. Соотношение диплоидной и гаплоидной фаз в жизненном цикле разных групп водорослей неодинаково. Существенно различаются и особенности поколений: диплоидного бесполого спорофита и гаплоидного полового гаметофита. Оба поколения могут быть одинаковы морфологически (изоморфная смена поколений) или же резко различимы по внешнему виду (гетероморфная смена поколений). Изоморфная смена поколений характерна для морских видов зеленых водорослей (ульва, кладофора) и большинства багрянок. Гетероморфная смена поколений особенно распространена среди бурых водорослей (рис. 99), но может встречаться и у зеленых водорослей и багрянок.

ОТДЕЛ ЗЕЛЕНЫЕ ВОДОРОСЛИ – CHLOROPHYTA

Это самый обширный отдел среди всех водорослей, насчитывающий свыше 13 тыс. видов. Зеленые водоросли разнообразны по внешнему виду: одноклеточные, сифональные, многоклеточные нитчатые и пластинчатые. Представители отдела большей частью обитают в пресных водах, хотя имеются морские и наземные виды. Их отличительный признак — чисто зеленый цвет слоевищ, сходный с окраской высших растений, вызванный преобладанием хлорофилла над другими пигментами. Из ассимиляционных пигментов у них обнаружены хлорофиллы *a* и *b*, α- и β-каротины. Хлоропласты окружены оболочкой из двух мембран. Пиреноид отсутствует или имеется. Ундулиподии у подвижных форм в числе двух, четырех, реже многих; они одинаковой длины и одинакового строения. Клетки одноядерные и многоядерные, в большинстве покрыты целлюлозной и пектиновой оболочкой, редко голые. Наблюдаются изо- и гетероморфная смены поколений. Запасной продукт — крахмал, откладывающийся внутри хлоропластов, редко масло.

Большой род зеленых водорослей *хламидомонада (Chlamydomonas)* включает около 320 видов одноклеточных организмов. Виды этого рода обитают в лужах, канавах и других пресных водоемах. При

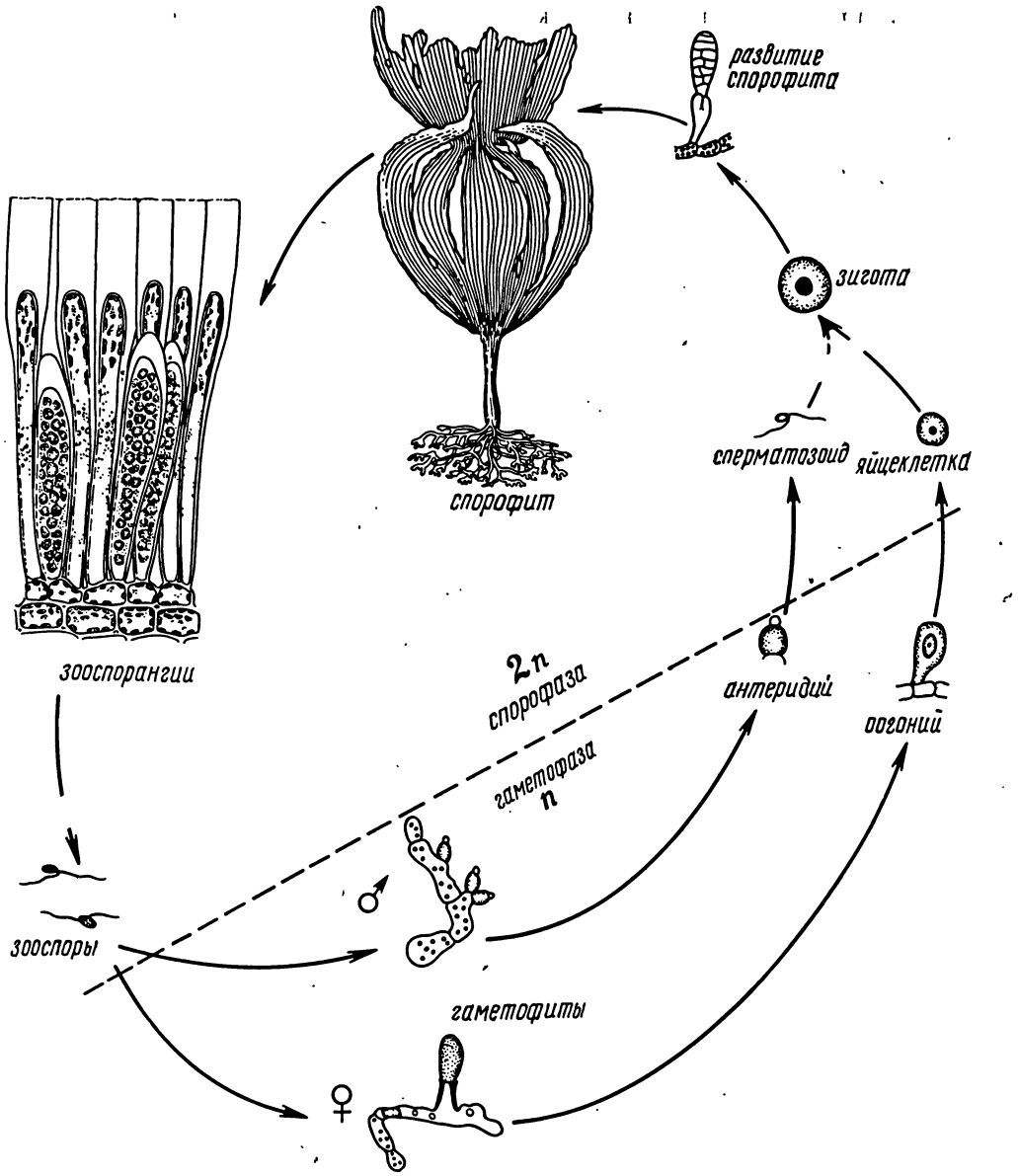


Рис. 99. Чередование поколений и смена ядерных фаз у бурой водоросли ламинарии (*Laminaria*)

массовом их развитиии вода нередко принимает зеленую окраску. Хламидомонады имеют эллипсоидальную форму клетки с небольшим бесцветным «носиком» на переднем конце, от которого отходят два равных по длине ундулиподия. Оболочка обычно плотно прилегает к протопласту. Протопласт содержит одно ядро, обычно чашевидный хлоропласт, в который погружены переноид, пигментный «глазок» и пульсирующие вакуоли, находящиеся в передней части клетки (рис. 100).

При подсыхании водоема хламидомонады теряют ундулиподии, стенки их ослизняются, и в таком неподвижном состоянии они размножаются. Стенки дочерних клеток также ослизняются,

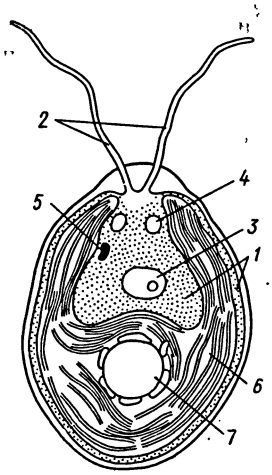


Рис. 100. Зеленые водоросли. Хламидомонада (*Chlamydomonas*):
1 — цитоплазма, *2* — ундулиподии («жгутики»), *3* — ядро, *4* — пульсирующая вакуоль, *5* — пигментный «глазок», *6* — хлоропласт, *7* — пиреноид

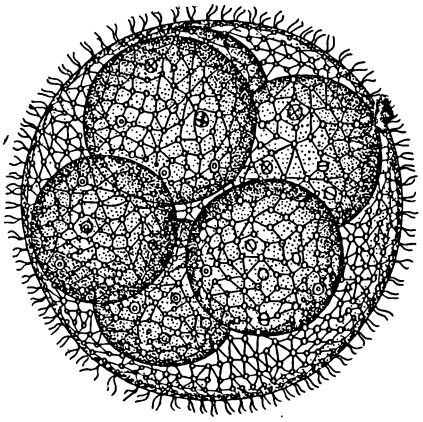


Рис. 101. Зеленые водоросли. Вольвокс золотистый (*Volvox aureus*). Пример колониальной формы. Внутри материнской колонии видны дочерние

и таким образом получается система вложенных друг в друга слизистых обверток, в которых группами расположены неподвижные клетки. При перенесении в воду клетки снова вырабатывают ундулиподии и возвращаются к монадному состоянию.

При половом размножении у большинства видов хламидомонад в клетках образуются одинаковые гаметы (изогаметы), похожие на зооспоры, но меньших размеров и в большем числе. Для некоторых видов характерна гетерогамия или оогамия.

Вольвокс (Volvox) — колониальная водоросль, имеющая шаровидную форму (2—3 мм в диаметре). Колонии вольвокса состоят из многих (500—60 000) клеток, расположенных по периферии шара в один слой. Внутренняя полость шара занята слизью. Каждая клетка снабжена двумя ундулиподиями, направленными кнаружи шара, и по своему строению напоминает клетку хламидомонады. Это вегетативные клетки, выполняющие функции питания и движения, но не способные к размножению. Движение колоний вольвокса вполне координированное, так как клетки не изолированы друг от друга, а соединены с помощью цитоплазматических тяжей, проходящих через клеточные стенки. Кроме вегетативных имеются специализированные клетки, отличающиеся более крупными размерами и отсутствием ундулиподий, выполняющие функции полового размножения (рис. 101).

Вегетативное размножение у вольвоксов осуществляется с помощью дочерних колоний, образующихся в материнских клетках путем последовательных продольных делений их протопластов. Затем дочерние колонии выпадают внутрь материнского шара и освобождаются лишь после его разрушения. При половом размножении часть специализированных клеток преобразуется в женские оогонии, в которых развиваются яйцеклетки. В других, также специализированных клетках, развивается большое число мужских гамет — сперматозоидов. Группа сперматозоидов отделяется от материнского организма, подплывает к другой особи и распадается на отдельные сперматозоиды, которые, проникая в оогонии, оплодотворяют яйцеклетки. В результате слияния гамет образуется диплоидная зигота, называемая ооспорой. Ооспора прорастает (обычно весной): содержимое ее претерпевает мейоз, а затем — многократное деление. В результате возникает пластинка гаплоидных клеток, после чего постепенно формируется новое шаровидное тело вольвокса. Таким образом, у вольвокса основной цикл раз-

вития проходит в гаплоидной фазе, диплоидна лишь зигота.

Представители рода *хлорелла (Chlorella)* также широко распространены в пресных водах, морях, на сырой земле, коре деревьев. Их шаровидные клетки одеты гладкой оболочкой, содержат обычно чашевидный хлоропласт и одно ядро. При бесполом размножении содержимое клетки распадается на четыре или более частей – автоспор, которые еще внутри оболочки материнской клетки одеваются собственными оболочками. Освобождаются автоспоры после разрыва стенки материнской клетки. Половой процесс отсутствует. Хлорелла характеризуется очень быстрыми темпами размножения и нередко служит объектом для изучения фотосинтеза. Она способна использовать от 10 до 12% световой энергии (против 1–2% у наземных растений). Относится к числу полезнейших водорослей, так как в сухом веществе содержит до 50 полноценных белков, жирные масла, витамины В, С и К. Существуют промышленные установки по разведению хлореллы для получения дешевого корма.

Многочисленные виды *спирогир (Spirogyra)* обитают в пресных водах и примечательны половым процессом типа конъюгации. Их нитчатый таллом, плавающий на поверхности воды, состоит из крупных клеток. Растет спирогира за счет деления клеток, которое происходит обычно ночью. Сначала делится ядро, затем как бы перешнуровывается сама клетка. Вегетативное размножение осуществляется путем разрыва нитей на отдельные участки, иногда даже на отдельные клетки. При половом размножении обычно две нити располагаются параллельно друг другу. Супротивные клетки образуют выросты, направленные друг к другу и срастающиеся концами. Оболочки их в месте соприкосновения растворяются и получается сквозной канал, через который сжавшееся содержимое одной клетки в течение нескольких минут перемещается в другую и сливается с ее протопластом, тоже сжавшимся к этому времени. Образовавшаяся в результате слияния протопластов конъюгирующих клеток зигота округляется, формируется толстая трехслойная оболочка и вся клетка переходит в состояние покоя. При прорастании зиготы происходит редукционное деление. Таким образом, спирогира проходит жизненный цикл в гаплоидной фазе, диплоидна у нее только зигота (рис. 102).

Особое строение имеют некоторые зеленые водоросли, относящиеся к классу сифоновых, характеризующиеся сифональным типом тела. Отличительная черта – отсутствие клеточных перегородок в теле растения. Внешне сифоновые нередко имитируют листостебельные растения. Таллом часто крупных размеров, иногда достигает 25–50 см в длину, одет толстой оболочкой, под которой находится постенный слой цитоплазмы, изнутри граничащий с непрерывной вакуолью и содержащий много ядер.

ОТДЕЛ ДИАТОМОВЫЕ ВОДОРОСЛИ (ИЛИ ДИАТОМЕИ) – BACILLARIOPHYTA

Диатомовые водоросли – совершенно особая группа одноклеточных организмов, резко отличающаяся от остальных водорослей. Клетки диатомей снаружи окружены твердой кремнеземной оболочкой, называемой панцирем. Диатомовые водоросли живут одиночно или объединены в колонии, различного типа цепочки, ленты, звездочки, нити, кустики. Отдельная клетка состоит из протопласта, окруженного кремнеземной оболочкой. Целлюлозная оболочка отсутствует. Стенки панциря пронизаны мельчайшими отверстиями, обеспечивающими обмен веществ между протопластом и окружающей средой.

По форме панциря все диатомеи делятся на две группы: *центрические* – с радиально-симметричным панцирем и *пеннатные*, имеющие двустороннесимметричный панцирь. Панцирь большинства диатомей состоит из двух почти равных частей, напоминая коробку, закрытую крышкой. Наружная, большая часть панциря, – *эпитека*, подобно крышке, находит своими краями на внутреннюю половину – *гипотеку*, соответствующую нижней половине коробки. У части пеннатных диатомей сверху имеется особый продольный шов, про-

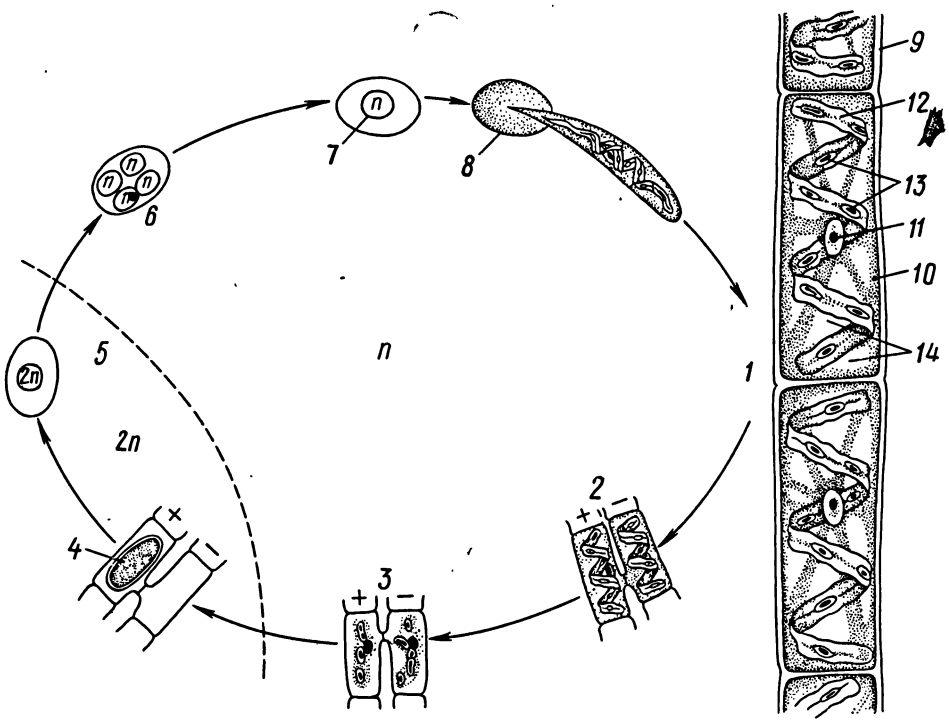


Рис. 102. Чередование поколений и смена ядерных фаз у зеленой водоросли спирогиры (*Spirogyra*):

1 — часть таллома, *2—4* — последовательные стадии конъюгации, *4—5* — зигота, *6* — зигота с четырьмя гаплоидными ядрами, возникшими в результате мейоза, *7* — зигота с одним функционирующим гаплоидным ядром (прочие отмерли), *8* — прорастание зиготы, *9* — клеточная стенка, *10* — цитоплазма, *11* — ядро, *12* — хлоропласт, *13* — пиреноиды, *14* — вакуоли

дольно прорезывающий стенку створки (рис. 103).

Хлоропласты у диатомовых водорослей либо мелкие, в форме зерен, лишенных пиреноидов, либо крупные — в форме пластинок с одним или несколькими пиреноидами. Хлоропласты окрашены в различные оттенки желто-бурого цвета в зависимости от набора пигментов, среди которых преобладают каротин, ксантофилл и особый пигмент диатомин из группы ксантофиллов. Эти пигменты маскируют хлорофилл. Главный запасной питательный продукт — жирное масло.

Размножаются диатомовые водоросли чаще всего вегетативным делением клетки на две половины. Каждая дочерняя клетка получает лишь половину материнского панциря. Вторая половина сразу же достраивается, но обязательно — гипотека. Половой процесс хологамный, изогамный, гетерогамный и оогамный. Все диатомовые водоросли — диплоидные организмы, а гаплоидная фаза у них бывает только перед слиянием ядер гамет.

Диатомовые водоросли живут повсюду: в пресноводных водоемах, морях и океанах. В водоемах они образуют значительную часть планктона и бентоса. Предпочитают неглубокие места, но иногда встречаются и на глубине 100 м. Наиболее богата по видовому составу и количеству диатомей бореальная, т. е. северная зона.

Диатомовые водоросли занимают совершенно исключительное по своему значению место в общем круговороте веществ в природе. Они служат основным кормом и первоначальным звеном в цепи питания для многих организмов. Ими питается молодь очень многих рыб. Питательная ценность планктонных диатомей велика и не уступает ценности пищевых

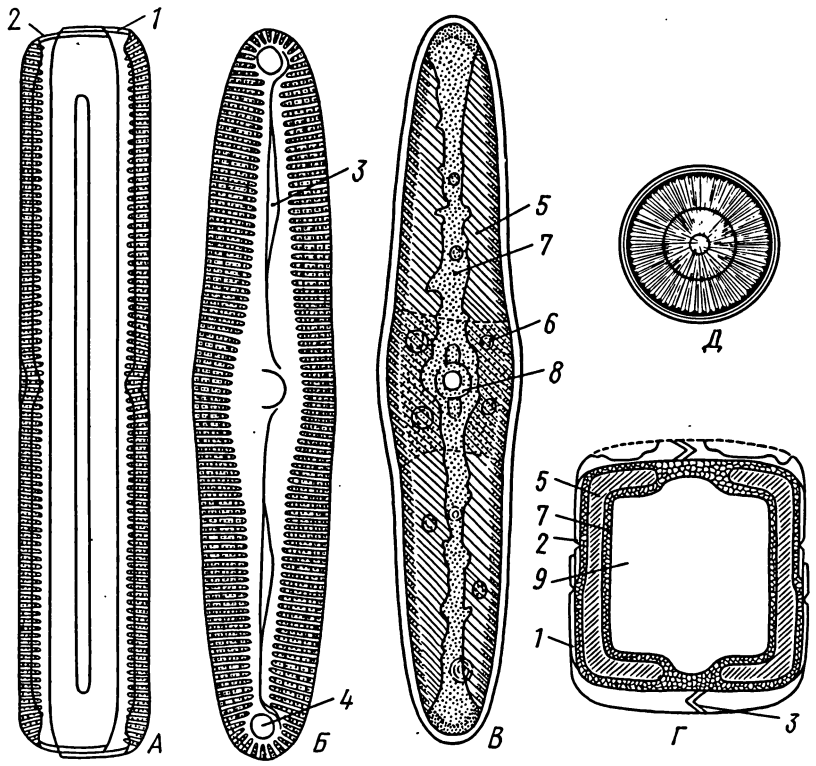


Рис. 103. Диатомовые водоросли. *А* — пиннулярия (*Pinnularia*), вид со стороны пояска; *Б* — она же, вид со стороны шва; *В* — она же, вскрытая клетка; *Г* — она же, поперечный срез через клетку; *Д* — циклотелла (*Cyclotella*): *1* — эпитека, *2* — гипотека, *3* — шов, *4* — узелок, *5* — хромопласт, *6* — пиреноиды, *7* — цитоплазма, *8* — ядро, *9* — вакуоль

растений. Отмирая, диатомеи дают массу детрита и растворимых органических веществ, идущих на питание бактерий и простейших. Диатомовые водоросли играют первостепенную роль в осадконакоплении. Непрерывно опускаясь из поверхностных вод и отмирая в бентосе, панцири диатомей скапливаются в огромном количестве на дне, образуя в океанах и пресноводных водоемах так называемые диатомовые илы. Известна горная порода диатомит, на 50—80% состоящая из панцирей диатомовых водорослей.

ОТДЕЛ БУРЫЕ ВОДОРОСЛИ – PHAEOPHYTA

Почти все представители этого отдела живут в морях как донные, эпифитные, реже как вторично планктонные организмы. Все бурые водоросли — многоклеточные организмы. Архаичные представители отдела — ветвистые однорядные или многорядные нити; высокоорганизованные имеют крупные расчлененные талломы. Это самые крупные из известных водорослей, иногда достигающие в длину несколько десятков метров.

Клетки бурых водорослей имеют сильно ослизняющиеся стенки, содержат одно ядро, одну или много вакуолей. Для водорослей этого отдела характерны хлоропласты, окрашенные в бурый цвет, благодаря тому, что помимо хлорофиллов *a* и *c* (хлорофилл *b* отсутствует) и β-каротина имеется избыток бурых пигментов — ксантофиллов и особенно фукоксантина. Запасной полисахарид — ламинарин. Он откладывается вне хлоропласта — в цитоплазме. Кроме ламинарина запасными продуктами служат шести-

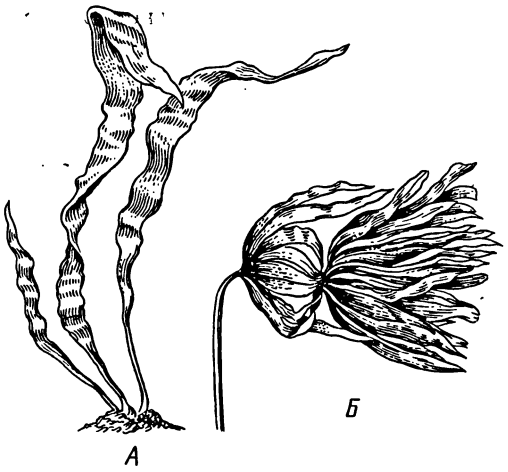


Рис. 104. Бурые водоросли. *А* – ламинария сахарная (*Laminaria saccharina*); *Б* – ламинария северная (*L. hyperborea*)

атомный спирт маннит и жиры. Зооспоры и гаметы имеют ундулиподии и глазок.

Размножение вегетативное, бесполое и половое. Вегетативное размножение осуществляется с помощью частей таллома, споровое (бесполое) – с помощью гаплоидных спор, прорастающих в гаплоидные половые растения – гаметофиты, на которых образуются половые органы. Половой процесс изогамный, гетерогамный и оогамный. Зигота без периода покоя прорастает в диплоидное растение. У громадного большинства бурых водорослей наблюдается смена поколений: у одних изоморфная, у других гетероморфная (см. рис. 99).

В хозяйственном отношении наиболее важен род *ламинария (Laminaria)*, представители которого известны под названием «морской капусты». Ламинария имеет гетероморфный цикл с обязательным чередованием спорофитов и гаметофитов. Зрелые спорофиты ламинарий – крупные растения длиной 0,5–6 м (иногда и больше). Их слоевище имеет одну или несколько пластин, расположенных на простом или разветвленном «стволе». «Ствол» прикрепляется к субстрату с помощью ризоидов. «Ствол» и ризоиды многолетние, а пластина меняется ежегодно. На пластине возникают одногнездные зооспорангии, в которых развиваются подвижные зооспоры, прорастающие в гаметофиты. Они представлены микроскопическими, часто редуцированными до нескольких клеток нитчатыми заростками, которые несут половые органы. На мужских гаметофитах образуются антеридии в виде мелких клеток, развивающих по одному сперматозоиду, а на женских – оогонии, где формируется по одной яйцеклетке. Яйцеклетка выходит из оогония и оплодотворяется вне его, после чего сразу же прорастает в спорофит. Слоевища ламинарий используют в пищу, в медицине и как источник получения йода (рис. 104).

В северных морях широко распространен род *фукус (Fucus)* – довольно обычный обитатель береговой зоны. У фукусов нет чередования поколений, а есть лишь смена ядерных фаз: вся водоросль диплоидна, гаплоидны только гаметы. Размножение спорами отсутствует. Половой процесс – оогамия.

Талломы фукуса плоские, ремневидные, дихотомически разветвленные, темно-бурого цвета, достигают 0,5–1,2 м длины и 1–5 см ширины. Вдоль лопастей таллома с гладкими или зазубренными краями проходит срединная жилка, в нижней части переходящая в «черешок», который прикрепляется к субстрату. Таллом нарастает благодаря деятельности верхушечных клеток, расположенных на концах плоских разветвлений. При размножении концы таллома вздуваются.

Значение водорослей в природе и в жизни человека

Благодаря широкому распространению водоросли имеют большое значение в жизни отдельных биогеоценозов и в круговороте веществ в природе. Геохимическая роль водорослей связана прежде всего с круговоротом кальция и кремния. Составляя основную часть растительности водной среды и участвуя в фотосинтезе, они служат одним из главных источников органического вещества в водоемах. В Мировом океане водоросли ежегодно создают около 550 млрд. т (около $^1/_4$) всех органических веществ планеты. Урожайность их здесь оценивается в 1,3–2,0 т сухого вещества

на 1 га поверхности воды за год. Огромна их роль в питании гидробионтов, особенно рыб, а также в обогащении гидросферы и атмосферы Земли кислородом.

Некоторые водоросли вместе с гетеротрофными организмами осуществляют процессы естественного самоочищения сточных и загрязненных вод. Многие из них — индикаторы загрязнения и засоления местообитаний. Почвенные водоросли активно участвуют в почвообразовании.

Хозяйственное значение водорослей заключается в непосредственном использовании их в качестве пищевых продуктов или как сырья для получения различных веществ, ценных для человека. Некоторые бурые водоросли применяются как удобрения и для кормления домашних животных. Водоросли питательны, богаты витаминами, солями йода и брома. Морская капуста (ламинария) назначается при склерозе, нарушении деятельности щитовидной железы, как легкое слабительное.

Морские водоросли — сырье для некоторых отраслей промышленности. Наиболее важные продукты, получаемые из них, — агар-агар и альгин. Агар широко применяется в пищевой, бумажной, фармацевтической, текстильной и других отраслях промышленности. Незаменим агар в микробиологической практике при культивировании микроорганизмов. В СССР агар получают из анфельции, добываемой в Белом и дальневосточных морях. Альгин и альгинаты, извлекаемые из бурых водорослей, обладают превосходными клеящими свойствами. Их добавляют в пищевые продукты, в таблетки при изготовлении лекарственных препаратов, используют при выделке кож, при производстве бумаги и тканей. Из альгинатов делают и растворимые нити, используемые в хирургии. Возможности практического использования водорослей далеко не исчерпаны.

Глава X
ПОДЦАРСТВО ВЫСШИЕ РАСТЕНИЯ — EMBRYOPHYTA, или EMBRYOBIONTA

Высшие растения — одно из трех подцарств царства растений. Поскольку все высшие растения содержат зародыш, они получили название зародышевых (Embryophyta, или Embryobionta). А в связи с тем, что их тело обычно расчленено на стебель, корень и лист, эту группу нередко еще называют листостебельными или побеговыми (Cormophyta, или Cormobionta).

В отличие от низших высшие растения — сложные дифференцированные многоклеточные организмы, приспособленные главным образом к жизни в наземной среде. Для них характерно закономерное чередование двух поколений — полового (гаметофит) и бесполого (спорофит). Зигота у высших растений превращается в многоклеточный зародыш. Спорофит у подавляющего большинства таксонов расчленен на побеги (стебли и листья) и корни.

Подцарство объединяет не менее 300 тыс. видов, входящих в отделы риниофиты (вымерли), моховидные, плауновидные, хвощевидные, папоротниковидные, голосеменные и покрытосеменные (цветковые). Все перечисленные отделы, исключая моховидные, характеризуются преобладанием спорофита, в органах которого имеются сосуды или трахеиды, поэтому их нередко называют *сосудистыми растениями* (Tracheophyta).

Высшие растения делятся на две очень неравные по значению и величине группы — *высшие споровые* и *семенные растения*. У высших споровых процессы полового и бесполого размножения разделены. Бесполое размножение осуществляется спорами, образующимися в спорангиях спорофитов в результате мейоза, а половое — гаметами, созревающими в половых органах гаметофитов. Семенные растения имеют многоклеточное

образование – семя, формирующееся в результате связанных и последовательно протекающих процессов бесполого и полового размножения.

По времени происхождения высшие споровые значительно древнее семенных растений. Они были первыми сосудистыми растениями, заселившими сушу. Семенные растения произошли от высших споровых в процессе эволюции.

Подцарство высших растений обычно подразделяют на 9 отделов, из которых представители первых двух полностью вымерли: отдел риниофиты (Rhyniophyta), отдел зостерофиллофиты (Zosterophyllophyta); отдел моховидные (Bryophyta); отдел плауновидные (Lycopodiophyta); отдел псилотовидные (Psilotophyta); отдел хвощевидные (Equisetophyta); отдел папоротниковидные (Polypodiophyta); отдел голосеменные (Gymnospermae, Pinophyta); отдел покрытосеменные, или цветковые (Angiospermae, Magnoliophyta).

Голосеменные и покрытосеменные являются семенными растениями, все прочие – высшие споровые.

ВЫСШИЕ СПОРОВЫЕ РАСТЕНИЯ

Высшие споровые растения заселили сушу в конце силурийского периода, около 415–430 млн. лет назад. Наземные условия существования резко отличаются от условий жизни в воде. На Земле растение живет одновременно в двух существенно разных средах: воздушной и почвенной. Воздушная среда характеризуется гораздо большим содержанием кислорода, чем водная, а почвенная – иными условиями минерального питания и особенно водоснабжения. Поэтому переход предков высших растений в совершенно новые для них условия обитания мог произойти лишь по мере появления у них специальных приспособлений, для водоснабжения и транспорта питательных веществ, для защиты от высыхания и для обеспечения полового процесса. Приспособления эти выразились в возрастающих различиях спорофита и гаметофита, в появлении многоклеточных половых органов, защищенных слоем стерильных клеток, и в развитии у спорофита тканей и органов.

Возможно, что переходу растений из воды на сушу способствовал возникший симбиоз с грибами. Присутствие гриба в тканях подземных органов древнейших растений, вероятно, способствовало более интенсивному использованию минеральных веществ, особенно фосфатов, в бедных питательными веществами субстратах силурийского и девонского периодов.

Первые растения суши были невелики по размерам и скорее всего внешне напоминали современные мхи. С этого момента эволюция прошла гигантское расстояние и дала поразительное разнообразие самых различных форм высших споровых растений.

Существуют две основные версии происхождения высших споровых растений от водорослевого предка. Согласно одной из них непосредственно от водорослей (скорее всего, зеленых) произошли риниофиты, которые дали начало всем прочим наземным растениям. Другая версия предполагает независимое происхождение от водорослей риниофитов и моховидных. Эта версия, которой придерживаются многие ботаники, отражена на схеме эволюционных взаимоотношений отделов высших растений (рис. 105).

Уже первые примитивные высшие растения были дифференцированы на элементарные органы. Они представляли собой вильчато (дихотомически) разветвленную ось, конечные веточки которой называют теломами (от греч. «телос» – конец), а участки, расположенные между точками ветвления, – мезомами (от греч. «мезос» – средний). Расчленение спорофита происходило одновременно у обоих полюсов растения. На нижнем полюсе возникли корневищеподобные веточки – ризомоиды (от греч. «ризома» – корневище) и волосковидные ризоиды (от греч. «риза» – корень). Ризомоид представлял собой первичный элементарный орган и был прототипом корня, а ризоиды – прототипом корневых волосков.

В результате дальнейшего морфологического расчленения спорофита появились специальные органы фотосинтеза – листья, которые у высших растений произошли двумя разными путями. Так, у плауновидных они образовались как

выросты (энации) на осевых органах. По своему происхождению они резко отличаются от настоящих листьев других высших растений, которые возникли в результате уплощения боковых веточек или целых систем ветвления риниофитовых предков и, следовательно, представляли собой системы теломов и мезомов. Это — теломные листья, или «плосковетки».

Теломные листья, по-видимому, с самого начала были спороносными. Первоначально они выполняли не только функцию фотосинтеза, но и бесполого размножения. В процессе дальнейшей эволюции постепенно произошло пространственное разделение этих функций. В одних случаях, как у некоторых папоротников, например осмунды, это разделение функций наблюдается в пределах

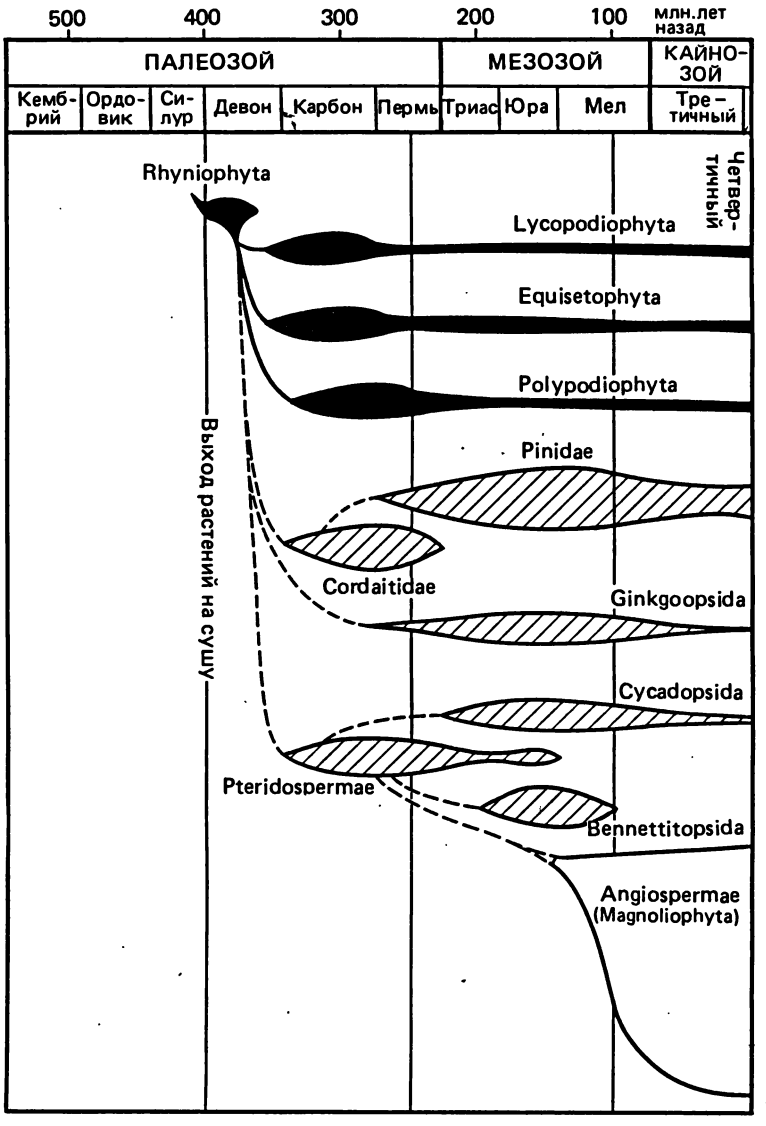


Рис. 105. Филема высших растений (по Эрендорферу, с упрощениями). Моховидные не показаны. Предполагается, что они произошли непосредственно от водорослей. Зачернены таксоны высших споровых, штриховкой показаны голосеменные

одного и того же листа. В других же случаях, например у папоротника страусника (страусопера), разделяются функции между разными листьями: верхние превращаются в спорофиллы, или спороносные листья, нижние — в трофофиллы, или питающие листья. Существует точка зрения, согласно которой из побега со спорофиллами в процессе дальнейшей эволюции высших растений образовались стробил (шишка) голосеменных и цветок покрытосеменных. Возникновение этих органов стало самым крупным событием в эволюции растительного мира, так как сильно повысило уровень организации растений, увеличило их пластичность и открыло более широкие возможности дальнейшего развития. Сложности внешнего расчленения соответствует совершенство внутреннего и большая сложность индивидуального развития — онтогенеза.

Размножаются высшие споровые вегетативно, бесполым и половым путем. При бесполом размножении в специальных образованиях — многоклеточных спорангиях, возникающих на диплоидном спорофите, формируются лишенные жгутиков неподвижные споры. Споры в разной степени кутинизированы и приспособлены к пассивному распространению (ветром, текущей водой, с помощью животных, птиц и др.).

В спорангиях части высших растений все споры одинаковые — это растения равноспоровые. У эволюционно более продвинутых таксонов образуются споры разной величины: мелкие — микроспоры и крупные — мега-, или макроспоры. Споры любого типа при прорастании образуют гаплоидный гаметофит, часто называемый заростком. На сформировавшихся гаметофитах развиваются половые органы: антеридии и архегонии. У равноспоровых растений гаметофит обоеполый, т. е. несет и антеридии, и архегонии. Микроспоры при прорастании образуют мужской гаметофит, несущий только мужские половые органы — антеридии. Из мегаспор образуется женский гаметофит с архегониями. В антеридиях развиваются подвижные, т. е. снабженные ундулиподиями мужские гаметы — сперматозоиды или неподвижные спермии. В архегониях созревают женские гаметы — яйцеклетки.

Процесс оплодотворения у высших споровых, так же как у низших, осуществляется только в присутствии капельно-жидкой воды. В результате оплодотворения, т. е. слияния мужской гаметы с женской, образуется зигота. У высших споровых растений в отличие от низших зигота дает начало многоклеточному зародышу, из которого благодаря росту и дифференцировке развивается новый спорофит. У высших растений спорофит всегда представлен диплоидной фазой. Редукция хромосом происходит при образовании спор, благодаря чему гаметофиты всегда гаплоидны. Диплоидность восстанавливается лишь после слияния гамет.

Таким образом, полный жизненный цикл высшего растения состоит из гаметофазы (гаметофита) и спорофазы (спорофита). У большинства высших споровых растений, исключая моховидные, эти фазы представляют собой отдельные физиологически самостоятельные особи.

Необходимость капельно-жидкой воды в условиях наземного существования, по-видимому, основная причина прогрессирующей редукции полового поколения гаметофита у большинства высших споровых растений. Напротив, спорофит, не нуждающийся для образования и распространения спор в капельно-жидкой воде, претерпел прогрессирующее развитие, и морфологическая эволюция высших растений шла в основном по пути его совершенствования.

ОТДЕЛ РИНИОФИТЫ – RHYNIOPHYTA

Риниофиты (ранее нередко называвшиеся псилофитами) были открыты в 1859 г. в ископаемых остатках. Это древнейшая или одна из древнейших (моховидные, возможно, появились одновременно) групп высших растений. Считается, что риниофиты произошли от зеленых водорослей и первыми заселили сушу. Древнейшим среди известных в ископаемом виде высших растений является *куксония (Cooksonia)*. Это небольшое, около 5—7 см высотой, растение обитало в конце силурийского периода более 415 млн.

лет назад. Хорошо изучены представители ископаемого рода *риния (Rhynia)*, давшего имя всему отделу. Виды риний — влаголюбивые растения, произраставшие на болотистых местах, где они образовывали довольно густые заросли. Некоторые представители рода достигали в высоту 50 см с диаметром стебля 5 мм. Тело риний было расчленено на надземные теломы, обычно заканчивающиеся спорангиями, и горизонтальные корневищеобразные органы — ризомоиды, от которых отходили многочисленные ризоиды. С их помощью всасывалась вода с растворенными в ней минеральными веществами. Спорангии у риний были крупные, достигали длины 12 мм и почти 4 мм в диаметре (рис. 106).

Полагают, что от риниофитов или близких к ним форм произошли все прочие древние группы высших растений, исключая, вероятно, моховидные.

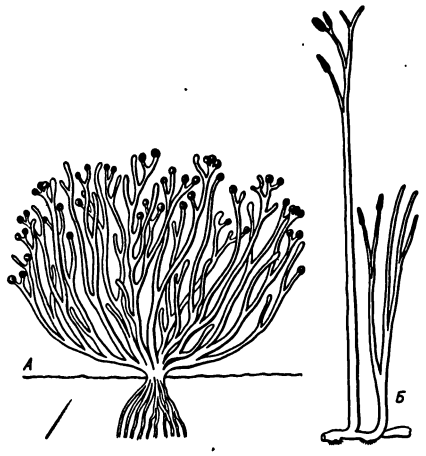


Рис. 106. Риниофиты. *А* — куксония (*Cooksonia*); *Б* — риния большая (*Rhynia major*)

ОТДЕЛ МОХОВИДНЫЕ — BRYOPHYTA

Среди высших растений моховидные образуют наиболее обособленную группу. Ботаническая наука, занимающаяся их изучением, носит название бриологии.

Современные моховидные представлены примерно 25 000 видами. В СССР около 1500 видов. Древнейшие ископаемые формы известны из карбона, но скорее всего они появились значительно раньше, возможно, одновременно с риниофитами.

Моховидные — единственная в истории растительного мира линия эволюции, связанная с регрессивным развитием спорофита.

Они представляют собой тупиковую, или слепую, ветвь развития растений. Заселив многие влажные местообитания, они издавна прочно заняли свое особое место в природе и сохранили его, несмотря на резкие изменения климата, почв и растительного покрова. Моховидные оказывают существенное воздействие на среду обитания многих других растений и животных.

В подавляющем большинстве моховидные — низкорослые многолетние растения размером от 1 мм до нескольких сантиметров, реже до 60 см и более. Тело у части моховидных представляет собой слоевище или (у других) расчленено на стебель и листья. Характерный признак всех моховидных — отсутствие корней. Всасывание воды и прикрепление к субстрату осуществляется у них ризоидами, представляющими собой выросты эпидермы. Моховидные — однодомные или двудомные растения. Внутреннее строение их относительно простое. У листостебельных форм более или менее обособлены ассимиляционная, механическая и проводящие ткани. Элементы проводящих тканей сходны с трахеидами и ситовидными трубками.

Своеобразие моховидных как самостоятельного отдела высших растений особенно заметно проявляется в цикле их развития. Для моховидных, как и для всех высших растений, характерно правильное чередование полового и бесполого поколений. В цикле развития доминирует гаплоидный гаметофит. В этом состоит специфическая особенность моховидных по сравнению с другими высшими растениями. Другая специфическая особенность моховидных в том, что половое (гаметофит) и бесполое (спорофит) поколения представляют собой одно растение. Бесполое поколение у моховидных представлено так называемым *спорогоном* — небольшой коробочкой со спорами и ножкой, нижняя часть которой превращена в гаусторий (присоску), внедряю-

щийся в тело гаметофита. Спорофит таким образом лишен самостоятельности и полностью зависит от гаметофита.

Развитие полового поколения моховидных начинается с момента прорастания споры. Прежде всего развивается ветвистое нитчатое (у большинства мхов) или пластинчатое (у сфагнума) одно- или многоклеточное образование – протонема (предросток), на которой закладываются почки. Из почек у одних мхов вырастают пластинчатые, у других облиственные стебли, называемые *гаметофорами*. На гаметофорах развиваются половые органы моховидных.

Органы полового размножения – гаметангии (женские – архегонии, мужские – антеридии) многоклеточны и, как правило, защищены наружным слоем клеток. Гаметангии чаще располагаются не поодиночке, а группами, что дает им возможность лучше переносить неблагоприятные условия и увеличивает вероятность осуществления полового процесса. Антеридии имеют вид продолговатых или округлых мешочков на ножке. В них формируются самостоятельно движущиеся сперматозоиды с двумя ундулиподиями.

В типическом случае архегонии у моховидных имеют форму бутыльчато-многоклеточных образований с суженной шейкой и расширенным брюшком, где помещается крупная яйцеклетка. При созревании архегония шейковые и брюшковые клетки ослизняются и на их месте образуется узкий канал, по которому сперматозоид может проникнуть к яйцеклетке. Движение сперматозоида к яйцеклетке возможно только в воде. Во время дождя или при обильной росе антеридии вскрываются и выпускают многочисленные сперматозоиды, которые, передвигаясь в каплях воды, покрывающих невысокие дерновинки моховидных, могут достигнуть архегония. Привлекают их, как предполагают, особые вещества, содержащиеся в слизи архегония. Один из сперматозоидов проникает в архегоний и продолжает движение к яйцеклетке. Слияние гамет и дальнейшее развитие зиготы происходит внутри архегония. На верхушке гаметофора, там, где находится архегоний, зигота за время от нескольких месяцев до двух лет дает начало спорофиту (спорогону), заканчивающемуся коробочкой, в которой вызревают споры. После созревания спорогона коробочка вскрывается или опадает и споры высыпаются. Затем цикл развития повторяется.

Образованию спор в спорангиях предшествует мейоз. При этом число хромосом уменьшается вдвое, и, следовательно, споры имеют гаплоидный набор хромосом.

Гаплоидны и протонема, возникшая из споры, и гаметофоры, образующиеся на протонеме (рис. 107).

Моховидные распространены повсюду, кроме морей и сильно засоленных почв, но везде, как правило, предпочитают наиболее увлажненные местообитания. Особенно широко представлены моховидные в тундре, более всего в моховых тундрах. Ежегодный прирост мхов незначителен: от 1–2 мм до нескольких сантиметров, однако в общем (суммарно) получается довольно значительное увеличение моховых дерновин. Мхи – многолетние виды, обычно не поедаются животными и очень медленно разлагаются. Мхи способны аккумулировать многие вещества, в том числе радиоактивные, впитывать влагу и сравнительно прочно ее удерживать, в связи с чем мхам отводится особая роль в природе, прежде всего в регулировании ее водного баланса. Интенсивно развиваясь, мхи ухудшают продуктивность сельскохозяйственных земель, вызывая их заболачивание. Но в то же время они способствуют переводу поверхностного стока вод в подземный, предохраняя почвы от эрозии.

Некоторые моховидные *(Sphagnum)* обладают антибиотическими свойствами и находят применение в медицине. Торфяные залежи, образованные в основном сфагновыми мхами, издавна эксплуатируются как источник топлива и органических удобрений.

Отдел моховидные делится на три класса: антоцеротовые, печеночники и листостебельные мхи. Будут рассмотрены только два последних.

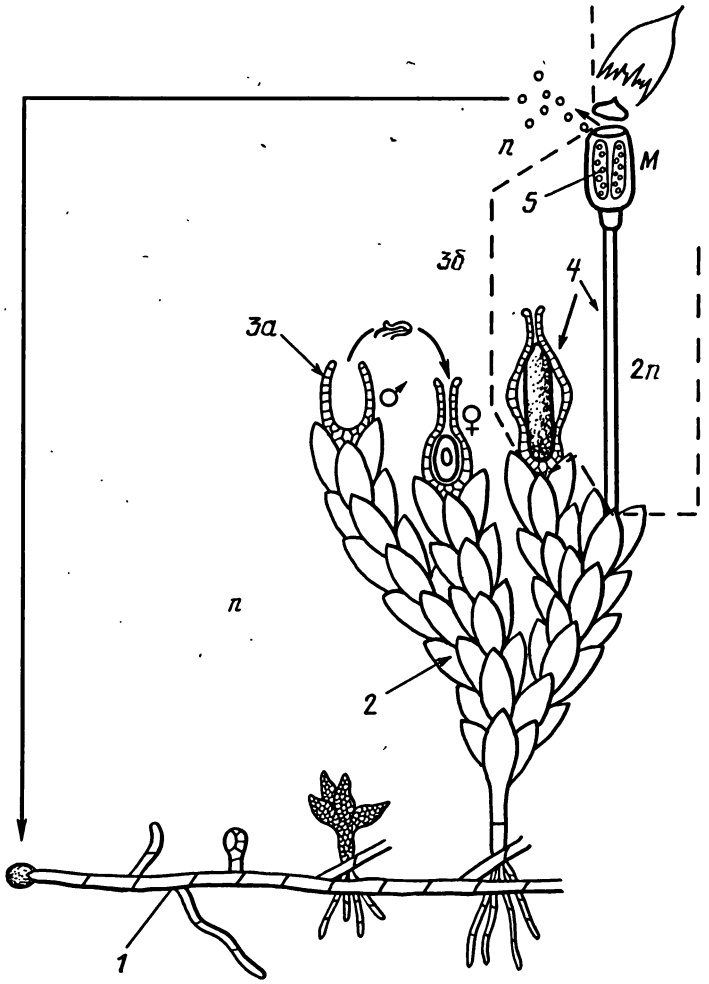


Рис. 107. Чередование поколений и смена ядерных фаз у листостебельных мхов. Диплоидная фаза выделена черным контуром, гаплоидная показана светлым:

M – мейоз; *1* – протонема, *2* – полностью развившийся гаметофит, *3* – органы полового размножения (*а* – антеридии, *б* – архегонии), *4* – спорофит на разных стадиях развития, *5* – спорангий со спорами.

Класс **печеночники** – Marchantiopsida, **или** Hepaticopsida

Для представителей класса характерны чрезвычайно большое разнообразие структуры гаметофита и однотипность спорофита. У одних печеночников гаметофит имеет слоевищную форму, у других вегетативное тело представлено листостебельным побегом.

Всего в мире существует около 300 родов и свыше 6000 видов печеночников. Во флоре СССР из печеночников наиболее известна маршанция многообразная *(Marchantia polymorpha)*. Это напочвенное талломное растение, имеющее вид дихотомически ветвящейся многослойной дорсовентральной пластинки размером до 10 см (рис. 108). Ассимиляционная ткань разделена на воздушные камеры однослойными стенками. Сверху таллом прикрыт однослойной эпидермой с разнообразными устьицами различных типов. Талломы раздельнополые, органы полового размножения размещаются на них на особых подставках и возвышаются

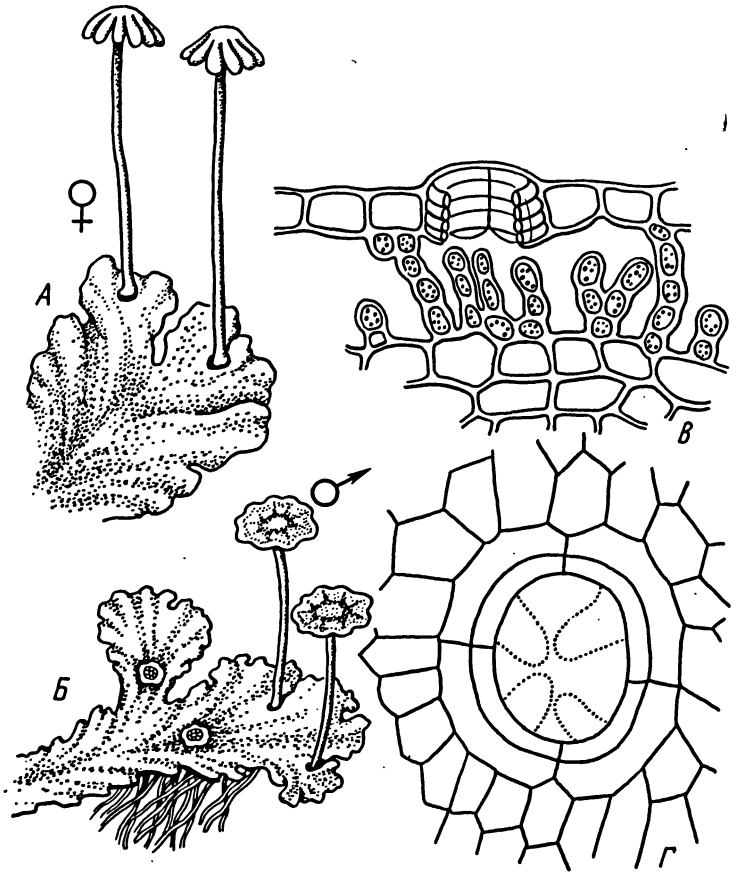


Рис. 108. Моховидные. Маршанция многообразная (*Marchantia polymorpha*). *А* – растение с женскими подставками; *Б* – растение с мужскими подставками; *В* – поперечный срез через часть слоевища; *Г* – вид устьица сверху

над слоевищем. Мужские гаметофиты имеют лопастные подставки, на верхней стороне их находятся антеридии. На женских гаметофитах подставки звездчатые; между лучами подставки группами (шейкой вниз) расположены архегонии. После оплодотворения из зиготы развивается спорангий в виде коробочки, сидящей на короткой ножке. Споры, выпадающие из спорангия, сначала дают пластинчатую протонему, из которой затем развивается новый гаметофит.

Класс листостебельные мхи – Bryopsida, или Musci

Листостебельные мхи – самый крупный класс моховидных. Они отличаются широким распространением (от полярных пустынь Арктики до «оазисов» антарктических льдов), высокой жизненной устойчивостью и большой фитоценотической ролью в растительном покрове Земли. К этому классу относится наибольшее число представителей (700 родов и около 15 000 видов) моховидных (рис. 109).

Гаметофит у листостебельных мхов обычно радиально, реже двусторонне олиственный, с многоклеточными ризоидами. Стебель и листья у разных представителей мхов этого класса отличаются большим разнообразием морфологических и анатомических структур.

Этот класс делится на три подкласса: сфагновые мхи (Sphagnidae), андреевые



Рис. 109. Листостебельные мхи. *А* – кукушкин лен (*Polytrichum commune*), пример «верхоплодного» мха; *Б* – гилокомиум блестящий (*Hylocomium splendens*), пример «бокоплодного» мха; *В* – сфагнум (*Sphagnum*)

мхи (Andreaeidae) и бриевые мхи (Bryidae).

К подклассу сфагновых относится единственный род сфагнум *(Sphagnum)*, объединяющий свыше 300 видов (в СССР – 42 вида). Виды рода сфагнум крупные, мягкие, беловато-зеленые, бурые или красноватые мхи. Чаще всего это растения влажных местообитаний, обычно образующие подушковидные дерновинки. Стебель без ризоидов. Вверху стебля веточки собраны в головку.

Анатомическое строение веточек сходно со строением стебля, однако в месте прикрепления листьев к ветвям почти у всех видов образуются своеобразные водосборные ретортовидные клетки. Листья у сфагновых однослойные и состоят из двух типов клеток: хлорофиллоносных и бесцветных мертвых водоносных.

Сфагновые мхи особенно широко представлены в умеренной зоне северного полушария. В подавляющем большинстве это обитатели влажных местообитаний. Нарастая ежегодно верхней частью побегов, снизу они отмирают и «оторфовываются». Так, в течение многих лет образуются огромные залежи торфа. Процесс торфообразования происходит благодаря застойному переувлажнению, отсутствию кислорода и созданию сфагновыми мхами кислой среды, что в совокупности оказывается неблагоприятным для развития грибов и бактерий и препятствует разложению сфагнумов. Запасы торфа в СССР достигают 160 млрд. т, что составляет 60,8% всех торфяных запасов мира.

Виды подкласса андреевых мхов – хрупкие растения красно-бурого или черно-бурого цвета. Они обитают преимуще-

ственно на открытых каменистых субстратах, растут подушечками на камнях и скалах главным образом в Арктике и Антарктике, а также в высокогорных областях. Это многолетние растения, имеющие симподиально разветвленный и многорядно олиственный стебель. Листья разнообразны по форме, мелкие, с жилками и без них. Всего известно 120 видов андреевых мхов, в СССР — около 10 видов.

Бриевые мхи — наиболее обширный и полиморфный подкласс из всех листостебельных мхов. В нем насчитывается около 700 родов и свыше 14000 видов; в СССР — около 2000 видов. Это многолетние, реже однолетние растения, различные по величине (от 1 мм до 60 см и более), обычно зеленые, реже красно-бурые, бурые, иногда почти черные. Обитают они обычно на почве, гнилой древесине, коре стволов и ветвей.

Стебель моноподиально или симподиально разветвленный, со сложным анатомическим строением. Листья разнообразной формы, с жилкой и без жилки. Спорогоны верхушечные или боковые, с ножкой сложного анатомического строения и стопой. При прорастании споры образуется первичная протонема, которая в конце своего развития вытягивается в ветвящуюся нить.

В СССР очень обычны представители рода политрихум *(Polytrichum)*. Многие его виды образуют дернины в хвойных лесах, на лугах, болотах, где принимают участие в сложении торфяной залежи наряду со сфагнумами. Политрихум обыкновенный, или «кукушкин лен» *(Polytrichum commune)*, — один из наиболее высокорослых мхов. Его стебель достигает высоты 50 см. Растет крупными подушкообразными дернинами. Стебель густо покрыт листьями. Растение обильно спороносит. Коробочка располагается на длинной ножке, сверху прикрыта легко опадающим колпачком с тонкими, направленными вниз волосками, которые напоминают льняную пряжу (отсюда второе название растения). Благодаря образованию густой дернины политрихум обыкновенный способствует поверхностному накоплению влаги и заболачиванию местообитаний. Он является основным компонентом нижнего яруса некоторых таежных лесов, получивших название лесов-долгомошников.

ОТДЕЛ ПЛАУНОВИДНЫЕ — LYCOPODIOPHYTA

Среди современных высших растений плауновидные — одна из наиболее древних групп. По-видимому, они возникли в середине девона, отчленившись от представителей ныне вымершей группы зостерофилловых (близких к риниофитам), и процветали в палеозое, когда существовали их гигантские древовидные формы. В верхнем палеозое обитали гигантские лепидодендроны. Они обладали колонновидными стволами до 30 м высотой и более 1 м в диаметре у основания. Крона дерева формировалась путем многочисленных дихотомических ветвлений. Ствол молодого растения был густо покрыт длинными шиловидными листьями. В карбоне появились более низкорослые сигиллярии *(Sigillaria)*, которых в мезозое сменили уже совсем невысокие (1—2 м) и малоразветвленные плевромейи. Лепидодендроны и отчасти сигиллярии вместе с рядом гигантских хвощевидных образовали на Земле основные запасы каменного угля.

Ныне сохранилось около 1000 видов плауновидных, относимых к четырем родам. Традиционно современных представителей делят на два класса — плауновидные и шильниковые.

Современные плауновидные — это многолетние, обычно вечнозеленые растения с простыми листьями, характеризующиеся дихотомическим (вильчатым) ветвлением. Стебель хорошо развит и имеет спиральное, супротивное или мутовчатое листорасположение. Подземные органы — корневища, на которых образуются придаточные корни. Стебель имеет верхушечную меристему, которая со временем теряет свою способность к делению, поэтому плауновидные ограничены в росте.

Спорофиллы по форме, размерам и цвету иногда похожи на обычные вегетативные листья. Чередуясь с ассимиляционными листьями (трофофиллами),

они на протяжении стебля образуют спороносные зоны или собраны в расположенные на концах ветвей стробилы, нередко называемые спороносными «колосками». Среди плауновидных различают равно- и разноспоровые растения. К равноспоровым относят представителей класса плауновидных, а к разноспоровым — шильниковых. Гаметофиты у плауновидных бывают двух типов. Гаметофиты равноспоровых — обоеполые, подземные или полуподземные, мясистые, длиной 2—20 мм, сапрофиты или полусапрофиты, созревающие в течение 1—15 лет. Гаметофиты разноспоровых — раздельнополые, незеленые, развиваются быстро (1—3 недели) за счет питательных веществ, содержащихся в споре. По достижении зрелости они не выступают или лишь слегка выступают наружу за пределы оболочки споры.

В антеридиях развиваются дву- или многожгутиковые сперматозоиды, а в архегониях — по одной яйцеклетке. Оплодотворение совершается в присутствии капельно-жидкой воды, после чего из зиготы, не впадающей в состояние покоя, вырастает новое бесполое поколение — спорофит.

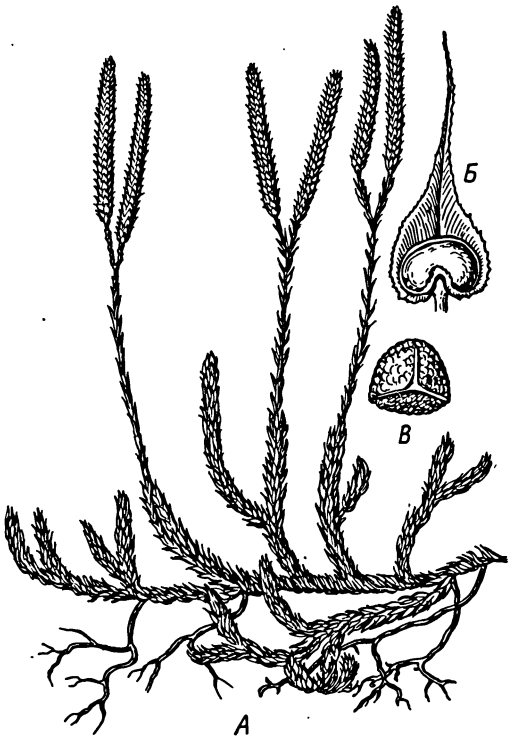


Рис. 110. Плауновидные. Плаун булавовидный (*Lycopodium clavatum*). *А* — спорофит; *Б* — спорофилл со спорангием; *В* — спора

Класс плауновидные – Lycopodiopsida

Этот класс в настоящее время представлен только порядком плауновые (Lycopodiales) — единственным из всего класса, дошедшим до наших дней. Остальные порядки этого класса вымерли.

Широко распространен род плаун *(Lycopodium)*, иногда расчленяемый на несколько самостоятельных родов. Он насчитывает свыше 200 видов, в СССР встречается более 10 видов. Распространены плауны преимущественно в тропической зоне. Наши плауны — вечнозеленые, ползучие, стелющиеся или прямостоячие травянистые растения. В СССР наиболее распространены плаун булавовидный *(L. clavatum)* и плаун годичный *(L. annotinum)*. Это жители хвойных лесов.

Главная ось плауна булавовидного представлена ползучим стеблем, от которого отходят боковые полегающие побеги, обычно с ограниченным ростом. Стебель покрыт мелкими линейно-шиловидными листьями, иногда достигает 6 м длины. Проводящие элементы ксилемы представлены первичной ксилемой, состоящей из трахеид, а элементы флоэмы состоят из очень длинных ситовидных клеток. К почве стебель прикрепляется тонкими, слабо развитыми придаточными корнями (рис. 110).

Верхушечные побеги заканчиваются спороносными, чаще всего парными стробилами — «колосками». Спороносный колосок состоит из стержня, покрытого тонкими листочками — спорофиллами. Спорофиллы несут одиночные спорангии, содержащие большое количество мелких спор тетраэдрической формы. Морфологически и физиологически споры одинаковы (равноспоровость). При

благоприятных условиях из зрелой споры вырастает маленький (2—3 мм) заросток — обоеполый гаметофит, лишенный хлорофилла. Уже на ранних стадиях его развития в некоторые из его клеток внедряются гифы почвенных грибов. В присутствии гиф гриба гаметофит, питаясь сапротрофно, медленно растет и развивается в течение 12 лет. Если этого не происходит, рост гаметофита прекращается. На верхней стороне гаметофита образуются многочисленные антеридии и архегонии. После оплодотворения из зиготы развивается зародыш, а из него взрослое растение — спорофит.

К роду плаун близок род гуперция *(Huperzia)*. Из представителей этого рода наиболее известен ядовитый, но используемый в медицине баранец, или, как его нередко называют, плаун-баранец *(H. selago)*. Он отличается от видов плауна отсутствием спороносных стробилов. Спорангии у видов этого рода располагаются в пазухах верхних листьев.

Некоторые виды плауна содержат парализующий яд, сходный по действию со стрельным ядом — кураре. Очевидно поэтому позвоночные травоядные животные плауны в пищу не употребляют. Баранец используют при лечении алкоголизма. Споры плауна булавовидного и ряда других видов использовали в медицине в качестве детской присыпки, а также для обсыпки пилюль.

Класс шильниковые, или полушниковые — Isoetopsida

К этому классу относятся разноспоровые растения. Род селагинелла *(Selaginella)* объединяет до 700 главным образом тропических и субтропических видов, реже видов, растущих в странах умеренного климата. Селагинелловые — невысокие травянистые, большей частью многолетние растения, многие из которых внешне напоминают мхи. Листья их в отличие от листьев плауновых несут на себе придаток в виде язычка (лигулы). «Колоски» — стробилы селагинелл — имеют спорангии двух типов: микроспорангии, производящие большое количество мелких микроспор, и мегаспорангии, в каждом из которых находится по четыре большие мегаспоры. Микро- и мегаспорангии сидят в пазухах спорофиллов в одном и том же «колоске».

Хозяйственного значения селагинеллы не имеют, но некоторые тропические виды иногда разводят в оранжереях как красивые декоративные растения.

ОТДЕЛ ХВОЩЕВИДНЫЕ — EQUISETOPHYTA

В геологическом прошлом хвощевидные были весьма разнообразны. Они появились в девоне и процветали от карбона до триаса. Происхождение видов этого отдела не ясно, но, по-видимому, они произошли от каких-то риниофитов или близких к ним растений. Современные хвощи — травянистые растения, а ископаемые хвощевидные, например каламиты *(Calamites)*, наряду с древними плауновидными образовывали леса каменноугольного периода. Стволы каламитов были 8—10 м высоты. Стробилы каламитов достигали в длину 12 м и 40 см в диаметре (рис. 111). В современном растительном мире хвощевидные представлены единственным родом хвощ *(Equisetum)*, насчитывающим около 20 видов; в СССР — 12 видов.

Побеги хвощевидных состоят из четко выраженных члеников междоузлий и узлов с мутовчато расположенными листьями. Проводящие элементы ксилемы представлены различного типа трахеидами, иногда сосудами. Флоэма состоит из ситовидных элементов и паренхимных клеток.

Характерная черта некоторых хвощевидных — наличие у них своеобразных несущих спорангии структур — спорангиофоров, отличающихся по своему строению от спорофиллов других бессемянных растений. Мутовки спорангиофоров образуют на стебле спороносные зоны, чередующиеся с обычными вегетативными листьями, или сидят на концах осей, образуя чистые (состоящие только из спорангиофоров) или смешанные (из спорангиофоров и стерильных листьев) стробилы, нередко называемые спороносными «колосками».

Современные хвощевидные — равноспоровые растения. Гаметофит (заросток) у нынеживущих хвощей одно- или обоеполый и представлен очень маленьким, зеленым, величиной в несколько миллиметров растением. В антеридиях образуются многожгутиковые (ундулиподии)

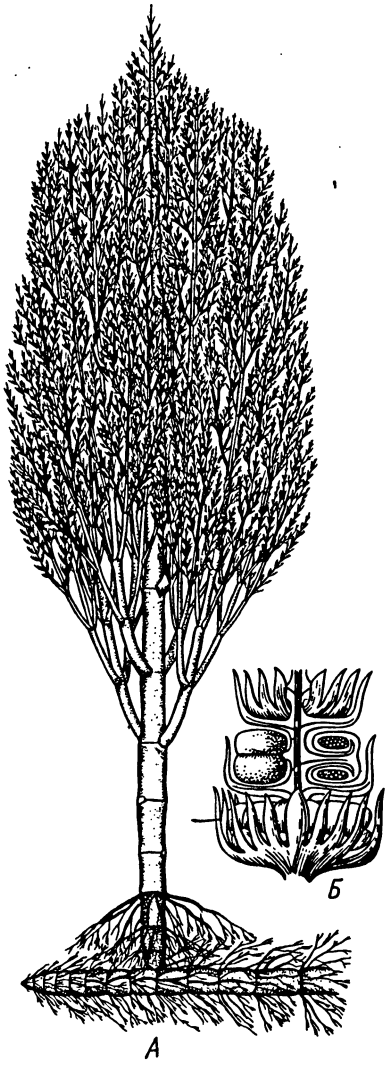


Рис. 111. Каламит (*Calamites*). *А* – общий вид; *Б* – часть стробила

сперматозоиды. Оплодотворение совершается в присутствии капельно-жидкой воды, после чего из зиготы без периода покоя вырастает новое бесполое поколение – спорофит.

Хвощи можно встретить в разных растительных зонах и сообществах, но в любом случае – близ воды или в местах с достаточным содержанием влаги в почве либо с относительно неглубоким залеганием грунтовых вод. В природе хвощи обычно встречаются в виде групп растений (клонов), возникших путем вегетативного размножения от одного экземпляра. Такие клоны нередко занимают участки площадью в несколько десятков и даже сотен метров. Как и плауны, хвощи играют сейчас ничтожную роль в формировании растительного покрова.

Наиболее широко распространенным видом является хвощ полевой *(Equisetum arvense)*. Это многолетнее травянистое растение, встречающееся на полях и по залежам в условиях избыточного увлажнения. Зимующая часть – глубоко залегающие, мощно развитые подземные корневища с клубеньками с запасом питательных веществ. От узлов корневища в нижней части подземного стебля отходят придаточные корни.

Ранней весной на корневищах вырастают бледно-розовые спороносные побеги высотой около 20 см. На узлах этих побегов сидят мутовки листьев. Заканчиваются побеги спороносными «колосками». Каждый из них состоит из стержня, перпендикулярно которому на ножках мутовчато расположены спорангиофоры в виде шестиугольной пластинки – щитка. Вокруг ножек спорангиофора под щитком находятся 6–10 спорагиев, содержащих многочисленные округлые зеленоватые споры (рис. 112).

Вначале щитки сидят плотно, без зазоров, но позднее, к моменту созревания спор, стержень колоска удлиняется, между щитками образуются промежутки, через которые и высыпаются споры из созревших спорангиев. Шаровидная спора обмотана двумя пружинами – элатерами. Элатеры во влажном воздухе плотно прилегают к споре, в сухом – концы их раскручиваются. Сцепляясь между собой элатерами, споры комочками (по нескольку штук вместе) разносятся токами воздуха и, попадая во влажную среду, прорастают.

Развивающиеся из спор гаметофиты подушковидные по форме, надземные, ассимилирующие (зеленые). Архегонии и антеридии погружены в ткань заростка и разиваются не одновременно. В каждом антеридии образуется большое количество многожгутиковых, спирально закрученных сперматозоидов (более 200). Оплодотворение происходит в присутствии капельно-жидкой воды (роса,

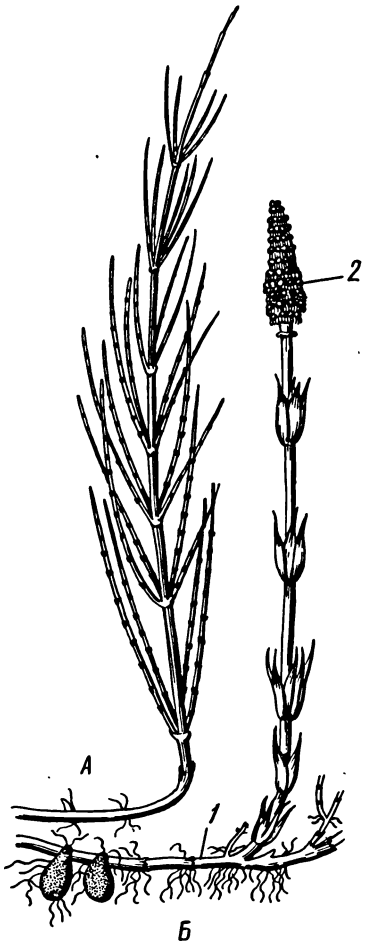


Рис. 112. Хвощевидные. Хвощ полевой (*Equisetum arvense*). *А* — вегетативный побег; *Б* — спороносный побег:
1 — корневище с клубеньками, *2* — спороносный стробил

дождь). Из оплодотворенной яйцеклетки развивается зародыш, а из него — взрослый спорофит. У хвоща полевого после рассеивания спор спороносные побеги отмирают и на смену им вырастают зеленые ассимилирующие побеги с мутовчато расположенными ветками. Листья, срастаясь, образуют листовые влагалища.

У многих других видов хвощей, например хвоща болотного *(E. palustre)* и хвоща топяного *(E. fluviatile)*, спороносные колоски образуются на верхушках ассимилирующих стеблей.

Значение хвощей больше отрицательное. Поселяясь в местах с нарушенным растительным покровом и быстро размножаясь, они становятся трудно искореняемыми сорняками пастбищ и полей, так как в большинстве своем несъедобны для животных. Некоторые виды, попадая в большом количестве в сено, могут вызвать отравления у лошадей и у крупного рогатого скота. Считают, что в хвощах находится ядовитое вещество, близкое к ферменту тиаминазе, разрушающему витамин B_1. Случаи острого отравления животных, по-видимому, связаны также с содержащимися в хвощах сапонинами (эквизетонин), алкалоидами и флавоноидами.

Среди всех хвощей только один вид — хвощ полевой применяется в научной медицине в качестве мочегонного средства при отеках на почве недостаточности кровообращения. Остальные виды являются нежелательными к нему примесями. Хвощ болотный ядовит.

ОТДЕЛ ПАПОРОТНИКОВИДНЫЕ, ИЛИ ПАПОРОТНИКИ – POLYPODIOPHYTA

Папоротниковидные, или папоротники, относятся к числу наиболее древних групп высших споровых растений. По своему возрасту они уступают только риниофитам и плауновидным и имеют приблизительно один геологический возраст с хвощевидными. Древнейшие ископаемые формы известны с девона. В карбоне крупные древовидные папоротники наравне с другими споровыми растениями составляли обширные влажные леса, остатки которых участвовали в образовании залежей каменного угля. Предками папоротниковидных являются некоторые группы, близкие к риниофитам.

Папоротники широко распространены по всему земному шару и встречаются в самых разных местообитаниях. Наибольшее их разнообразие характерно для влажных тропических лесов, где они обитают не только на почве под деревьями, но и в качестве эпифитов на стволах и ветвях деревьев.

В настоящее время насчитывается около 300 родов и более 10 000 видов папоротников, в СССР их насчитывается

около 100 видов. Известно также много ископаемых форм.

Когда мы говорим о папоротниках, то имеем в виду прежде всего их бесполое поколение (спорофит). Как и у большинства высших растений, за исключением моховидных, спорофит в жизненном цикле развития папоротников занимает господствующее положение по сравнению с половым поколением (или гаметофитом) и является, как правило, многолетним растением. По своим размерам папоротники варьируют от тропических древовидных форм, иногда достигающих высоты 25 м с диаметром ствола до 50 см, до крошечных растений всего лишь в несколько миллиметров длины.

Папоротники стран умеренного климата — в большинстве многолетние наземные травянистые растения. Жизненные формы тропических папоротников более разнообразны. Широко известны древовидные формы, особенно обильные в горах тропиков. Другая характерная жизненная форма тропических представителей — лиановидные папоротники. Большого разнообразия во влажном тропическом лесу достигают эпифитные папоротники, поселяющиеся на других растениях. Существует несколько видов плавающих многолетних папоротников, обитающих в водоемах. Листья папоротников, называемые часто вайями, произошли в результате уплощения крупных ветвей их вероятных предков — растений, близких к риниофитам.

В отличие от листьев прочих высших растений листья папоротников длительное время сохраняют верхушечный рост, образуя при этом характерную разворачивающуюся «улитку». В большинстве случаев фотосинтезирующие листья расчленены на черешок и пластинку. У подавляющего большинства современных папоротников листья перистые — однократно, дважды или многократно. Пластинка перистого листа имеет стержень, или рахис (от греч. «рахис» — позвоночник), представляющий собой продолжение черешка. Рахис соответствует главной жилке цельного листа (рис. 113). Размеры листьев колеблются от нескольких миллиметров до 30 м в длину и более. У папоротников листья по массе

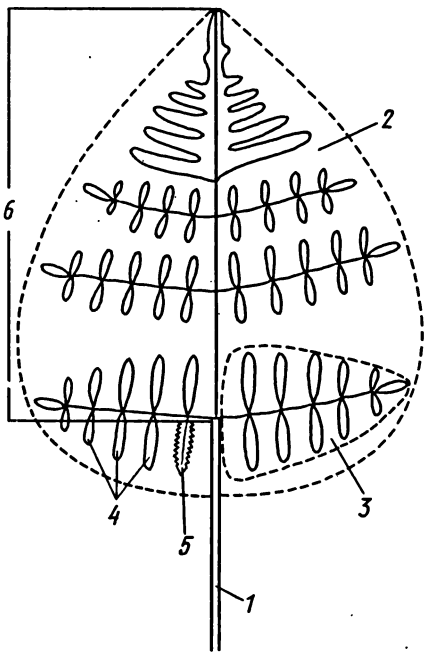


Рис. 113. Строение листа (вайи) папоротника (схема):
1 — черешок, *2* — пластинка листа, *3* — перо первого порядка, *4* — перышки (или перья второго порядка), *5* — лопасть перышка, *6* — рахис

и размерам, как правило, значительно преобладают над стеблем. У многих папоротников, например у страусника, листья дифференцированы на стерильные (фотосинтезирующие) и фертильные (несущие спорангии). Стебель папоротников обычно не бывает сильно развит и не достигает таких размеров, как у хвойных или древесных двудольных. Только у древовидных папоротников он представлен прямостоячим стволом, несущим на верхушке крону листьев. У большинства же нынеживущих папоротников стебель короткий и называется корневищем. Корневище бывает радиальным, т. е. придаточные корни и листья покрывают его равномерно, или дорсовентральным, при котором листья сидят на его верхней спинной стороне, а корни главным образом на нижней — брюшной.

Для классификации папоротников имеет значение строение волосков или чешуй, которые покрывают стебель и молодые (реже взрослые) листья. Волоски состоят из одной клетки или ряда клеток

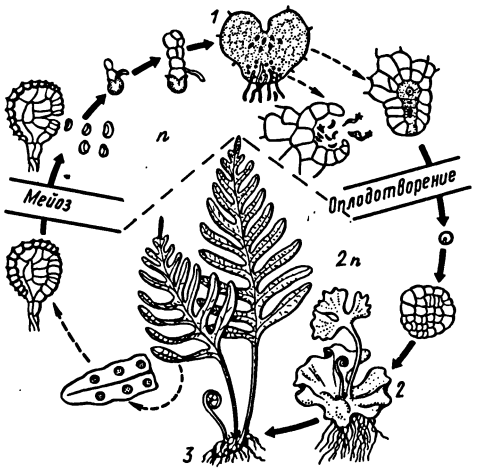


Рис. 114. Чередование поколений и смена ядерных фаз у папоротника (*Polypodium* sp.). Схема применима для рассмотрения циклов развития высших споровых растений:
1 – гаметофит, *2* – заросток с развивающимся зародышем, *3* – спорофит.

и у разных папоротников имеют неодинаковую длину и толщину. В некоторых случаях встречаются также щетинки, отличающиеся от волосков тем, что основание у них многоклеточное. Иногда при срастании волосков образуются чешуи, представляющие собой пластинки толщиной в одну клетку. Анатомические особенности таких чешуй используются в фармакогнозии для микродиагностики лекарственного растительного сырья, получаемого от папоротников.

У большинства современных папоротников проводящая система стебля представляет собой различные формы *сифоностелы*. При одном типе сифоностелы флоэма окружает ксилему только снаружи, при другом – с обеих сторон. У некоторой части папоротников сифоностела представляет собой сплошной цилиндр проводящей ткани, но чаще проводящая система образована центроксилемными проводящими пучками. В последнем случае она имеет на поперечном срезе вид кольца из отдельных пучков, промежутки между которыми заполнены паренхимной тканью.

На определенной стадии развития спорофита начинается его спороношение. В одних случаях спорангии развиваются на обыкновенных зеленых листьях, в других – на специальных спороносящих частях листа или на особых листьях, специализированных для спороношения. Спорангии могут располагаться одиночно, но большей частью они сгруппированы в отдельные спорангиальные кучки, или сорусы. Сорусы расположены с нижней (брюшной) стороны вертикальных листьев (спорофиллов), лучше защищенной от неблагоприятных воздействий внешней среды. Сорусы многих наших папоротников состоят из удлиненного ложа (рецептакула), к которому с помощью ножек прикрепляются спорангии. Из центральной части ложа образуется различной формы *покрывальце,* или *индузий,* обеспечивающий защиту развивающихся спорангиев. Иногда защита спорангиев обеспечивается несколько завернутым краем пластинки листа, например у орляка обыкновенного *(Pteridium aquilinum).* В этом случае сорусов нет.

При созревании спорангии вскрываются различным образом и споры высыпаются. Споры папоротников гаплоидны, гаплоиден и гаметофит, развивающийся из них (рис. 114).

Большинство папоротников – равноспоровые растения. Только немногие группы характеризуются разноспоровостью. Гаметофиты (заростки) равноспоровых папоротников обитают обычно на поверхности почвы. Они обоеполые, зеленые, маленькие, разные по форме, питающиеся самостоятельно, реже лишены хлорофилла и развиваются под землей. Наиболее распространен гаметофит сердцевидной формы. Конус нарастания такого гаметофита расположен на верхушке между двумя боковыми лопастями.

К почве гаметофит прикреплен многочисленными ризоидами. На нижней, брюшной стороне гаметофита развиваются архегонии. Антеридии, которые обычно развиваются раньше, сосредоточены также на нижней поверхности гаметофита. Каждый антеридий содержит сперматозоиды с большим числом ундулиподиев. В архегониях созревают яйцеклетки. Оплодотворение происходит только при наличии капельно-жидкой воды, обеспечивающей активное движение сперм-

матозоидов к архегонию. Зигота, возникающая из оплодотворенной яйцеклетки, дает начало диплоидному зародышу, развивающемуся в диплоидный спорофит. У разноспоровых гаметофиты сильно редуцированы, микроскопических размеров. Особенно это относится к мужским гаметофитам.

Чаще всего отдел папоротниковидных делят на семь классов, из которых представители только трех классов представлены современными видами: класс ужовниковые (Ophioglossopsida), класс мараттиопсиды (Marattiopsida) и класс полиподиопсиды (Polypodiopsida). Ниже будут рассмотрены два последних.

Класс мараттиопсиды – Marattiopsida

Большая часть мараттиопсид вымерла: до наших дней сохранилось небольшое количество их представителей, обитающих в тропических областях. Это крупные красивые папоротники, листья которых иногда достигают длины 5 м. Стебли же их небольшие, редко достигают в высоту 1 м, иногда клубнеобразные и часто наполовину скрыты в почве.

Для всех представителей мараттиопсид характерны крупные лизигенные слизевые ходы, расположенные в листьях, стеблях и корнях.

Род мараттия *(Marattia)* насчитывает около 60 видов, растущих в тропиках обоих полушарий (Мадагаскар, тропическая Азия, Южная Америка). Его представители относятся к числу самых красивых папоротников.

Некоторые виды мараттий, произрастающие в Бразилии, Мексике и на Антильских островах, местное население использует как лекарственные растения.

Класс полиподиопсиды – Polypodiopsida

Из представителей этого большого подкласса рассмотрим лишь некоторые виды, имеющие определенное медицинское значение или интересные с точки зрения их биологии. Полиподиопсиды делятся на три подкласса. Большинство отечественных папоротников относится к подклассу полиподиид (Polypodiidae). Это равноспоровые папоротники. Два других подкласса – марсилиевые (Marsileidae) и сальвиниевые (Salviniidae) – небольшие водные разноспоровые растения. Лишь четыре вида этих папоротников встречаются в водоемах СССР.

Один из наиболее красивых и широко известных лесных папоротников – щитовник мужской *(Dryopteris filix-mas)* из семейства аспленниевых (Aspleniaceae), подсемейства щитовниковых (Dryopterioideae). Это многолетнее растение. Из толстого корневища, покрытого мягкими бурыми чешуями, на поверхности почвы вырастает пучок крупных листьев с дваждыперистой пластинкой. Молодые листья свернуты в улитку. Новые листья полностью развиваются лишь на третий год жизни, достигая в длину 1 м. Взрослые листья к осени увядают (рис. 115).

К середине лета на нижней поверхности листа развиваются мешочковидные спорангии. Они сидят группами по 5–8 на толстом выросте – ложе соруса, из которого вырастает почковидное покрывальце – *индузий*. На гребне спорангия находится кольцо из толстостенных клеток, охватывающих до $^3/_4$ его окружности. Наружная тангентальная стенка клеток кольца не утолщена, благодаря чему при подсыхании спорангия радиальные стенки клеток сближаются. Раскручивая кольцо в обратную сторону, спорангий раскрывается, и заключенные в нем споры освобождаются. Выброшенные из спорангиев споры обычно подхватываются воздушным течением и рассеиваются. Но из колоссального числа спор (обычно несколько десятков миллионов), производимого каждый раз спорофитом, лишь очень небольшая часть попадает в благоприятные условия для прорастания. Из спор вырастает маленькая сердцевидная зеленая пластинка – гаметофит (заросток) величиной около 1 см. С помощью ризоидов заросток прикрепляется к почве. Он недолговечен, быстро развивается и рано созревает. На его нижней брюшной стороне образуются мужские и женские половые органы: на нижней поверхности, ближе к почве развиваются антеридии, выше них – архегонии. Сперматозоид штопоровидный, имеющий на пере-

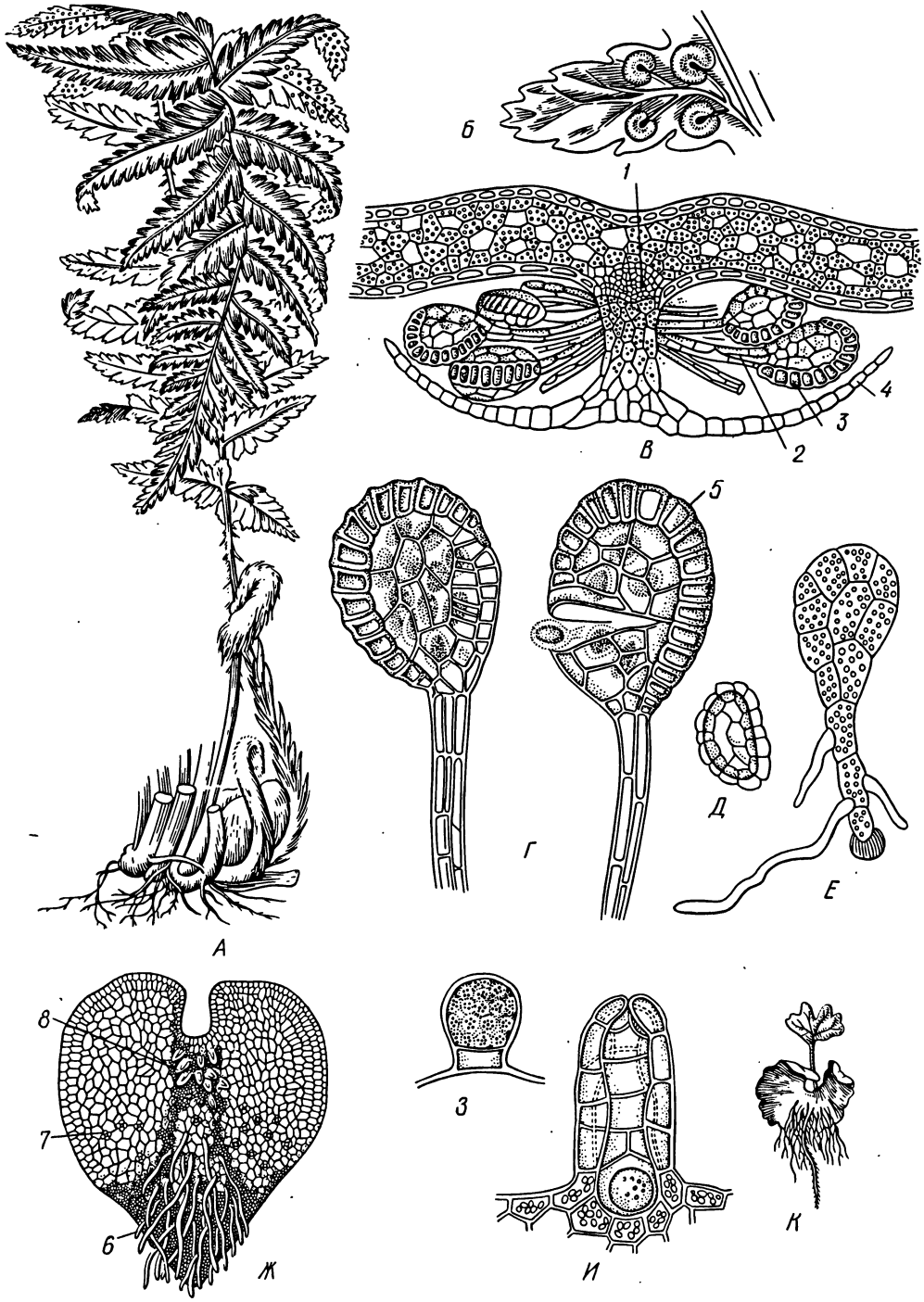


Рис. 115. Папоротники. Щитовник мужской (*Dryopteris filix-mas*), *А* — спорофит; *Б* — часть вайи с сорусами; *В* — поперечный срез через сорус; *Г* — спорангий; *Д* — спора; *Е* — молодой гаметофит; *Ж* — зрелый гаметофит-заросток; *З* — антеридий; *И* — архегоний; *К* — молодой спорофит: *1* — плацента, *2* — ножка спорангия, *3* — спорангий, *4* — индузий (покрывальце соруса), *5* — кольцо утолщения, *6* — ризоиды, *7* — антеридий, *8* — архегоний

днем конце пучок ундулиподиев, на заднем — пузырь из цитоплазмы. Оплодотворение происходит в дождливую погоду или при сильной росе, обеспечивающей активное движение сперматозоидов к архегонию. Как полагают, архегоний выделяет вещество (типа яблочной кислоты), которое, диффундируя в воду, обусловливает направленное движение сперматозоидов. Проникая в архегоний, сперматозоиды оплодотворяют яйцеклетку. Из зиготы развивается зародыш, соединенный с заростком; после укоренения зародыша заросток отмирает. Зародыш постепенно развивается во взрослое растение — спорофит. Спорофит — диплоидный организм, в то время как споры и гаметофит гаплоидны.

Таким образом, у щитовника мужского, как и у всех папоротников, наблюдается правильное чередование поколений — бесполого спорофита, производящего споры бесполого размножения, и полового гаметофита, образующего половые органы и гаметы.

Помимо мужского папоротника и близких к нему видов того же рода, в хвойных лесах СССР часто встречается внешне похожий на него кочедыжник женский, или женский папоротник *(Athyrium filix-femina)*, из подсемейства кочедыжниковых (Athyrioideae). Широко распространен также имеющий космополитный ареал орляк обыкновенный *(Pteridium aquilinum)* из семейства циатейных (Cyatheaceae).

Из водных папоротников для флоры СССР характерна сальвиния плавающая *(Salvinia natans)* из семейства сальвиниевых (Salviniaceae) — представитель разноспоровых папоротников. Это небольшое (около 15 см) плавающее однолетнее растение, произрастающее в озерах и заводях рек на юге европейской части СССР. Тоненький стебелек сальвинии имеет на каждом узле по три листа: два плавающих обычного вида и один погруженный в воду и рассеченный на нитевидные доли, похожие на тонкие корни. Поверхность плавающих листьев покрыта сосочками и волосками, которые препятствуют смачиванию поверхности плавающих листьев. Несмачиваемость поверхности необходима для фотосинтеза

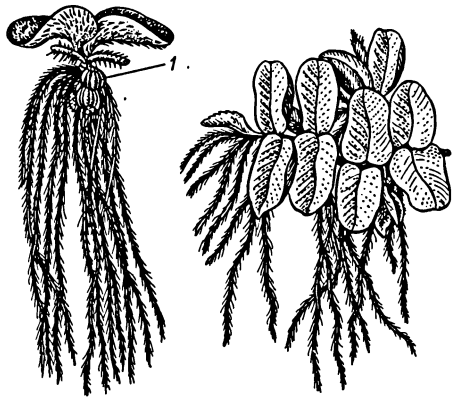


Рис. 116. Папоротники. Сальвиния плавающая (*Salvinia natans*). Вид относится к разноспоровым папоротникам:
1 — спорангий

и дыхания растений. У основания подводных листьев гроздьями сидят шаровидные замкнутые сорусы, а в них — спорангии различного размера: в одних — в небольшом числе крупные мегаспорангии, в других — многочисленные мелкие микроспорангии. В мегаспорангиях полного развития достигает лишь одна мегаспора; в микроспорангии обычно 64 споры. Мега- и микросорусы со спорангиями зимуют на дне водоемов. К весне индузий перезимовавшего соруса разрушается и спорангии всплывают. Многочисленные антеридии прорастают сквозь стенку микроспорангия, а из мегаспоры развивается небольшой зеленый веерообразный заросток, который прорывает стенку мегаспорангия. После оплодотворения из зиготы развивается зародыш, из которого формируется взрослое растение сальвинии. Первое время зародыш живет, питаясь за счет заростка — женского гаметофита (рис. 116).

Биологическое преимущество разноспоровости перед равноспоровостью заключается в том, что гаметофит развивается внутри споры и развитие это происходит за счет тех питательных веществ, которые содержатся в готовом виде в споре, особенно обильно — в мегаспоре. Обилие питательных веществ, накопленных в мегаспоре, создает благоприятные условия для развивающегося из нее полового поколения — гаметофита.

Интерес представляет и близкое к сальвиниевым семейство азолловых (Azollaceae) с одним небольшим родом азолла *(Azolla)*. Это маленький нежный разноспоровый папоротник, плавающий на поверхности воды. Он, как и сальвиния, обитает в стоячих или слабо проточных водоемах, образуя местами значительные заросли. Замечательной особенностью азоллы является симбиоз этого растения с азотфиксирующей цианобактерией — анабеной азоллы *(Anabaena azollae)*. Азолла — очень интересная агрономическая культура. По способности накапливать азот она не уступает бобовым. Практическое значение азоллы связано главным образом с использованием ее в сельском хозяйстве в качестве зеленого удобрения, особенно на рисовых полях.

Медицинское значение имеет прежде всего щитовник мужской. В его корневище содержится сумма веществ обладающих антигельминтным действием, вызывающим паралич мускулатуры у ленточных глистов. Молодые листья некоторых папоротников, в частности орляка обыкновенного, в ряде стран употребляют в пищу. Многие папоротники весьма декоративны. Садовые разновидности полиподиумов обыкновенного и южного *(Polypodium vulgare* и *R. australe)* культивируются в оранжереях и открытом грунте. Очень обычен в комнатной культуре папоротник нефролепис *(Nephrolepis)*. В природе папоротники в отличие от прочих высших споровых занимают значительное место. Большое число видов — важные компоненты многих лесных фитоценозов, иногда они доминируют в травяно-кустарничковом ярусе.

Глава XI
СЕМЕННЫЕ РАСТЕНИЯ

Семенные растения продолжают эволюционный ряд прогрессивной линии эволюции высших растений. По сравнению со споровыми они представляют собой более высокий уровень организации растений, так как главным зачатком для расселения вида является качественно новое образование — *семя*. Главнейшее эволюционное преимущество семенных растений перед споровыми состоит в том, что половой процесс у них не зависит от капельно-жидкой воды. Благодаря такой независимости семенные растения получили возможность расселиться по всей Земле и стать господствующей группой растений.

В отличие от высших споровых семенные растения производят семена — многоклеточные образования, в то время как споры одноклеточны. Семенные растения подразделяются на два отдела: голосеменные (Pinophyta) — растения, размножающиеся семенами, но не образующие плодов, и покрытосеменные (Magnoliophyta) — с семенами, заключенными в плоды.

У семенных растений наблюдаются дальнейшее совершенствование и еще большее господство в цикле развития спорофита и дальнейшая редукция гаметофита, существование которого полностью зависит от спорофита. Половой процесс не связан с капельно-жидкой влагой, и гаметофиты развиваются и проходят полный цикл своего развития на спорофите.

В борьбе за существование на суше появление семени имело большое эволюционное значение, поскольку внутри него (в отличие от споры) уже находится зародыш нового спорофита. Семя имеет существенное преимущество при размножении перед спорой, так как содержит значительный запас питательных веществ.

Все семенные растения являются разноспоровыми. Споры у них двух типов — *микроспоры* и *мегаспоры*. Первые дают начало мужскому гаметофиту, вторые — женскому. Мегаспоры семенных растений развиваются в особых образованиях — семязачатках. Снаружи семязачаток окру-

жен покровами – интегументами. Центральная часть семязачатка, покрытая интегументами, называется *нуцеллусом* или *ядром*. Нуцеллус представляет собой видоизмененный мегаспорангий. Часть клеток нуцеллуса, так называемый *археспорий*, дает начало особым клеткам – *мегаспороцитам*, или *материнским клеткам спор*, из которых развиваются мегаспоры. Мегаспоры семенных растений в отличие от мегаспор высших споровых растений постоянно находятся внутри мегаспорангия. Здесь же развивается женский гаметофит и осуществляется оплодотворение. Из оплодотворенной зиготы образуется зародыш, а сам семязачаток после оплодотворения превращается в семя.

Таким образом, внутри семязачатка происходят: 1) развитие мегаспоры, женского гаметофита, 2) оплодотворение и 3) развитие зародыша. Все это обеспечивает независимость оплодотворения от капельно-жидкой воды, его автономность.

Внутреннее оплодотворение, развитие зародыша внутри семязачатка и появление новой, чрезвычайно эффективной единицы расселения – семени, представляет собой главное биологическое преимущество семенных растений. Если при размножении спорами каждый раз образуется огромное их число, то семян – во много раз меньше. В семени уже содержится зародыш – крошечный новый спорофит с корешком, почечкой и зародышевыми листьями. Первые стадии его развития в семени обеспечены достаточным запасом питательных веществ. Все это позволяет признать, что семя – несравненно более надежная единица расселения, чем спора. Поэтому, сравнивая семя со спорой, нетрудно представить то огромное преимущество, которое обрели в ходе эволюции растительного мира семенные растения.

ОТДЕЛ ГОЛОСЕМЕННЫЕ – PINOPHYTA, ИЛИ GYMNOSPERMAE

Голосеменные – очень древняя группа высших растений, появившаяся еще в девоне, около 350 млн. лет тому назад. Расцвет флоры голосеменных относится к концу палеозоя и мезозою: эпохе горообразования, поднятия материков и иссушения климата. В это время место папоротниковидных заняли голосеменные.

Большинство систематиков считают эту группу естественной. По их мнению, все голосеменные произошли от одной из боковых ветвей разноспоровых древнейших папоротниковидных растений. Однако существует и другое мнение, согласно которому голосеменные – сборная группа и отдельные их классы непосредственно не родственны друг другу (рис. 108).

Голосеменные, подобно другим семенным растениям, являются разноспоровыми. Микроспоры образуются в микроспорангиях, которые находятся на микроспорофиллах, а мегаспоры – в мегаспорангиях, развивающихся на мегаспорофиллах. Микро- и мегаспорофиллы голосеменных отличаются внешним видом, размерами и строением.

У подавляющего большинства голосеменных микро- и мегаспорофиллы собраны в стробилы – собрания спорофиллов на оси, обособленной от вегетативной части. Ось – это более или менее укороченный спороносный побег – стебель со спороносными листьями. Только у вымершей группы беннеттитовых стробилы обоеполые, т. е. в каждом стробиле находились как микро-, так и мегаспорофиллы. У подавляющего большинства голосеменных стробилы однополые, т. е. состоят или только их микроспорофиллов, или только из мегаспорофиллов. Стробилы, образованные только микроспорофиллами, называются *микростробилами;* стробилы, состоящие из мегаспорофиллов, называются *мегастробилами.* Строение стробилов у голосеменных исключительно разнообразно. Стробилы могут быть одиночными, как у многих саговниковых, но чаще всего они образуют собрания, аналогичные соцветиям цветковых растений. Гаметофиты голосеменных, как мужской, так и женский, сильно редуцированы. Женский гаметофит не порывает связи с материнским растением (со спорофитом), развиваясь внутри семязачатка. Редуцированные мужские гаметофиты своего полного развития достигают в микроспорангии. В этом отношении они резко отличаются от мужских гаметофитов всех разноспо-

ровых бессеменных растений. Мужские гаметофиты голосеменных лишены антеридиев.

Голосеменные представлены исключительно древесными формами: деревьями, кустарниками и лианами. Нередко они достигают огромных размеров, как некоторые хвойные, а иногда представляют собой небольшие кустарники, как, например, некоторые виды хвойника (эфедры) или некоторые карликовые хвойные южного полушария. Почти все они прямостоячие, за исключением некоторых хвойных, принимающих шпалерную форму, или видов рода гнетум и некоторых видов эфедры, являющихся лианами. Листья голосеменных сильно варьируют не только по числу и размерам, но также по морфологии и анатомическому строению. В большинстве случаев морфология листа голосеменных столь характерна, что дает возможность определить порядок, семейство, а иногда и род растения. Число видов голосеменных невелико, всего около 700, но распространены они по всему земному шару. В холодной зоне северного полушария они занимают огромные территории, образуя хвойные леса.

Отдел голосеменные включает шесть классов, первый и третий из которых полностью вымерли: 1. Семенные папоротники, или птеридоспермы (Lyginopteridopsida, или Pteridospermae). 2. Саговниковые (Cycadopsida). 3. Беннеттитовые (Bennettitopsida). 4. Гнетовые (Gnetopsida). 5. Гинкговые (Ginkgoopsida). 6. Хвойные (Pinopsida).

Класс семенные папоротники, или птеридоспермы – Lyginopteridopsida, или Pteridospermae

Семенные папоротники – полностью вымершие растения. Они были похожи на настоящие папоротники не только по строению перистых листьев, но и по своему внешнему облику (рис. 117). Размножение семенных папоротников происхо-

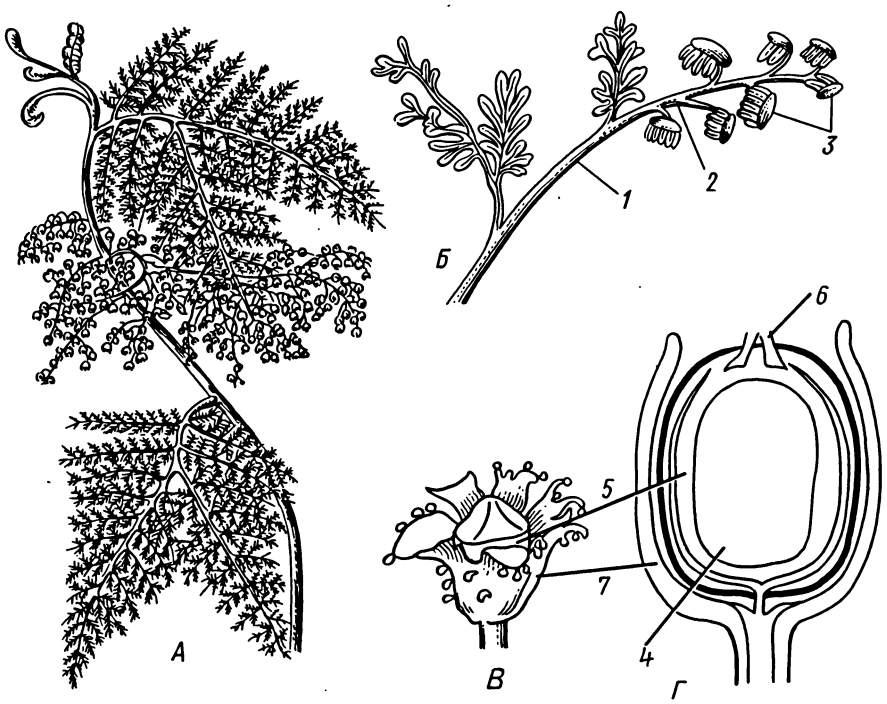


Рис. 117. Семенной папоротник калимматотека (*Calymmatotheca hoeninghausii*). *А* – общий вид (часть растения); *Б* – репродуктивный побег с микроспорофиллами; *В* – семязачаток (снаружи покрыт плюской); *Г* – продольный срез через семязачаток и плюску:

1 – вегетативная часть побега, *2* – репродуктивная часть, *3* – спорангии, *4* – нуцеллус, *5* – интегумент, *6* – микропиле, *7* – плюска

дило с помощью семян. По-видимому, зародыш у них развивался в семязачатках, уже опавших с материнского растения на почву. По мнению ряда ученых, семенные папоротники являются предками современных голосеменных и даже покрытосеменных растений. Согласно другой точке зрения семенные папоротники – предки современного гинкго, а с покрытосеменными прямого родства не имеют.

Остатки семенных папоротников играют большую роль в сложении каменных углей СССР, Западной Европы и Северной Америки. На срезах окаменевших участков древнего торфяника, превратившегося в уголь, найдены остатки стеблей, корней, семян и пыльцы семенных папоротников.

Класс саговниковые, или цикадовые – Cycadopsida

Саговниковые – небольшая обособленная группа тропических и субтропических голосеменных, насчитывающая до 120 видов. По видовому богатству среди голосеменных они занимают второе место после хвойных. Саговниковые обитают преимущественно в тропиках в низкорослых жестколистных вечнозеленых лесах и кустарниковых зарослях. В странах умеренного климата саговники отсутствуют.

Это древовидные, реже низкорослые растения, очень похожие на пальмы (рис. 118). На вершине ствола расположены большие перисторассеченные листья. Наиболее крупные представители саговниковых достигают высоты 25 м и имеют ствол толщиной около 1 м. В настоящее время они представляют собой остатки когда-то пышной саговниковой флоры мезозойской эры. От папоротниковидных и от семенных папоротников саговниковые отличаются стержневым корнем. Это двудомные растения, примечательные тем, что у них были найдены сперматозоиды – подвижные мужские гаметы, характерные для растений, размножающихся в водной среде. Обнаружение сперматозоидов у саговников показывает, сколь медленно половой процесс отходил от водных условий и что в эволюции не наблюдается резкой грани между половым размножением папоротниковидных и голосеменных.

В СССР саговники выращиваются как декоративные растения, в основном на Черноморском побережье Кавказа. Наиболее распространен *Cycas revoluta* из семейства саговниковые (Cycadaceae), ро-

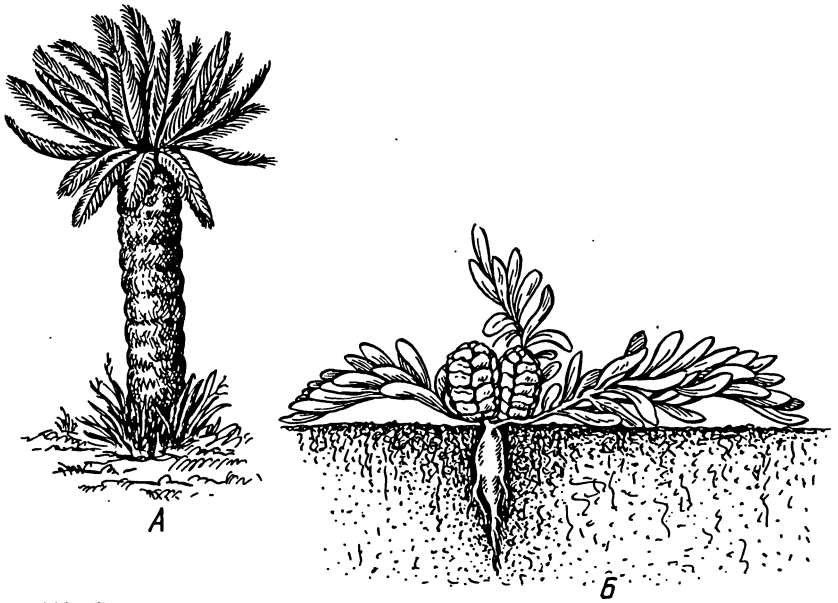


Рис. 118. Саговниковые. *А* – саговник поникающий (*Cycas revoluta*); *Б* – замия кремнистая (*Zamia silicea*), заметны два стробила

дом из Южной Японии. В тропических и субтропических странах – родине саговников некоторые их виды используют как источники пищевых продуктов. Крахмал сердцевины и коры стволов, а также эндосперма семян саговника поникающего идет на приготовление особого крахмалистого продукта – саго.

Класс беннеттитовые – Bennettitopsida

Наши представления о беннеттитовых основаны исключительно на ископаемых остатках, которые найдены в отложениях конца пермского периода. Достигнув своего расцвета в середине мезозоя, в верхнем мелу они уже вымерли.

Этот класс представляет особый интерес, так как, по мнению некоторых ботаников (С. В. Мейен), беннеттитовые являются предками цветковых. Большинство беннеттитовых имели обоеполые стробилы, напоминающие по типу строения цветок современных покрытосеменных. Микроспорофиллы с большим количеством микроспорагниев располагались на периферии стробилов. Редуцированные мегаспорофиллы размещались в центральной части стробила, и каждый из них имел по одному семязачатку. Спорофиллы были окружены покроволистиками, сходными с околоцветником цветковых растений. Опыление, вероятно, осуществлялось с помощью ветра и насекомых. В семенах беннеттитовых был уже вполне развитый зародыш, который заполнял все семя. Семена имели две хорошо развитые семядоли, в которых находились запасные питательные вещества. По внешнему виду и характеру вегетативных органов беннеттитовые очень напоминали саговниковых (рис. 119). Считают, что эти два класса растений произошли от семенных папоротников.

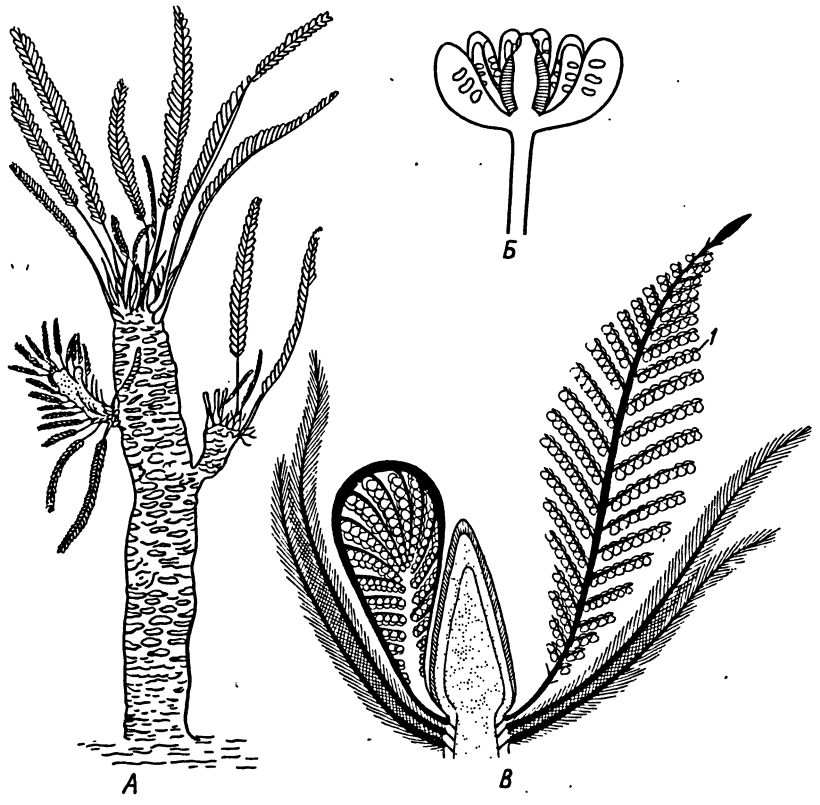


Рис. 119. Беннеттитовые. *А* – вильямсония (*Williamsonia*), общий вид; *Б* – обоеполый стробил вильямсониеллы корончатой (*Williamsoniella coronata*) в разрезе; *В* – обоеполый стробил цикадеоидеи (*Cycadeoidea*) в разрезе

Класс гнетовые – Gnetopsida

К этому классу относятся три очень изолированных друг от друга порядка: эфедровые (Ephedrales), вельвичиевые (Welwitschiales) и гнетовые (Gnetales).

Порядки объединяют в класс гнетовых на основе ряда общих признаков, из которых главнейшие – супротивное листорасположение; необычное для прочих современных голосеменных дихазиальное ветвление собраний однополых стробилов; похожий на околоцветник покров вокруг стробилов; двусемядольные зародыши; длинные микрополярные трубки, образованные вытянутым интегументом; наличие сосудов во вторичной ксилеме; отсутствие смоляных каналов. Однако существует мнение, что все три порядка представляют собой независимые ветви эволюции.

Порядок эфедровые включает семейство эфедровые *(Ephedraceae)* с единственным родом эфедра *(Ephedra)*. В роде эфедра 40 видов, представленных обычно сильно ветвистыми вечнозелеными безлистными кустарниками. Произрастают виды эфедры в засушливых и пустынных областях Европы, Азии и Америки. В СССР встречается несколько видов эфедры в Средней Азии, на Кавказе, на юго-востоке европейской части и в Сибири.

Эфедра – двудомное растение, реже однодомное. Органы воспроизведения обычно представлены однополыми стробилами, но для эфедры средней *(E. intermedia)* характерны стробилы двуполые.

Собрание микростробилов шаровидное, образовано короткой осью с 2–8 парами супротивных кроющих листьев (чешуй). Нижние 1–2 пары листьев бесплодны, в пазухах остальных расположены микростробилы, каждый из которых состоит из единственного микроспорофилла, несущего на своей верхушке от одного до 8 микроспорангиев. Женские стробилы состоят из короткой оси, на которой находятся несколько супротивных пар чешуек и одиночный верхушечный семязачаток, окруженный особым толстым и мясистым мешочкообразным покровом, иногда условно называемым «околоцветником». Внутренний слой интегумента вытянут в микропилярную трубку, улавливающую микроспоры. Под интегументом – нуцеллус, а в нем женский заросток (гаметофит). Женский гаметофит представляет собой гаплоидный эндосперм, в который погружены архегонии. Оплодотворяется яйцеклетка в одном из архегониев. После оплодотворения появляется семя, окруженное мясистым «околоплодником», образовавшимся из сочного покрова семязачатка и кроющих чешуй. Этот «плод» (ботаники называют единицы воспроизведения такого рода *фруктификациями*) обычно краснеет, напоминая ягоду (рис. 120).

Некоторые виды эфедры, в основном эфедра хвощевая *(E. equisetina)*, служат источником сырья для получения алкалоида эфедрина, применяемого как средство, возбуждающее центральную нервную систему, а также при лечении заболеваний аллергического характера (бронхиальная астма, вазомоторный насморк и т. д.). Из «ягод» эфедры двуколосковой иногда готовят варенье, по вкусу напоминающее мед.

Порядок вельвичиевые содержит единственное семейство вельвичиевые (Welwitschiaceae). Это семейство представлено единственным видом – вельвичией удивительной *(Welwitschia mirabilis)*, которая произрастает в каменистых пустынях Анголы и Юго-Западной Африки. Это крайне выраженный ксерофит, приспособленный к условиям пустынного климата. Вельвичия удивительная не похожа ни на одно из ныне живущих известных растений. «Не дерево, не куст, не трава, нечто совершенно своеобразное», – так писал об этом растении советский ботаник В. М. Козо-Полянский. Это действительно удивительное по своему внешнему виду растение – дерево-карлик. Оно имеет длинный корень, толстый и короткий ствол (до 50 см высотой и до 1 м толщиной) и два крупных листа, сохраняющиеся в течение всей жизни (до 2000 лет). Листья достигают 2–3 м длины и постоянно нарастают у основания, отмирая с конца. Почти единственным источником влаги для вельвичии является густой туман, влагу которого это растение поглощает через многочисленные устьица на обеих сторонах листа (22 200 устьиц на

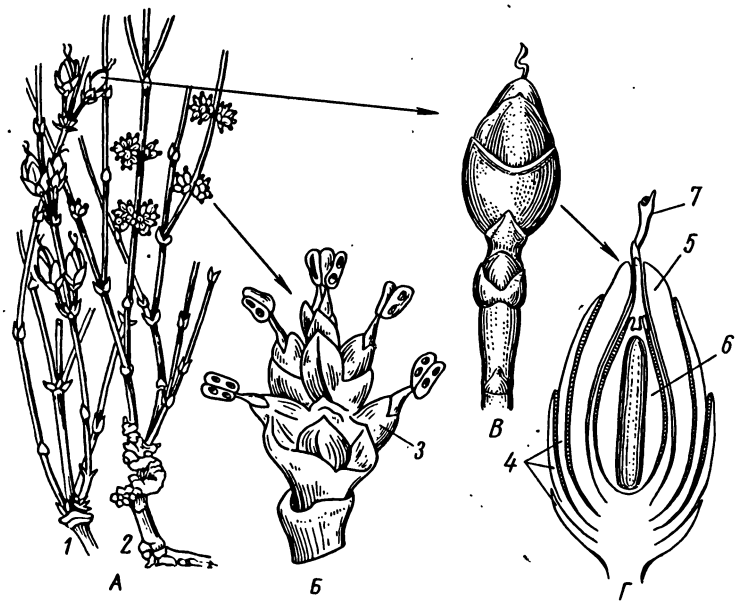


Рис. 120. Гнетопсиды. Эфедра двуколосковая (*Ephedra distachya*). *А* – общий вид репродуктивных побегов; *Б* – собрание микростробилов; *В* – мегастробил; *Г* – продольный срез через мегастробил:
1 – побег женского растения, *2* – побег мужского растения, *3* – микростробил, *4* – кроющие чешуи, *5* – наружный интегумент, *6* – семязачаток, *7* – внутренний интегумент, образующий микропилярную трубку

1 см^2). Разветвленные стробилы однополые. Растение двудомное. Архегониев нет. Образуется несколько женских половых клеток, одна из которых участвует в оплодотворении, а результате чего и образуется двудольное семя. Родство вельвичиевых не вполне ясно. Некоторые ботаники выводят их от древних саговниковых.

Порядок гнетовые включает единственное семейство гнетовые (Gnetaceae) с одним родом гнетум *(Gnetum)*. Гнетум содержит около 30 видов. Это лианы, деревья и кустарники, обитающие во влажных тропических лесах Южной Азии, Африки и Южной Америки. У гнетумов большие цельные кожистые супротивные листья на коротких черешках, напоминающие листья покрытосеменных. Растения двудомные. Гнетум ула *(Gnetum ula)* – источник съедобного масла, предположительно обладающего антиревматическим действием и используемого для массажа. Гнетум гнемон *(G. gnemon)* – «плодовое дерево» Юго-Восточной Азии, молодые листья, стробилы и зародыши которого употребляют в пищу. Возможно, гнетовые – родственники вымерших беннеттитовых.

Класс гинкговые – Ginkgoopsida

Единственным современным представителем этого класса является реликтовое растение – гинкго двулопастный *(Ginkgo biloba)*. Это растение называют живым ископаемым, так как его ближайшие родичи вымерли десятки миллионов лет назад. В дикорастущем состоянии этот вид встречается только в горах Западного Китая. В культуре широко распространен в Японии и Китае, откуда был вывезен в Европу и Северную Америку. Гинкго двулопастный – высокое листопадное дерево, достигающее иногда 40 м в высоту и более 4,5 м в диаметре. Гинкго очень долговечен, доживает до 2000 лет. Листья имеют характерную вееровидную лопастную пластинку, сидящую на тонком черешке. Гинкго – двудомное растение. Оплодотворение осуществляется подвижными сперматозоидами. Разводят гинкго как декоративное дерево. Семена съедобны. Вероятно, гинкговые – потомки древних птеридоспермов.

Класс хвойные – Pinopsida

Этот класс включает два подкласса – кордаитиды (Cordaitidae) и хвойные, или пиниды (Pinidae).

Подкласс кордаитиды (Cordaitidae) содержит единственный порядок – кордаитовые (Cordaitales), который включает одно семейство – Cordaitaceae. Кордаитовые – давно вымершие растения. В начале карбона и до начала мезозойской эры они были представлены древовидными формами. Подобно гигантским плауновидным и семенным папоротникам, кордаиты составляли значительную часть заболоченных прибрежных лесов. Заросли кордаитов напоминали современные хвойные леса, высота деревьев достигала 30 м, толщина ствола – 1 м. Длина линейных листьев составляла 1 м при ширине от нескольких до 20 см. Стробилы были однополыми.

Считается, что кордаиты произошли от семенных папоротников и их древнейшие формы дали начало хвойным.

Подкласс хвойные – Pinidae

Наряду с покрытосеменными хвойные принадлежат к числу наиболее известных и наиболее хозяйственно важных растений. Как в природе, так и в жизни человека хвойные по своему значению занимают второе место после цветковых, далеко превосходя все остальные группы высших растений.

Это наиболее сохранившаяся и самая многочисленная группа голосеменных растений. Возникнув в конце каменноугольного периода, хвойные, как и другие голосеменные, наибольшего расцвета достигли в мезозое. Будучи самой многочисленной и наиболее распространенной группой среди современных голосеменных, они в настоящее время насчитывают не менее 560 видов, объединенных в 55 родов и 7 семейств. Многие хвойные играют значительную роль в растительном покрове земного шара. На обширных пространствах Северной Евразии и Северной Америки они образуют леса, часто представляющие собой почти чистые насаждения лишь одного вида. В южном полушарии хвойные наиболее обильны в умеренных областях Новой Зеландии, Австралии и Южной Америки. Наибольшее число видов сосны *(Pinus)*, пихты *(Abies)*, ели *(Picea)* и лиственницы *(Larix)* сосредоточено вокруг Тихого океана, особенно в Китае.

Все хвойные – деревья или кустарники с игольчатыми или чешуевидными листьями, но у ряда представителей листья ланцетные или широколанцетные (араукария – *Araucaria*, подокарпус – *Podocarpus)*.

Среди хвойных встречаются гиганты растительного мира. Таковы, например, секвойя вечнозеленая *(Sequoia sempervirens)*, достигающая в высоту 100 м при толщине ствола 10 м; мамонтовое дерево *(Sequoiadendron giganteum)*, экземпляры которого имеют толщину ствола до 12 м и возраст до 4000 лет; болотный кипарис *(Taxodium mucronatum)*, произрастающий в Южной Мексике, с толщиной ствола 16 м. Рекорд долгожительства побивает один из видов сосны – сосна долговечная *(P. longaeva)*. Возраст экземпляра этого вида, найденного в Восточной Неваде (США), определяется приблизительно в 4900 лет, т. е. почти в пять тысячелетий. Большинство хвойных – растения вечнозеленые, но встречаются и листопадные, например лиственницы *(Larix)*.

Анатомическое строение стеблей хвойных довольно однообразно. Оно отличается более развитой древесиной и менее развитыми корой и сердцевиной. Ксилема хвойных по объему на 90–95% состоит их трахеид. Стенки трахеид некоторых хвойных (например, тисса) имеют кроме округлых окаймленных пор дополнительные спиральные утолщения, которые являются новообразованием в эволюции голосеменных. В отличие от большинства двудольных у хвойных паренхимы в древесине очень мало или она полностью отсутствует. Древесинная паренхима встречается у хвойных как вокруг смоляных ходов, так и (реже) между трахеидами. Сердцевинные лучи хвойных состоят главным образом из паренхимных клеток и из так называемых лучевых трахеид, несущих окаймленные поры. Характер пор полей перекреста (участков перекрещивания) клеток лучей с продольными трахеидами – очень важный диагностический признак, который наряду с другими анатомическими признаками успешно используется при определении систематической принадлежности образцов древесины хвойных.

Как кора, так и древесина многих современных хвойных содержит много горизонтальных и вертикальных смоляных ходов.

Смоляные (не травматические) ходы во вторичной древесине характерны только для семейства сосновых. У большинства хвойных, не имеющих нормальных смоляных ходов в древесине, они возникают при травматических повреждениях ствола.

Листья хвойных обычно сидячие, но иногда с коротким черешком. Узкие листья имеют одну неразветвленную жилку – раздвоенную у некоторых видов сосны *(Pinus)*. Кроме нескольких листопадных или веткопадных родов (лиственница, таксодиум, метасеквойя), листья хвойных вечнозеленые, плотные, более или менее жесткие и кожистые. Листорасположение спиральное (очередное), реже супротивное либо мутовчатое. В большинстве случаев листья хвойных имеют ясно выраженное ксероморфное строение: они покрыты толстым слоем кутикулы; эпидермальные клетки у них мелкие с сильно утолщенными стенками; устьица погружены в углубления, которые заполнены зернышками воска (приспособление для уменьшения испарения). Под эпидермой большинства хвойных развита своеобразная механическая ткань гиподерма, состоящая из 1–3 слоев удлиненных толстостенных клеток, благодаря которой листья приобретают обычно твердый наружный скелет, придающий им характерную жесткость. У многих хвойных в мезофилле расположены крупные смоляные каналы.

Стробилы хвойных исключительно раздельнополые; растения бывают однодомные, реже двудомные. По форме и величине стробилы широко варьируют. Хвойные – перекрестноопыляемые растения. Их пыльца переносится на семязачатки движением воздуха (ветроопыление).

Особенности размножения голосеменных растений будут рассмотрены на примере наиболее распространенного у нас представителя хвойных – сосны обыкновенной *(Pinus sylvestris)*. Сосна, как и все голосеменные, – разноспоровое растение. В мае у основания ее молодых побегов образуются пучки зеленовато-желтых *мужских шишек* – стробилов. Каждая шишка состоит из оси, густо одетой микроспорофиллами, на нижней стороне которых находятся по два микроспорангия – пыльцевых мешка. В них вначале образуются диплоидные материнские клетки спор (микроспороциты), из которых в результате мейотического деления развиваются гаплоидные микроспоры, т. е. осуществляется процесс микроспорогенеза (рис. 121). Далее следует процесс микрогаметогенеза, в результате которого спора превращается в пыльцевое зерно – особое образование, несущее остатки сильно редуцированного мужского гаметофита и гаметы. Вначале внутри микроспоры в результате двух последовательных митотических делений образуются две маленькие вегетативные клетки и еще одна большая антеридиальная клетка. Вегетативные клетки вскоре отмирают и превращаются в дисковидные образования, прилегающие к оболочке микроспоры. Антеридиальная клетка в свою очередь митотически делится на маленькую генеративную клетку и более крупную по размеру клетку трубки. В дальнейшем клетка трубки больше не делится, генеративная же клетка делится на две: стерильную клетку (или клеткуножку) и сперматогенную клетку. Сперматогенная клетка путем митоза дает начало двум мужским гаметам – спермиям, чем и завершается гаметогенез. Так микроспора превращается в пыльцевое зерно.

Зрелая пыльца имеет двойную оболочку: внешнюю – *экзину* и внутреннюю – *интину*. У большинства сосновых пыльцевое зерно бобовидное, с двумя выступами – воздушными мешками. Они играют роль поплавков, ориентирующих пыльцу определенным образом при попадании ее в «опылительную жидкость», выделяемую микропиле. Количество пыльцевых зерен обычно очень велико. Они чрезвычайно легки, что помогает их распространению ветром.

Собрания мегастробилов называются *женской шишкой*, или просто *шишкой*. Шишки возникают на концах побегов текущего года в числе одной или нескольких. Молодая только что сформировавшаяся шишка красноватого цвета, состоит из

стержня и плотно прилегающих к ней чешуй. Чешуи двух типов: наружная – кроющая и внутренняя – семенная. Семенные чешуи представляют собой видоизмененный мегастробил. Обе чешуи срастаются друг с другом. На семенных чешуях формируются два семязачатка. Семязачаток несет мегаспорангий – нуцеллус, окруженный покровом – интегументом. На верхушке интегумент не срастается: остается узкий канал – *пыльцевход*, или *микропиле*.

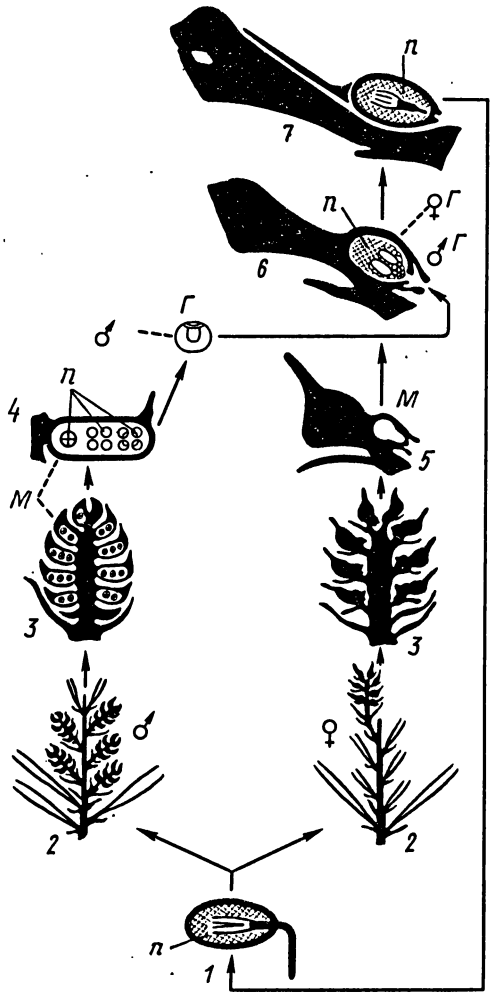


Рис. 121. Чередование поколений и смена ядерных фаз на примере вида сосны (*Pinus*): *1* – прорастающее семя, штриховкой показан гаплоидный эндосперм, *2* – репродуктивные побеги с мужскими и женскими шишками, *3* – продольные срезы через мужскую (слева) и женскую (справа) шишки, *4* – поперечный срез чешуи мужской шишки, показан микроспорангий, тетрада спор, четыре споры и зрелая пыльца, *5* – поперечный срез через семенную и кроющую чешуи, показан семязачаток, *6* – та же деталь, но в увеличенном виде и на более поздней стадии развития в момент опыления, *7* – та же деталь со зрелым семенем. *М* – мейоз, *Г* – гаметы

В нуцеллусе в большинстве случаев возникает лишь одна клетка, так называемый мегаспороцит, или материнская клетка спор, дающая начало мегаспорам. В результате деления мегаспороцита путем мейоза образуются четыре гаплоидные мегаспоры, из которых, однако, функционирует лишь одна. На этом заканчивается процесс мегаспорогенеза, после чего начинается мегагаметогенез. Функционирующая мегаспора значительно увеличивается в размерах и в ней путем митотического деления начинается развитие женского гаметофита (мегагаметофита).

Развитие мегагаметофита начинается со свободного ядерного деления. После образования определенного числа ядер в цитоплазме возникает большая центральная вакуоль и ядра размещаются в постенном слое цитоплазмы. Позднее образуются клеточные оболочки. В результате возникает гаплоидный (!) эндосперм (у покрытосеменных он триплоидный), который представляет редуцированное тело женского гаметофита. На верхушке массива эндосперма из его периферических клеток формируются архегонии с крупными яйцеклетками. На этом развитие женского гаметофита завершается.

Поздней весной или в начале лета семенные чешуи в шишке несколько раздвигаются. К этому времени семязачатки готовы к приему пыльцы. Обильное количество пыльцы, доставляемое ветром, попадает в промежутки между семенными чешуями и задерживается у микропиле, которое к тому времени начинает выделять «опылительную жидкость», выступающую на верхушке семязачатка в виде капли. Пыльцевые зерна быстро погружаются в нее и как бы засасываются внутрь, где и прорастают. После опыления семенные чешуи сближаются и остаются плотно прижатыми друг к другу до созревания семян.

Через некоторое время после опыления начинается процесс оплодотворения. У сосны период между опылением

и оплодотворением равен 12—14 месяцам. Пыльца, попавшая на семязачаток, прорастает. Пыльцевая трубка прокладывает себе путь через микропиле к яйцеклетке. Достигший яйцеклетки кончик пыльцевой трубки разрывается и освобождает мужские гаметы — спермии. В яйцеклетку входит одна мужская гамета, в то время как вторая погибает. Соединяясь, яйцеклетка и спермий образуют первое диплоидное ядро зиготы — первое ядро спорофита.

Диплоидный зародыш развивается из зиготы довольно сложным путем. Параллельно развитию зародыша из остатков нуцеллуса образуется тонкая пленка — эндосперм, из покрова же семязачатка — кожура семени, и таким образом весь семязачаток превращается в семя. Закрывшиеся шишки к этому времени продолжают дальнейший рост, становятся деревянистыми и изменяют окраску, становясь коричневыми. После созревания семян чешуйки шишек вновь расходятся и семена высыпаются. Так осуществляются размножение, чередование поколений и смена ядерных фаз у голосеменных растений.

Подкласс хвойные включает 7 порядков, из которых будут рассмотрены: сосновые (Pinales), тиссовые (Taxales) и кипарисовые (Cupressales).

Порядок сосновые — Pinales. Порядок состоит из единственного семейства сосновые (Pinaceae). Это обширное семейство, насчитывающее 10 родов и не менее 250 видов, в своем распространении почти нацело ограничено северным полушарием. Некоторые виды сосны, ели, пихты и лиственницы поднимаются высоко в горы и заходят за полярный круг. Единственный вид, пересекающий экватор и заходящий в южное полушарие, — сосна Меркуза *(Pinus merkusii)*.

В семейство сосновых входят четыре наиболее крупных рода — пихта, сосна, ель, лиственница, насчитывающие по нескольку десятков, а то и сотню (сосна) видов.

Сосновые — вечнозеленые или реже листопадные растения, иногда стелющиеся кустарники.

Большинство представителей семейства развивает мощную корневую систему. На корнях многих лесных деревьев — сосны, ели, пихты и других можно обнаружить микоризу. Гифы грибов густо оплетают корни деревьев в том месте, где обычно располагаются корневые волоски, задерживая, а иногда и совершенно подавляя их рост.

За редким исключением сосновые относятся к довольно крупным деревьям, достигающим во многих случаях 40—50 м в высоту и 0,5—1,2 м в диаметре. Настоящим великаном растительного царства считается лиственница западная *(Larix occidentalis)*, достигающая в высоту 80 м при диаметре ствола 1,5 м.

Древесина сосновых довольно разнообразна по цвету, фактуре и физическим свойствам. Для обширных областей Евразии, Северной Америки и отчасти Африки она издавна была основным материалом, из которого возводились жилища, хозяйственные постройки, культовые и общественные здания. До наших дней дошли легенды о великолепных дворцах Давида и Соломона, многие архитектурные детали которых были сделаны из кедра ливанского *(Cedrus libani)*. Деревянные сооружения в Кижах возведены из сосны обыкновенной *(Pinus sylvestris)* и ели европейской *(Picea abies)* и просуществовали уже несколько столетий. Значение древесины сосновых как идеального по своим техническим качествам столярного и строительного материала особенно возросло за последние два столетия. Однако благодаря длинным волокнам наибольшее значение приобрела древесина сосновых в целлюлозно-бумажной промышленности.

Род сосна *(Pinus)* включает около 100 видов и является самым большим родом в семействе сосновых. Обычно это стройные вечнозеленые деревья, достигающие в высоту 50—75 м и в диаметре 1,2 м. Побеги двух типов. Длинные побеги покрыты бурыми листьями-чешуйками, в пазухах которых располагаются сильно укороченные побеги, несущие пучки из 2, 3, 5 (реже 4 и 8) листьев (хвоинок). Наибольший хозяйственный интерес представляет сосна обыкновенная в европейской и азиатской (вместе с видами лиственницы) частях СССР. Она занимает огромную площадь среди других лесных пород, уступая только лиственнице. Рас-

тет на разнообразных почвах, но предпочитает пески. На бедных легких почвах практически не имеет конкурентов. Сосна – светолюбивое растение. В медицине используют хвою, сосновые почки, сосновый экстракт, сосновое эфирное масло, терпентин, скипидар, канифоль, деготь и древесный уголь, которые получают из различных видов сосны путем переработки древесины и других частей растений.

Сосна сибирская, или кедровая *(P. sibirica)*, внешне отличается от сосны обыкновенной прежде всего тем, что на укороченных побегах она несет пучок из 5 листьев. Кроме ценной древесины дает крупные съедобные семена – кедровые «орешки», из которых добывают кедровое масло, используемое в технике.

Виды рода ель *(Picea)* – высокие стройные деревья, отличающиеся теневыносливостью и достигающие высоты 60–70 м и 1,5–2 м в диаметре. Очень долговечны, доживая до 500–600 лет. Имеют характерную пирамидальную форму кроны. Укороченных побегов нет. Листья располагаются спирально, четырехгранные или плоские, на конце заостренные, сидят на продолговатых подушечках (складочках коры), остающихся после их опадения, держатся на дереве до 7 лет. Шишки кожистые, повислые (рис. 122). Древесина по цвету белая или чуть желтоватая и более ценная, чем у сосны. В СССР наиболее широко распространены ель европейская *(P. abies)* и ель сибирская *(P. obovata)*. На глинистых почвах ель обычно вытесняет другие хвойные породы. Древесина ели используется в деревообрабатывающей промышленности, но особенно она ценна для изготовления музыкальных инструментов (скрипок, пианино, альтов и контрабасов).

Виды рода пихта *(Abies)* – крупные, иногда огромные деревья, достигающие

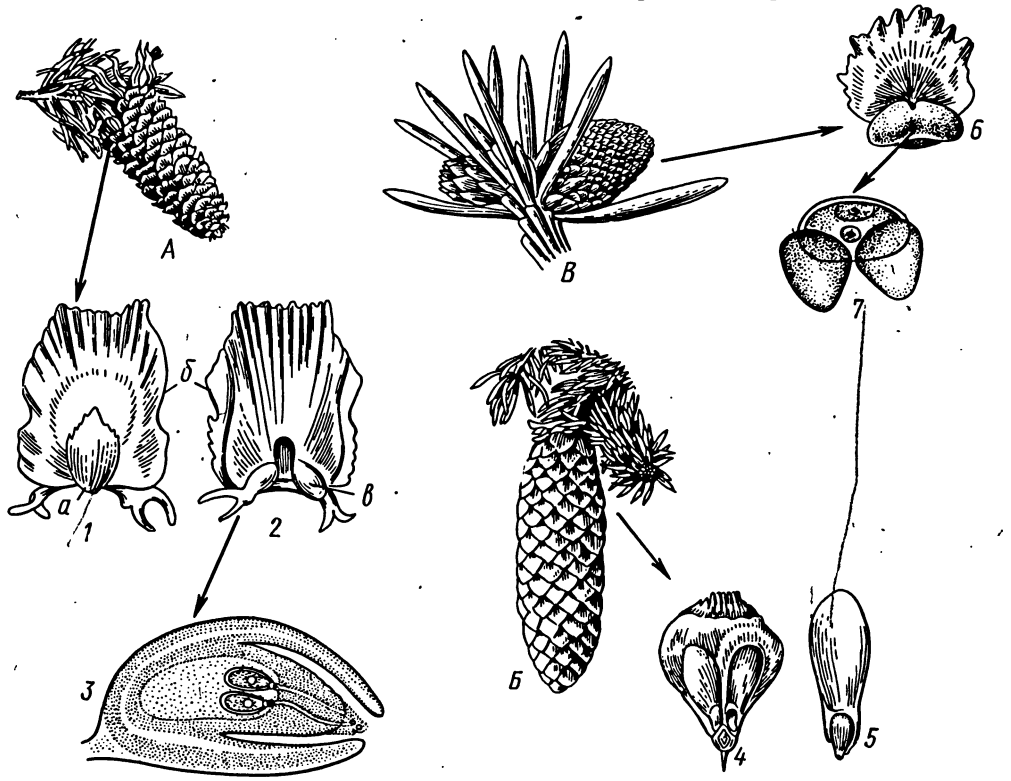


Рис. 122. Хвойные. Ель обыкновенная (*Picea abies*). *А* – молодая женская шишка; *Б* – зрелая женская шишка; *В* – мужская шишка:
(*а* – кроющая чешуя, *b* – семенная чешуя, *в* – семязачаток)

1 – семенная чешуя снизу, *2* – семенная чешуя сверху, *3* – семязачаток в разрезе, *4* – семенная чешуя с семенами, *5* – семя, *6* – микроспорофилл с микроспорангиями, *7* – пыльца с двумя воздушными мешками

высоты 60—80 м и 2 м в диаметре. Внешне похожи на ель. Плоские мягкие листья-хвоинки шириной 1,5—3 мм позволяют легко отличать пихту от других хвойных, имеющих игольчатые и чешуйчатые листья. Шишки прямостоячие, созревают в первый год поздней осенью или зимой, после чего распадаются на отдельные чешуи.

Высокая декоративность большинства видов пихт, связанная с красивой темно-зеленой или сизой конической кроной, делает эти деревья частым объектом интродукционной работы не только в дендрариях и ботанических садах, но и в парковых и аллейных посадках. В СССР довольно широко распространена пихта сибирская *(A. sibirica)*. Встречается преимущественно в южных районах Западной Сибири и на северо-востоке европейской части СССР. Древесина пихты менее ценна, чем сосны и ели, и используется преимущественно в производстве бумаги; из коры добывают ценный пихтовый бальзам. Из пихтовых лапок получают эфирное масло, отдельные фракции которого применяют для полусинтеза камфоры.

Виды рода лиственница *(Larix)* отличаются от уже рассмотренных сосновых тем, что сбрасывают листья на зиму. Листья лиственниц мягкие, плоские, с беловатыми рядами устьиц, заметными снизу. Располагаются пучками на укороченных побегах. Древесина твердая, смолистая, долговечная. На Урале и в Западной Сибири широко распространена лиственница сибирская *(L. sibirica)*, в Восточной Сибири и на Дальнем Востоке — лиственница Гмелина, или лиственница даурская *(L. gmelinii*, или *L. dahurica)*. Среди лесных пород СССР лиственницы занимают самую большую площадь. Древесина их тяжелая, долговечная, прочная, с прекрасными механическими свойствами. В Европе, начиная с древнейших времен, древесину лиственницы европейской, или опадающей *(L. decidua)*, широко использовали для строительных целей. Амфитеатры Древнего Рима, сваи построек Венеции сооружены из древесины этой лиственницы, так как она отличается высокой прочностью и противостоит гниению. Лиственница считалась и наилучшим материалом в судостроении. Ценится ее древесина и в наши дни.

В роде кедр *(Cedrus)* четыре вида. Три из них приурочены к странам Средиземноморья, один вид обитает в Гималаях. У всех видов ценна древесина, имеющая приятную окраску и ароматный запах. В СССР по Черноморскому побережью Кавказа, в Закавказье и в Крыму выращивают в культуре как красивейшие декоративные деревья кедр ливанский *(C. libani)*, кедр атласский *(C. atlantica)* и кедр гималайский *(C. deodara)*.

Порядок тиссовые (Taxales) включает два семейства. К наиболее значимому семейству тиссовых (Тахасеае) относится несколько родов, распространенных в северном полушарии. Представляет интерес род тисс *(Taxus)*, наиболее крупный в семействе. Тисс ягодный *(T. baccata)* широко распространен в средиземноморских странах, в Западной Европе, на Кавказе, в Западной Украине, Западной Белоруссии и в Южном Крыму. Тисс ягодный — большое дерево, достигающее 35 м высоты и свыше 1 м в диаметре, живет до 3—4 тыс. лет. В народе широко бытует название «негной-дерево», отражающее очень важные для хозяйственного использования свойства древесины тисса, которая тяжелее воды, очень красива, прочна и не содержит смоляных ходов. Хвоя плоская, широкая, направлена вверх. Древесина, кора и хвоя тисса ядовиты.

Порядок кипарисовые (Cupressales) объединяет два семейства. К семейству таксодиевых (Taxodiaceae) относятся самые крупные хвойные деревья — секвойя вечнозеленая *(Sequoia sempervirens)*, произрастающая на тихоокеанском побережье Америки, в Калифорнии. В СССР встречается как культурное декоративное растение в Крыму и на Кавказе. Мексиканский болотный кипарис *(Taxodium mucronatum)* — дерево с ценной древесиной, достигающее высоты 50 м. Замечательны его остроконечные воздушные корни, в большом количестве окружающие основания стволов.

Представители семейства кипарисовые (Cupressaceae) — вечнозеленые кустарники и деревья. Большей частью они однодомные, но бывают и двудомные. К роду кипарис *(Cupressus)* относятся долго-

вечные деревья с плотной красивой древесиной. В культуре известен кипарис пирамидальный *(C. sempervirens* var. *sempervirens)*, (рис. 123). На Кавказе в культуре встречается самый распространенный вид – кипарис португальский *(C. lusitanica)* Оба вида используют для зеленого строительства.

Наиболее богат видами род можжевельник *(Juniperus)*. Это небольшие вечнозеленые деревья или кустарники, иногда стелющиеся. Характерная черта рода состоит в том, что листья у всех молодых растений игловидные, а у взрослых особей разных видов могут быть или игловидными, или чешуйчатыми. У можжевельников чешуи женской шишки мясистые и срастаются между собой. Такие шишки часто неточно называют шишкоягодами. Многие можжевельники – ти-

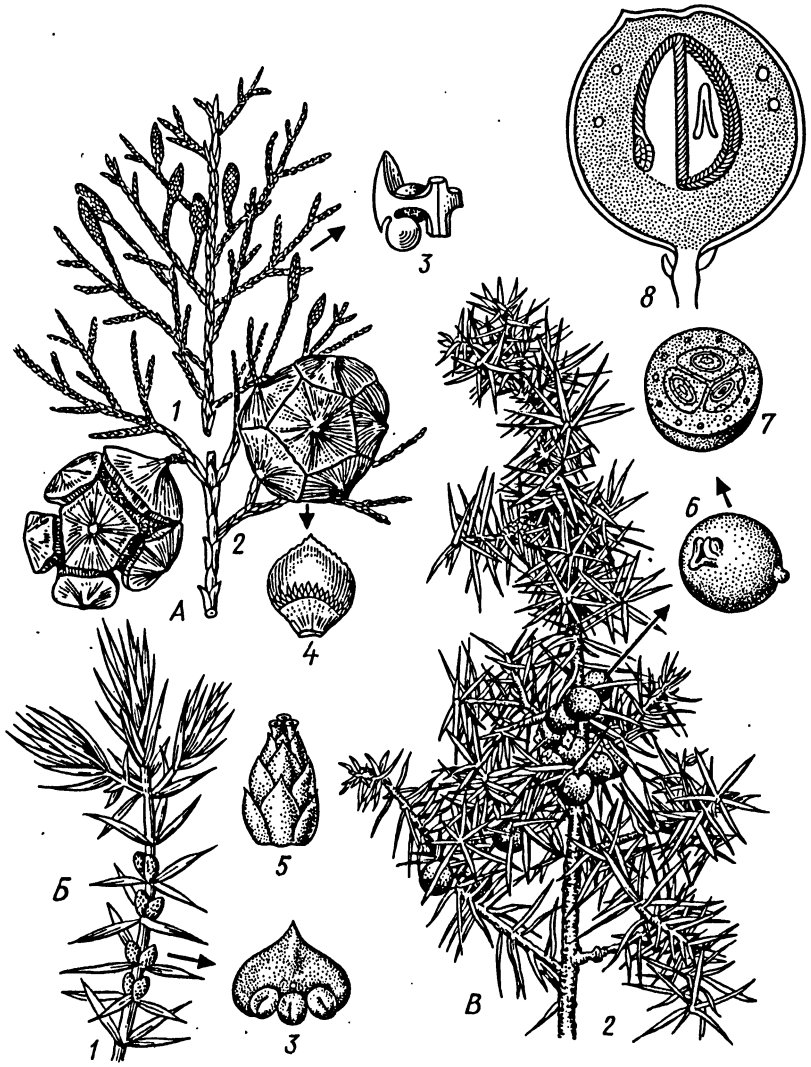


Рис. 123. Хвойные (сем. кипарисовые). *А* – репродуктивный побег кипариса вечнозеленого (*Cupressus sempervirens*); *Б*, *В* – репродуктивные побеги можжевельника обыкновенного (*Juniperus communis*):

1 – побеги с мужскими шишками, *2* – побеги с женскими шишками, *3* – микроспорофилл с микроспорангиями, *4* – семенная чешуя с семязачатками, *5* – молодая женская шишка, *6*–*8* – зрелые шишки (общий вид, поперечный и продольный срезы)

пичные горные растения. На территории СССР максимальное число видов произрастает в Средней Азии. Можжевельник туркестанский *(J. turkestanica)*, можжевельник туркменский *(J. turcomanica)* известны под местным названием арча. По всей таежной зоне и в широколиственных лесах встречается можжевельник обыкновенный, или верес *(J. communis*, см. рис. 123). В южных районах европейской части СССР и на Кавказе растет ядовитый можжевельник казацкий *(J. sabina)*. Можжевельники иногда используют в зеленом строительстве в городах и промышленных центрах, так как выделяемые ими эфирные масла очищают воздух, а сами растения высоко декоративны.

Шишки можжевельника обыкновенного используются в фармации; они входят в состав мочегонных сборов.

Глава XII
ОТДЕЛ ПОКРЫТОСЕМЕННЫЕ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫЕ – MAGNOLIOPHYTA, ИЛИ ANGIOSPERMAE

Покрытосеменные, или цветковые, – крупнейший отдел растительного мира. Он насчитывает 533 семейства, примерно 13 000 родов и не менее 250 000 видов, превосходя по численности все остальные группы высших растений, вместе взятые.

Представители отдела покрытосеменных господствуют на большей части суши нашей планеты и играют решающую роль в формировании растительного покрова. Они создают основную часть наземной фитомассы и в конечном счете определяют возможность существования человека как биологического вида. Цветковые произрастают во всех климатических зонах и, обладая поразительной пластичностью, могут существовать в самых разных экологических условиях.

Огромные потенциальные возможности покрытосеменных связаны с общими прогрессивными изменениями всей их морфологической структуры, коснувшейся как репродуктивных, так и вегетативных органов. Эти изменения поставили покрытосеменные в совершенно особое положение по сравнению с прочими представителями царства растений. Важнейшим прогрессивным изменением следует считать появление цветка – уникального органа, совместившего структуру и функции полового и бесполого размножения. Цветки древнейших покрытосеменных, по-видимому, могли опыляться как насекомыми, так и ветром, но в конце концов возникла активная форма опыления (развитие энтомофилии), что следует рассматривать как важный этап биологической эволюции.

Существеннейшая часть цветка – *завязь*, возникшая в результате срастания свободных краев некогда открытого плодолистика, на котором «лежали» семязачатки. Образовалась своего рода влажная камера, заключившая в замкнутый сосуд (от греч. «ангилос» – сосуд происходит название Angiospermae) и надежно защитившая семязачатки от высыхания, перепада температур и поедания животными. Параллельно с возникновением завязи сформировалось *рыльце* – важная деталь цветка, способствующая улавливанию и удержанию пыльцы, а также нередко стимулирующая ее прорастание. Прямым «продолжением» цветка является *плод*. Прочие группы растений не имеют органа, гомологичного плоду. Помимо главнейшей функции предохранения формирующихся семян от разного рода неблагоприятных воздействий внешней среды, плод очень часто играет активную роль в расселении растений. Отсюда огромное разнообразие его морфологических типов.

Гаметофит (речь идет прежде всего о женском гаметофите), потерявший самостоятельность уже у голосеменных, у покрытосеменных подвергся максимальной редукции и состоит только из восьми клеток зародышевого мешка. Полностью исчезли архегонии и весь процесс оплодотворения сделался независимым от присутствия капельно-жидкой

влаги. Само оплодотворение у покрытосеменных также необычно и получило название *двойного оплодотворения*. Прогрессивный смысл этого уникального явления, видимо, состоит в том, что триплоидный, а значит, и более жизнеспособный, чем гаплоидный, эндосперм покрытосеменных возникает только одновременно с зародышем. Если же оплодотворение по каким-либо причинам не произошло и зародыш не возник, то не образуется и эндосперм. Тем самым достигается существенная экономия пластических материалов и энергетических ресурсов растения. Довольно сложная структура семени формируется относительно быстро, иногда (у эфемеров) за 2–3 недели (рис. 124).

Помимо прогрессивных изменений в репродуктивной сфере, а названы только главнейшие, перестройка коснулась и вегетативных органов. Изменения проявились в особенностях жилкования листьев, характере побегообразования, где стало преобладать симподиальное ветвление и т. д. Важнейшие преобразования произошли в проводящей системе. Основными проводящими элементами ксилемы взамен трахеид становятся сосуды, что значительно ускоряет движение восходящего тока. Во флоэме ситовидные клетки, обычные у прочих отделов высших растений, заменяются члениками ситовидных трубок. Одновременно появляются и клетки-спутницы, в известной степени регулирующие функции ситовидных трубок. Таким образом, претерпев существеннейшие прогрессивные эволюционные изменения во всех сферах, покрытосеменные получили дополнительные возможности в конкурентной борьбе и в конечном итоге стали, по выражению известного отечественного ботаника М. И. Голенкина, «победителями в борьбе за существование».

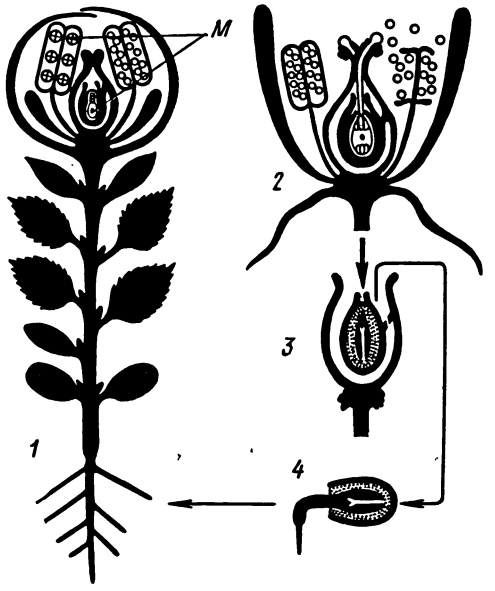


Рис. 124. Схема чередования поколений и смена ядерных фаз у покрытосеменного растения:
1 – спорофит (показан цветок с завязью, несущий яйцеклетку с тычинками, в пыльниках которых видны тетрады спор и зрелая пыльца), *2* – отдельный цветок (пыльца высыпается из вскрывшихся пыльников), *3* – плод и заключенное в нем зрелое семя, *4* – прорастающее семя. *M* – мейоз. Затемненные части диплоидны, светлые – гаплоидны, показанные точками – триплоидны

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Проблема происхождения покрытосеменных, которую Ч. Дарвин назвал в свое время «жгучей тайной», остается полностью неразрешенной до настоящего времени. Существует три главных вопроса, точный ответ на которые пока не получен: когда и где возникли покрытосеменные и кто был их предком. Кроме того, исследователей волнует вопрос: почему цветковые, практически неизвестные в начале мелового периода, как бы неожиданно и в большом числе видов появились в середине мела, оттеснив на второй план других представителей мира растений. Ископаемые остатки древнейших покрытосеменных, а они датируются серединой мела, к сожалению, не проясняют картину, поскольку нежные части цветков и плодов сохраняются плохо и реконструкция живых растений на их основе не очень надежна. Поэтому высказываемые различными специалистами точки зрения – не более чем вероятные гипотезы. Чаще всего высказывается мнение, что цветковые появились не ранее 135 млн. лет назад, в раннемеловую эпоху. В середине мела, т. е. около 120 млн. лет тому назад (это документированный факт), по не вполне понятным причинам наступает вспышка их видообразования и к концу мелового периода покрытосеменные завоевывают сушу. Господство покрытосеменных продолжается в течение всей кайнозойской эры до настоящего времени. С этой гипотезой связываются некоторые мор-

фологические теории, в частности теория стробилярной природы цветка.

Согласно другой версии цветковые возникли значительно раньше — в триасе (мезозойская эра) или даже в перми (палеозой), но первоначально занимали подчиненную роль в растительных сообществах того времени и поэтому следы их существования в ископаемых остатках не сохранились. Иногда даже полагают, что древнейшие мезозойские и палеозойские покрытосеменные столь резко отличались от ныне живущих цветковых, что специалисты их просто не узнают и принимают за растения других групп.

Большинство специалистов считают покрытосеменные монофилетической, т. е. возникшей от одного предка, группой растений. Реже говорят о полифилии, полагая при этом, что разные части цветковых произошли от разных предков независимо и их сходство — лишь результат конвергенции.

В качестве вероятного предка покрытосеменных выдвигают вымерших примитивных птеридоспермов (см. рис. 105). Реже полагают, что им могли быть также вымершие беннеттитовые с их обоеполыми стробилами или какие-либо древние и ныне исчезнувшие формы гнетовых.

Согласно воззрениям английского ботаника Р. Мелвилла, покрытосеменные произошли в девоне (!) от риниофитов и дали начало одному из подклассов птеридоспермов, от которых в свою очередь в конце перми — начале триаса, по-видимому, на территории Гондваны (древний материк, давший начало Африке, Антарктиде, Южной Америке и Австралии) произошли исходные группы современных покрытосеменных и гнетовых.

Относительно вероятного первичного центра возникновения древнейших цветковых известно еще меньше. Полагают, что их колыбелью могла быть Юго-Восточная Азия, где сохранилось наибольшее число архаичных форм покрытосеменных. Эту идею активно поддерживает отечественный ботаник А. Л. Тахтаджян. Однако многообразие архаичных покрытосеменных может объясняться мало изменившимися климатическими условиями этого региона.

Известный американский эволюционист Дж. Стеббинс высказывает мысль (1974), что ранние покрытосеменные были быстрорастущими пионерными растениями или даже «сорными» кустарниками гемиаридных (т. е. достаточно засушливых) местообитаний древнего материка Гондваны. В этих условиях господствовали двудольные. Напротив, первые однодольные обосновывались вокруг водоемов, вдоль речек и ручьев.

ГЛАВНЕЙШИЕ СИСТЕМЫ ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ

Господствующей ролью покрытосеменных растений объясняется особый интерес к их систематике. В историческом плане одной из важнейших систем, оказавших заметное влияние на развитие науки и познание растительного мира, явилась искусственная классификация, созданная великим шведским естествоиспытателем К. Линнеем (1735). Решающее значение в классификации покрытосеменных Линней придавал цветку и прежде всего особенностям строения андроцея.

Начиная со второй половины XVIII в. появляются первые естественные системы, господствовавшие в науке до конца XIX в. Одна из них принадлежала виднейшему представителю династии французских ботаников А. Жюсье (1789). Система швейцарского натуралиста О. Декандоля, созданная в первой половине XIX в., использовалась ботаниками даже в 30-е годы нашего века. В англоязычных странах длительное время наиболее употребительной была система, разработанная двумя выдающимися английскими ботаниками — Д. Бентамом и Д. Гукером (1862—1883). Растения в этих системах группировались на основе морфологического сходства.

Первой генеалогической системой считается система, созданная крупнейшим немецким ботанико-географом А. Энглером на рубеже XIX и XX столетий. В ней впервые была учтена и оценена возможная эволюция морфологических признаков. Детальная проработка материалов до уровня рода привлекла к системе Энглера многих ботаников. Ее популярности способствовал вышедший в 1907 г. справочник Далла Торре и Гармса, в котором все признанные Энглером роды перечислены и пронумерованы, что значительно облегчило работу ботаников. Материалы большинства крупнейших гербариев мира до сих пор располагаются по этой системе. Энглер считал примитивными цветки, не имеющие околоцветника, и однополые цветки. Таксоны, характеризующиеся цветками подобного типа, рассматривались как наиболее архаичные и помещены в начале системы. Не учитывалось то обстоятельство, что простое строение цветка, например дуба или ивы, может быть не первичным, а вторичным, развившимся в процессе морфологической эволюции этого органа. Таким образом, существеннейшим недостатком системы Энглера и ряда других ботаников было смешение двух понятий — кажущейся внешней простоты и эволюционной примитивности. Однако еще в 1875 г. немецкий ботаник А. Браун пришел к выводу о примитивности крупных обоеполых многолепестных цветков

магнолиевых и вторичности безлепестных и однополых цветков. Простота этих цветков, по его мнению, была вторичной, возникшей в результате упрощения. Идеи А. Брауна получили поддержку со стороны многих морфологов и оказали огромное влияние на умы ботаников XX в., работавших в области создания генеалогических систем.

Честь реформы классификации цветковых растений на новых началах принадлежит немецкому ботанику Х. Галлиру (1912) и американскому исследователю Ч. Бесси (1915). В основании системы покрытосеменных Галлир помещал группу Proterogenae, среди которой главной были магнолиевые. Бесси древнейшей группой цветковых считал раналиевые (Ranales), куда также включались магнолиевые и, кроме того, лютиковые. На принципах, сформулированных Галлиром и Бесси, строилась система крупного английского ботаника Дж. Хатчинсона (1926 – 1934). Эти же принципы использованы в системах цветковых растений, предложенных нашими современниками – американскими исследователями А. Кронквистом (1968) и Р. Торном (1976), датчанином Р. Дальгреном (1980) и отечественным эволюционистом-систематиком А. Л. Тахтаджяном (1987). Перечисленные системы различаются преимущественно неоднозначным толкованием вероятных родственных связей между отдельными группами цветковых. Спорной пока остается исходная группа покрытосеменных. Часть систематиков считает таковой магнолиевые. Однако другие ботаники (например, Дальгрен) допускают, что магнолиевые лишь сохранили наибольшее число архаичных признаков, но сами, как и все прочие таксоны цветковых, произошли от какой-то вымершей, еще более древней гипотетической группы покрытосеменных (рис. 125).

Было бы, однако, неверно считать, что в систематике настало время полного господства идей Галлира и Бесси. Справедливости ради укажем, что время от времени высказываются иные взгляды. Суть их сводится к тому, что по происхождению покрытосеменные не являются монофилетической группой. Иногда полагают, что формы с простым околоцветником и раздельнополыми цветками и формы с двойным околоцветником произошли независимо от разных предков. Однако широкой поддержки среди ботаников эти идеи не имеют.

В нашем учебнике принята система цветковых, разработанная А. Л. Тахтаджяном в 1987 г. Согласно А. Л. Тахтаджяну, древнейшей группой покрытосеменных является порядок магнолиевых, от предков которых произошли все ныне живущие покрытосеменные. В этом смысле система Тахтаджяна строго монофилетична (см. рис. 150).

В учебнике нет необходимости подробно разбирать все принципы и критерии, лежащие в основе современных филогенетических построений. Довольно широко используют так называемые эволюционно-морфологические

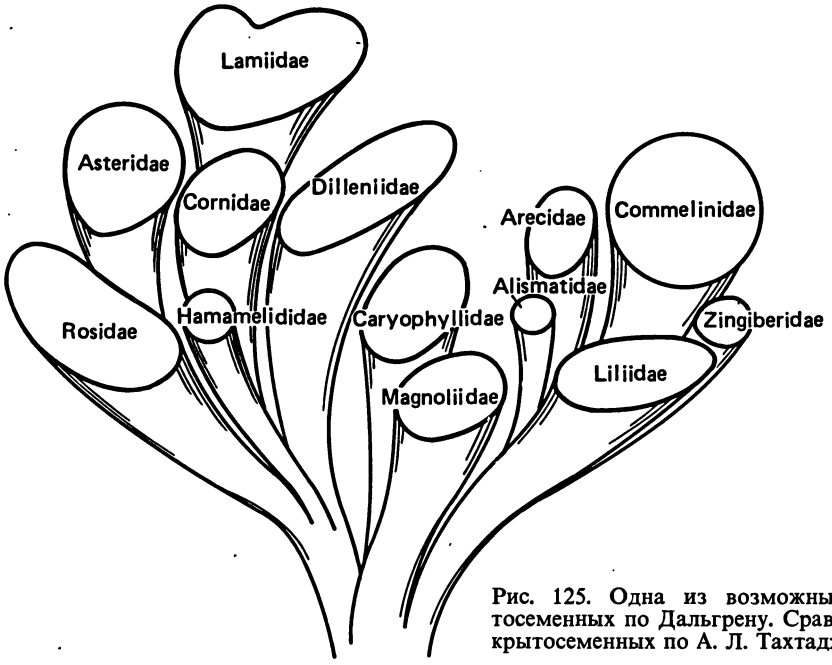


Рис. 125. Одна из возможных филем покрытосеменных по Дальгрену. Сравни с филемой покрытосеменных по А. Л. Тахтаджяну (см. рис. 150)

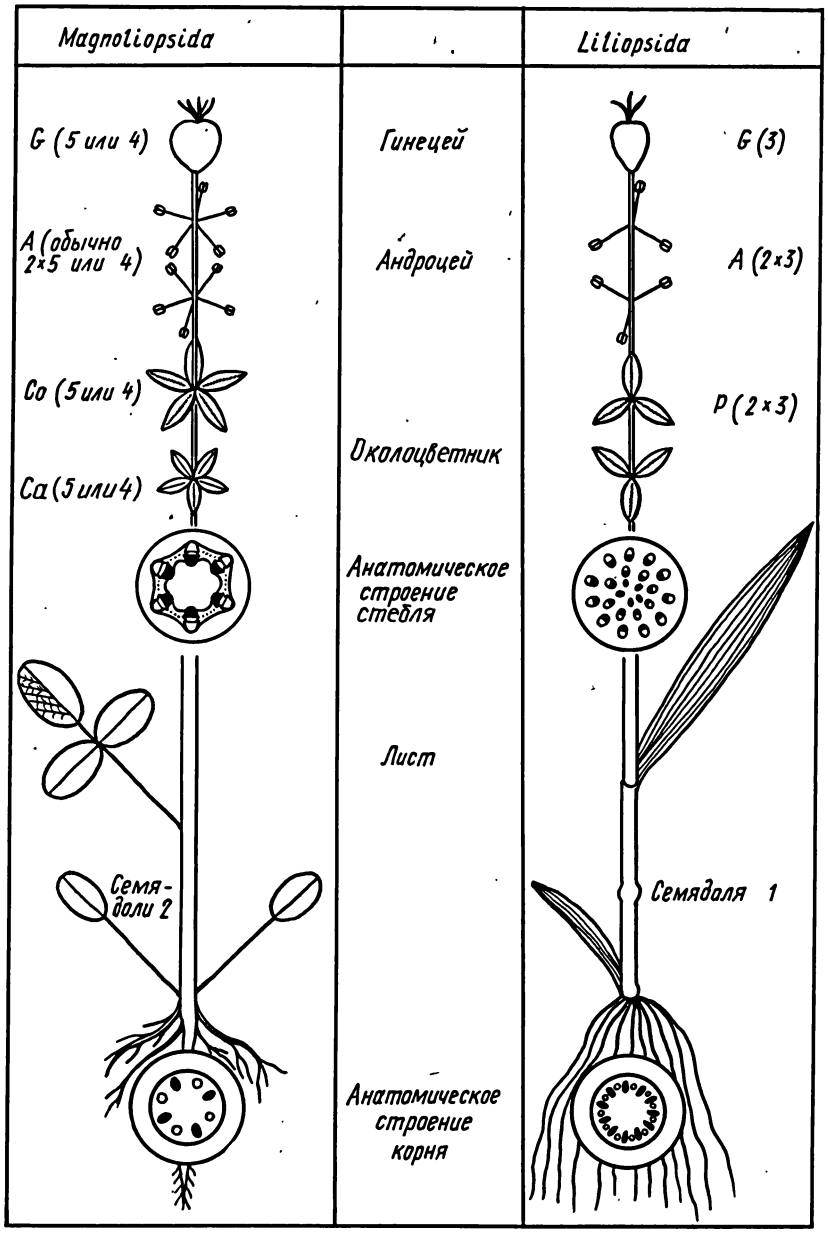


Рис. 126. Схема, показывающая некоторые морфолого-анатомические различия между двудольными и однодольными по Фроне и Ензену (см. также таблицу на с. 197).

ряды, отдельные примеры которых приведены ниже. Начальные члены каждого ряда оцениваются систематиками как относительно примитивные, а конечные — как эволюционно продвинутые. Анализ отдельных таксонов на примитивность и продвинутость признаков позволяет в определенной степени оценить их положение в системе.

1. Деревья → кустарники → многолетние травы. Травы → вторичнодревесные растения.

2. Растения с прямостоячими стеблями → растения со стеблями стелющимися, цепляющимися и вьющимися.

3. Вечнозеленые растения → листопадные растения.

4. Круговое расположение проводящих

пучков → рассеянное расположение пучков.

5. Простые цельные листья → простые расчлененные листья → сложные листья. Сложные листья → вторично простые листья.

6. Соцветие сложное → соцветие простое.

7. Актиноморфные цветки → зигоморфные цветки.

8. Цветки с большим и неопределенным числом частей → цветки с небольшим и фиксированным числом частей.

9. Двойной околоцветник → простой околоцветник → цветки без околоцветника.

10. Части цветка свободные → срастающиеся.

11. Семена с двумя семядолями → семена с одной семядолей.

12. Апокарпные плоды → ценокарпные плоды.

Как и в большинстве современных систем, покрытосеменные разделены у А. Л. Тахтаджяна на два класса – двудольные (магнолиопсиды) и однодольные (лилиопсиды). Класс двудольных подразделяется в свою очередь на 8 подклассов, а однодольных – на 4.

Отдел покрытосеменные, или цветковые – Magnolioptyta, или Angiospermae.

Класс магнолиопсиды, или двудольные – Magnoliopsida, или Dicotyledones.

Подкласс магнолииды – Magnoliidae

Подкласс ранункулиды – Ranunculidae

Подкласс кариофиллиды – Caryophyllidae

Подкласс гамамелидиды – Hamamelididae

Подкласс дилленииды – Dilleniidae

Подкласс розиды – Rosidae

Подкласс ламииды – Lamiidae

Подкласс астериды – Asteridae

Класс лилиопсиды, или однодольные – Liliopsida, или Monocotyledones.

Подкласс алисматиды – Alismatidae

Подкласс триуридиды – Triuridiidae

Подкласс лилииды – Liliidae

Подкласс арециды – Arecidae

Основные различия между классами однодольных и двудольных показаны ниже. Однако следует помнить, что почти по каждой позиции известны исключения и отнесение растения к одному из двух классов осуществляется по совокупности признаков. Тем не менее в большинстве случаев особых затруднений этот процесс не вызывает. Подклассы объединяют порядки, имеющие общее происхождение. По этому же принципу в порядки объединяют семейства. Всего в системе А. Л. Тахтаджяна насчитывается 166 порядков и 593 семейства. Некоторые из них, имеющие для будущих провизоров наибольшее значение, будут охарактеризованы более подробно (гл. XIV).

Основные различия между двудольными и однодольными (рис. 126)

Двудольные	Однодольные
Зародыш обычно с двумя семядолями. Семядоли чаще всего с тремя главными проводящими пучками	Зародыш с одной семядолей. Семядоли с двумя главными проводящими пучками
Листья простые и сложные, более или менее четко разделены на черешок и пластинку	Листья всегда простые, обычно не расчленены на черешок и пластинку
Жилкование листьев обычно перистое или пальчатое	Жилкование листьев обычно параллельное или дуговидное
Характерен вторичный рост осевых органов за счет камбия; проводящая система стебля располагается кольцом, имеется флоэмная паренхима; кора и сердцевина хорошо дифференцированы	«Нормальный» вторичный рост осевых органов отсутствует, камбия нет; проводящая система состоит из большого числа отдельных закрытых пучков, расположенных «беспорядочно» или образующих два-три кольца; флоэмная паренхима отсутствует. Обычно нет ясно выраженной коры и сердцевины
Первичный (зародышевый) корешок обычно развивается в главный корень, от которого отходят боковые корни 1-го и последующих порядков	Первичный корешок рано отмирает, главный и боковые корни не развиваются, заменяясь придаточными корнями
Корневая система (до образования корневища) стержневая или ветвистая	Корневая система мочковатая (до образования корневища)
Современные травянистые формы скорее всего	Современные травянистые формы скорее всего

Продолжение

возникли из древесных вследствие снижения камбиальной активности и задержки онтогенеза; в результате развилась способность к половому размножению на ранних стадиях индивидуального развития (неотения).	дали начало древовидным в результате возникновения особых меристем
Цветки главным образом пяти-, реже четырехчленные.	Цветки обычно трехчленные, реже иные, но никогда не бывают пятичленными

Глава XIII
ЦВЕТОК И СОЦВЕТИЕ

Цветок – орган семенного размножения покрытосеменных растений. Во многих отношениях он уникален и столь характерен для этой группы, что покрытосеменные нередко называют цветковыми растениями. Исключительная роль цветка как особой морфологической структуры связана с тем, что в нем полностью совмещены все процессы бесполого и полового размножения. В обоеполом цветке осуществляются микро- и мегаспорогенез, микро- и мегагаметогенез, опыление, оплодотворение и развитие зародыша. Завершается онтогенез цветка образованием плода с семенами. Особенности строения цветка обеспечивают осуществление всех этих функций с наименьшими затратами пластических веществ и энергии (рис. 127).

ПРОИСХОЖДЕНИЕ ЦВЕТКА

Древнейшие ископаемые цветки достоверно известны начиная с середины мелового периода. Относительно происхождения обоеполого цветка существуют различные гипотезы. Наиболее распространена и хорошо обоснована стробилярная (от греч. «стробилюс» – шишка хвойного), или *эвантиевая* (от греч. «эвантиум» – настоящий цветок), гипотеза, разработанная в начале XX в. Согласно этой гипотезе, цветок – это метаморфизированный (т. е. видоизмененный укороченный спороносный побег, первоначально напоминавший шишку голосеменных (рис. 128). «Женские» мегаспорофиллы в процессе метаморфоза превратились в плодолистики, а «мужские» микроспорофиллы – в тычинки. Эти видоизменения многие исследователи связывают с приспособлением покрытосеменных к насекомоопылению (энтомофилии). Примитивные цветки имели значительные размеры и удлиненное цветоложе, на котором располагались многочисленные микро- и мегаспорофиллы, прикрытые бесплодными листьями, составляющими первичный околоцветник. Микроспорофиллы позднее дали начало тычинкам, а мегаспорофиллы – пестикам. Такие цветки приобрели строение, сходное с тем, которое наблюдается у ныне живущих магнолиевых, лютиковых, кувшинковых. Согласно этой гипотезе перечисленные семейства обычно располагаются близ основания системы покрытосеменных как наиболее древние и архаичные.

Другая точка зрения, также разработанная в начале XX в., получила название *псевдантиевой* (от греч. «псевдантиум» – ложный цветок) гипотезы происхождения цветка (рис. 128). Согласно этой гипотезе цветок представляет собой видоизмененное соцветие, состоящее из мелких разнополых цветков, претерпевших в процессе эволюции ряд преобразований: редукцию, сближение и срастание. На основе этой гипотезы наиболее архаичными следует считать семейства с раздельнополыми невзрачными цветками (ивовые, казуариновые и т. п.).

Обе эти гипотезы являются фолиарными (от лат. «фолиум» – лист), так как исходят из представлений, что цветки образовались из листостебельных побегов. Фолиарным гипотезам противопоставляются различные *теломные* (от греч. «телома» – конечные побеги) гипотезы (например, теория гонофилла Р. Мелвилла), довольно широко распространенные в 60–70-е годы нашего столетия. Согласно этим гипотезам все части цветка могут быть выведены из теломов, т. е. цилиндрических структур, свойственных риниофитам.

МОРФОЛОГИЯ ЦВЕТКА

Будучи уникальным образованием по своей природе и функциям, цветок поразительно разнообразен по деталям строения, окраске и размерам. Известны крошечные цветки около 1 мм в диаметре (семейство рясковые) и одновременно существуют гиганты, подобные цветку знаменитой раффлезии Арнольда (*Rafflesia arnoldii*). Крупнейший цветок этого вида,

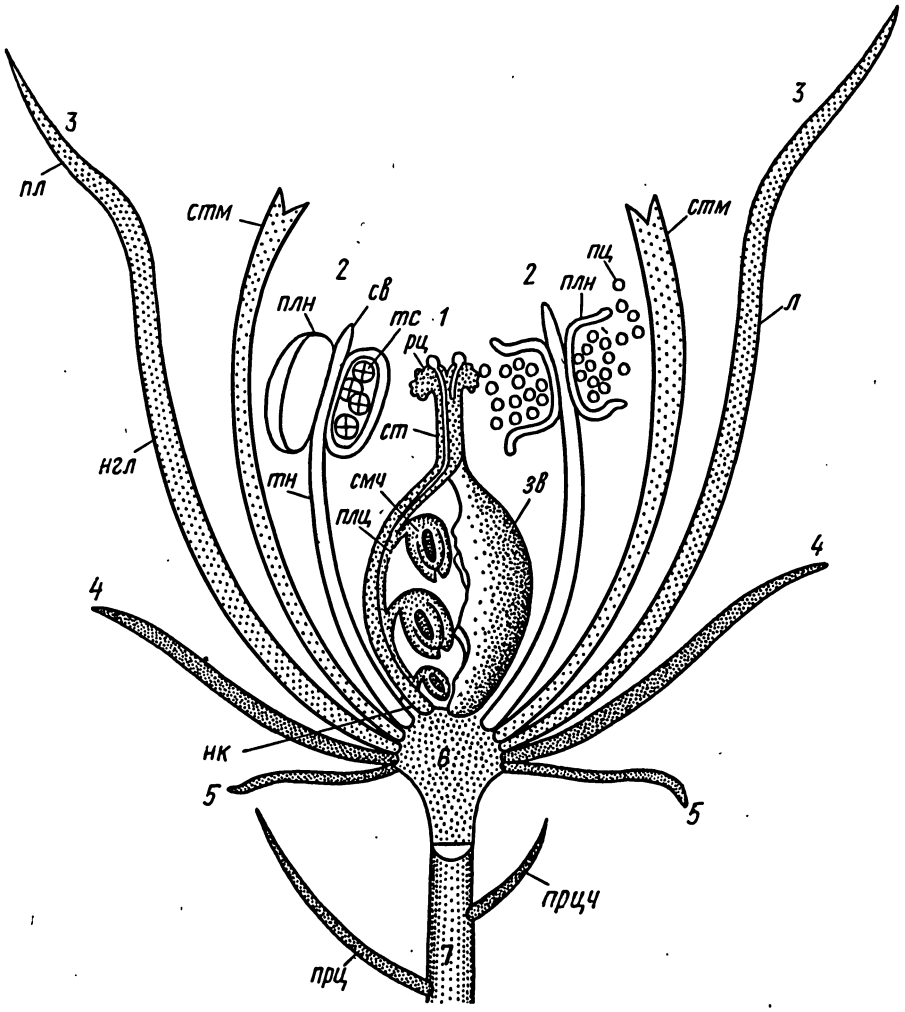


Рис. 127. Обобщенная схема строения цветка:

1 — пестик (*зв* — завязь, *ст* — столбик, *рц* — рыльце, *плц* — плацента, *смч* — семязачаток), *2* — тычинка (*тч* — тычиночная нить, *св* — связник, *плн* — пыльник, *тс* — тетрады спор, *нк* — нектарник, *стм* — стаминодий), *3* — венчик (*л* — лепесток, *пл* — пластинка лепестка, *нтл* — ноготок лепестка), *4* — чашечка, *5* — подчашие, *6* — цветоложе, *7* — цветоножка, *прц* — прицветник, *прцч* — прицветничек

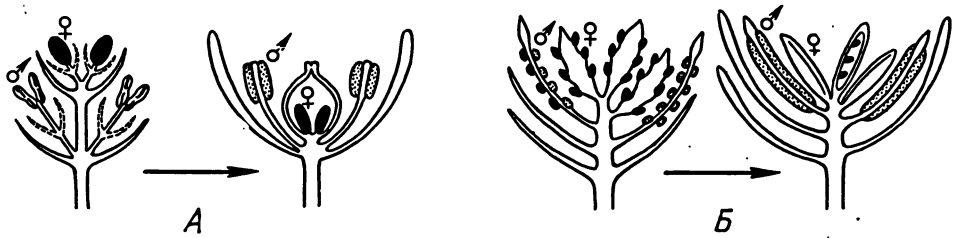


Рис. 128. Схемы, иллюстрирующие: *А* — стробилярную (эвантиевую) и *Б* — псевдантиевую гипотезы происхождения цветка

обитающего в тропических лесах о. Калимантан (Индонезия), имел диаметр 1 м 17 см.

Цветок возникает из конуса нарастания цветочного побега. Листочки околоцветника, тычинки и пестики последовательно образуются в виде бугорков из верхушечной меристемы. Первоначально процессы формирования и развития цветочных структур осуществляются в цветочной почке. Цветочная почка обычно состоит из *почечного покрова (перулы)*, образованного почечными чешуями, т. е. видоизмененными листьями, которые плотно окружают молодой цветок, или *бутон*. Иногда покров отсутствует и бутон защищают молодые листья, плотно облегающие отдельные цветки или целые соцветия.

Существуют два типа цветочных почек: собственно цветочные почки, которые помимо чешуй несут только репродуктивные части, и смешанные почки, несущие репродуктивные части и зачатки вегетативного побега. Положение членов цветочного покрова в бутоне относительно друг друга называется *листосмыканием*[1]. Известно довольно большое число типов листосмыкания. Главнейшие из них — створчатое, свернутое и черепитчатое (рис. 129). Тип листосмыкания покровов в бутоне — важный систематический признак. Его легко удается отразить на диаграмме цветка.

По положению цветок бывает верхушечным или боковым, т. е. выходит из пазухи видоизмененного или невидоизмененного прицветного листа (прицветника). Часть побега между цветком и прицветником называют *цветоножкой*. Если цветоножка укорочена или отсутствует, то цветок сидячий. Верхняя расширенная часть цветоножки, к которой прикрепляются все части цветка, т. е. покровы, гинецей и андроцей, — *цветоложе*. Цветоложе может иметь различные размеры и форму — удлиненную, выпуклую, плоскую или вогнутую. Разросшаяся часть цветоложа, расположенная между покровами цветка и гинецеем, называется *тором*. Части цветка принято делить на *стерильные* — к ним относятся покровы цветка, или околоцветник, и *фертильные*, т. е. *репродуктивные*. Репродуктивными частями являются андроцей и гинецей.

У некоторых цветков в результате срастания цветоложа, нижних частей покрова и андроцея образуется особая структура, называемая *гипантием*. Она может быть разнообразной формы, иногда участвует в формировании плода (у шиповника) и весьма характерна для представителей семейства розоцветных и многих видов бобовых.

Части цветка располагаются на цветоложе либо в виде ряда концентрических кругов *(циклический цветок)*, либо спирально *(ациклический цветок)*. Иногда наружные листочки околоцветника расположены кругами, а внутренние по спирали. Такой цветок является *гемициклическим*. Эволюционно ациклические цветки архаичнее циклических, т. е. образовались в процессе морфологической эволюции раньше последних.

В зависимости от количества членов или частей в каждом круге цветок называют: мономерным или одночленным, если в одном круге один член (ива — *Salix*); димерным или двучленным с двумя членами в круге (крестоцветные — Brassicaceae); тримерным или трехчленным (многие однодольные); тетрамерным или четырехчленным с четырьмя членами в круге; пентамерным или пятичленным и т. д.

[1] Иногда не совсем точно, говорят о *почкосложении*.

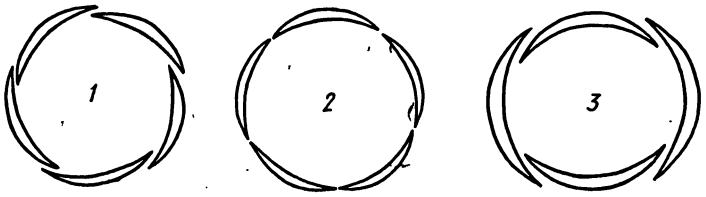


Рис. 129. Некоторые типы листосмыкания (почкосложения) частей околоцветника:
1 — скрученное, *2* — створчатое, *3* — черепитчатое

Иногда число кругов и членов в них увеличивается (особенно у садовых форм). Такой цветок называют *махровым*. Махровость обычно связана либо с расщеплением лепестков в процессе онтогенеза цветка, либо с превращением в лепестки части тычинок. На явлении махровости основано выведение сортов культурных роз, пионов, гвоздики и др.

По особенностям симметрии цветки многих покрытосеменных могут быть разделены вертикальной плоскостью, проходящей через ось, на равные половины не менее чем в двух направлениях. Это *актиноморфные*, или правильные, цветки. В процессе приспособления к опылению с помощью насекомых из актиноморфных цветков возникли цветки *зигоморфные* (рис. 130). Они могут быть разделены вертикальной плоскостью, проходящей через их ось, на две половины только в одном направлении (например, цветки многих бобовых). Существует также *асимметричные* цветки, через которые нельзя провести ни одной плоскости симметрии (цветки валерианы лекарственной — *Valeriana officinalis*).

ОКОЛОЦВЕТНИК

Околоцветник, т. е. стерильная часть цветка, является его покровом, защищающим более нежные репродуктивные части. Он бывает простым и двойным. Простой околоцветник состоит из относительно сходных свободных или в различной степени срастающихся листочков[1] и не разделен на чашечку и венчик. Невзрачный простой околоцветник называют чашечковидным, а яркоокрашенный — венчиковидным.

Число долей простого околоцветника у разных систематических групп неодинаково. Оно неопределенно у ряда примитивных семейств из подклассов магнолиид и ранункулид, а в цветках однодольных обычно кратно трем. Иногда околоцветник частично или полностью редуцирован, что, как полагают, связано с приспособлением к ветроопылению.

[1] В зарубежной литературе листочки околоцветника часто обозначают терминами *тепалюм*, что представляет собой анаграмму латинского слова «петалюм» — лепесток.

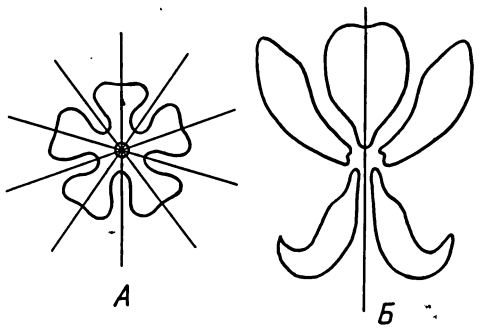


Рис. 130. Симметрия цветка. *А* — актиноморфный, или правильный, цветок; *Б* — зигоморфный, или неправильный, цветок

Двойной околоцветник дифференцирован на чашечку и венчик, обычно существенно различающиеся по окраске и размерам. Чашечкой называют совокупность чашелистиков. Чашелистики чаще всего зеленые, разнообразные по форме и образуют наружный или несколько наружных кругов околоцветника. Число чашелистиков в цветке варьирует от двух (семейство маковых) до неопределенного числа (семейство чайных), но у большинства двудольных их чаще четыре или пять.

Чашелистики могут быть совершенно свободными, т. е. несросшимися; в таких случаях чашечка называется *раздельнолистной*. Если же они срастаются между собой на большем или меньшем их протяжении, то чашечка называется *сростнолистной*. В сростнолистной чашечке выделяют трубку и зубцы или лопасти в зависимости от характера и степени срастания чашелистиков. В зависимости от особенностей трубки различают трубчатую, колокольчатую и воронковидную чашечки.

Чашечка возникла в процессе эволюции в результате концентрации вокруг цветка и видоизменения верхних прицветных листьев. Главная функция чашечки связана с защитой цветка на ранних этапах его формирования. Наружные покровы бутона до его распускания у цветков с двойным околоцветником образованы чашечкой. При распускании цветка или во время цветения чашечка иногда опадает (семейство маковые) или отгибается и относительно малозаметна. Однако нередко она способна видоизменять-

ся, приобретая иные функции, главным образом связанные с распространением плода и семени. В семействе яснотковых чашечка служит вместилищем для дробного плода, у астровых она превращена в хохолок *(pappus)*, способствующий разносу плодов ветром. У череды на чашечке имеются характерные крючочки, сохраняющиеся при плодах; с их помощью плоды цепляются за шерсть животных. Иногда чашечка приобретает яркую окраску и выполняет роль венчика, который в этом случае нередко оказывается редуцированным (живокость – *Delphinium* и аконит – *Aconitum* из семейства лютиковых).

Венчик образует внутреннюю часть двойного околоцветника. По разнообразию размеров, формы и окраски он далеко превосходит остальные части цветка и создает его облик. Венчик образован лепестками, число которых может быть неопределенным, но чаще равно четырем, пяти или трем, реже двум либо одному. В отдельных случаях венчик полностью редуцирован и тогда его функции переходят к чашечке. Венчик содействует опылению цветка, привлекая насекомых-опылителей. Эта роль выполняется относительно пассивно благодаря окраске, размерам или характерной форме, но у некоторых специализированных групп цветковых венчик способен активно участвовать в процессе опыления (бобовые, орхидные), способствуя более успешной его реализации. Благодаря яркой окраске лепестков венчик способен отражать часть спектра солнечных лучей, предохраняя тем самым репродуктивные части цветка от нежелательного перегрева. Закрываясь на ночь, венчик, напротив, создает своего рода камеру, препятствующую чрезмерному охлаждению цветка или повреждению его холодной росой.

Окраска венчика может значительно варьировать иногда у одного и того же вида. В тропиках более обычны растения с красной или оранжевой либо сине-фиолетовой окраской венчика. В странах умеренного климата преобладает желтый цвет. Окраску определяют различные пигменты полифенольной природы (антоцианы, флавоноиды) и каротиноиды, а также pH клеточного сока. Иногда (семейство бурачниковых) она обусловлена беталаинами. Обесцвечивание или потеря пигментов называется *альбинизмом*. Помимо окраски, воспринимаемой человеком, на венчике существуют узоры, различаемые только насекомыми, воспринимающими ультрафиолетовую часть спектра. Эти узоры, возможно, дают насекомым дополнительную информацию о размещении нектарников или пыльников в цветке, способствуют их посещению и опылению.

По происхождению лепестки в большинстве случаев являются стерилизовавшимися (т. е. потерявшими пыльники) и уплощенными тычинками. Однако у некоторых представителей архаичных семейств (магнолиевые, пионовые, лютиковые) лепестки, подобно чашелистикам, – это видоизмененные прицветные листья.

Пластинка лепестка чаще не дифференцирована, но иногда четко подразделяется на две части: нижнюю суженную, получившую название *ноготка*, и верхнюю, называемую *пластинкой* (семейства гвоздичные, бобовые, рис. 131). Обычно все лепестки венчика более или менее одинаковы, но у некоторых специализированных семейств различаются по величине и форме (фиалковые, бобовые, бальзаминовые и др.). Сюда же следует отнести случаи образования особых полых выпячиваний у отдельных лепестков – так называемых *шпорцев* (иногда они возникают из листочков простого околоцветника). Появление шпорцев связывают с особенностями опыления. В полости шпорца обычно накапливается нектар, выделяемый его стенками или специальными нектарниками.

Различают *раздельно-* и *сростнолепестные* венчики. Древнейшие из нынеживущих цветковых (магнолиевые, лютиковые, кувшинковые) раздельнолепестны. Сростнолепестность в процессе морфологической эволюции возникла позднее и независимо в разных филетических линиях покрытосеменных. Сростнолепестный венчик свойствен, как правило, насекомоопыляемым цветковым. В сростнолепестных венчиках различают нижнюю сросшуюся часть, называемую *трубкой*, и верхнюю расширенную – *от-*

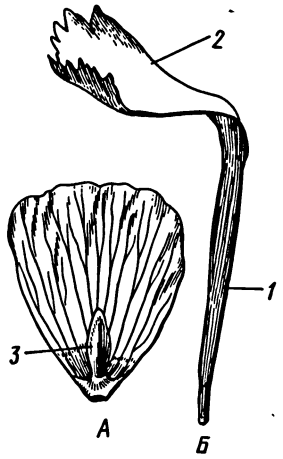


Рис. 131. Лепестки. *А* — сидячий (лютик едкий — *Ranunculus acris*); *Б* — ноготковый (гвоздика — *Dianthus* sp.):
1 — ноготок, *2* — отгиб, *3* — чешуйка, прикрывающая нектарную ямку

гиб. Место перехода трубки венчика в отгиб получило название зева. В зеве иногда располагаются различного рода выросты и придатки — дополнительные приспособления к перекрестному опылению (семейства бурачниковые, гвоздичные, горечавковые и др.). У нарциссов выросты простого венчиковидного околоцветника очень крупные, ярко окрашенные и образуют как бы второй «венчик», называемый *привенчиком*, или коронкой. Длина трубки венчика весьма различна и отражает особенности механизма опыления. Увеличение длины трубки, которая у некоторых тропических видов достигает 20—25 см, связана с приспособлением к опылению длиннохоботковыми бабочками и птицами. Венчики, как и весь околоцветник, очень разнообразны по форме — от трубчатого до блюдцевидного и двугубого (рис. 132).

АНДРОЦЕЙ

Совокупность тычинок одного цветка называют андроцеем. В некоторых цветках андроцей вообще отсутствует — это так называемые женские однополые цветки, а в однополых мужских цветках, напротив, есть только тычинки.

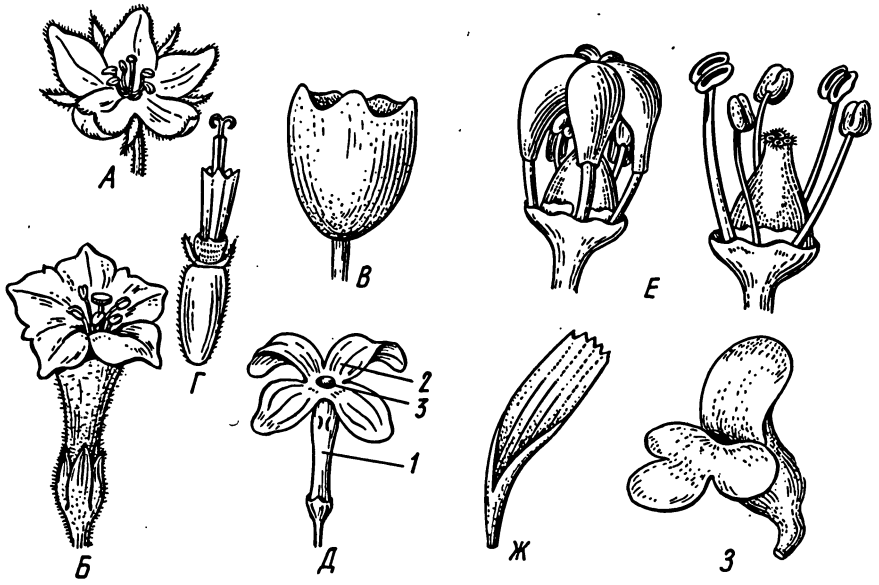


Рис. 132. Некоторые формы сростнолепестных венчиков. *А* — колесовидный (вербейник — *Lysimachia* sp., сем. примуловые); *Б* — воронковидный (табак — *Nicotiana tabacum*, сем. пасленовые); *В* — колокольчатый (ряд однодольных); *Г* — трубчатый (подсолнечник — *Helianthus annuus*, сем. сложноцветные); *Д* — трубчатый с блюдцевидным отгибом (сирень обыкновенная — *Syringa vulgaris*, сем. маслиновые); *Е* — колпачковый (виноград — *Vitis vinifera*, сем. виноградные); *Ж* — язычковый (одуванчик лекарственный — *Taraxacum officinale*, сем. сложноцветные); *З* — двугубый (большинство представителей сем. губоцветных, многие норичниковые):
1 — трубка венчика, *2* — отгиб, *3* — зев венчика

Количество тычинок, образующих андроцей, очень варьирует – от одной (семейство орхидные) до нескольких сотен (многие виды подсемейства мимозовых – семейство бобовые). Многочисленные тычинки магнолиид (имеющих полимерный андроцей) обычно располагаются на цветоложе по спирали, у многих диллениид – группами, у части представителей семейства розоцветных – в четырех кругах. Для большинства цветковых характерны 3, 4, 5, 6 или 10 тычинок (олигомерный андроцей). Они обычно располагаются в 1–2 круга. Эволюция шла в основном от полимерного андроцея к олигомерному. Как правило, количество тычинок у одного и того же вида постоянно, но изредка, например у монотипного (т. е. включающего только один вид) рода адокса *(Adoxa)* их может быть 4, 5 или 6. Наиболее распространены так называемые диплостемонные цветки (от греч. «диплос» – двойной, «стемон» – тычинка), где тычинки наружного круга чередуются с лепестками. В гаплостемонном цветке (от греч. «гаплос» – одиночный) тычинки размещены в одном круге.

В онтогенезе тычинки могут закладываться в виде бугорков конуса нарастания как в акропетальной (т. е. от основания к верхушке), так и в базипетальной (от верхушки к основанию) последовательности. В первом случае самые молодые тычинки располагаются ближе к центру цветка, а старые – ближе к его периферии, а во втором – наоборот. Тычинки могут быть свободными либо срастаются различным образом и в разной степени. Например, в тропическом семействе мелиевых все 10 тычинок срастаются своими нитями в трубку (однобратственный андроцей). У зверобоя тычинки срастаются в пучки, для сложноцветных характерно склеивание пыльников. У многих представителей подсемейства мотыльковых (семейство бобовые) срастаются 9 тычинок, а одна остается свободной (так называемый двубратственный андроцей, рис. 133).

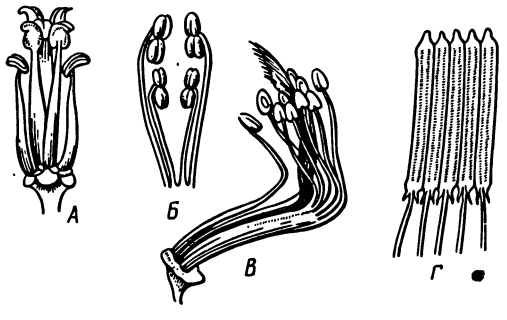


Рис. 133. Типы андроцея. *А* – четырехсильный у крестоцветных; *Б* – двусильный, характерен для многих представителей губоцветных; *В* – двубратственный у бобовых (подсемейство мотыльковые); *Г* – со склеенными в трубку пыльниками (сем. сложноцветные)

Каждая тычинка состоит из суженной нитевидной или редко лентовидной части – *тычиночной нити*, и расширенной части – *пыльника*. Пыльник имеет две половинки, соединенные друг с другом *связником*, являющимся продолжением тычиночной нити. Связник иногда продолжен в надсвязник, заметный в виде небольшого выступа над пыльником. Длина тычиночных нитей у разных растений варьирует. Чаще они более или менее равны по длине околоцветнику, но иногда значительно короче или во много раз его превышают, как, например, у известного тропического лекарственного растения «почечный чай», или кошачьи усы *(Orthosiphon stamineus)*, из семейства губоцветных. На поперечном срезе через тычиночную нить видно, что большая ее часть состоит из паренхимной ткани, а в центре проходит один сосудистый пучок.

Каждая половинка пыльника несет два (реже одно) гнезда – микроспорангия. Гнезда пыльников иногда называют пыльцевыми мешками. В зрелом пыльнике перегородки между гнездами по большей части исчезают. Снаружи он покрыт эпидермой. Непосредственно под эпидермой располагается слой клеток эндотеция со вторично утолщенными клеточными оболочками, за счет которого при подсыхании пыльника вскрываются гнезда. Глубже залегают 1–3 слоя некрупных тонкостенных клеток. Самый внутренний слой, выстилающий полость пыльцевых мешков, получил название *тапетума*. Считается, что содержимое его клеток служит питанием для развивающихся материнских клеток микроспор (микроспороцитов). Гнезда пыльника обычно за-

полнены материнскими клетками микроспор, микроспорами и зрелой пыльцой. Микроспоры, как известно, возникают из микроспороцитов в результате мейоза, а сами микроспороциты — из немногих клеток *археспория* (образовательной ткани, функционирующей на ранних стадиях развития гнезд пыльника). Созревший пыльник вскрывается разнообразно: продольными трещинами, дырочками, клапанами и др. При этом пыльца высыпается.

Признаки строения, формы, положения, числа тычинок, а также сам тип андроцея имеют большое значение для систематики цветковых и познания их филогении.

У некоторых видов часть тычинок теряет свою первоначальную функцию, становится стерильной и превращается в так называемые *стаминодии*. Иногда пыльники преобразуются в *нектарники* — секреторные части цветка, выделяющие нектар. Превратиться в нектарники могут также лепестки, их части, части пестика и даже выросты цветоложа. Нектарники имеют разнообразную форму, располагаются обычно в глубине цветка и нередко выделяются своей блестящей поверхностью.

В тычинке, точнее в пыльниках, осуществляется два существеннейших для репродукции процесса: микроспорогенез и микрогаметогенез. В результате этих двух процессов формируется особое морфологическое образование — *пыльцевое зерно.*

Большинство специалистов считают, что тычинки — это видоизмененные микроспорофиллы каких-то вымерших голосеменных.

ГИНЕЦЕЙ

Совокупность плодолистиков одного цветка, образующих один или несколько пестиков, называют гинецеем (от греч. «гине» — женщина). Плодолистики, или карпели, — это структуры, связанные по происхождению с листом. Однако функционально и морфолологически плодолистики соответствуют не вегетативным листьям, а листьям, несущим мегаспорангии, т. е. мегаспорофиллам. Большинство морфологов считают, что в ходе эволюции из плоских и открытых возникли вдоль сложенные (кондупликатно) плодолистики, которые затем срослись краями и образовали *пестик* с его наиболее существенной частью — *завязью*, несущей семязачатки. Таким образом сформировалась уникальная, более ни у каких групп растений не встречающаяся структура, напоминающая замкнутый сосуд, в котором развиваются надежно защищенные семязачатки.

Пестик, а точнее завязь, выполняет функцию влажной камеры, предохраняющей семязачатки от высыхания, что сделало покрытосеменные практически независимыми от уровня влажности окружающей среды и явилось одним из факторов широкого освоения ими аридных, т. е. засушливых территорий. Кроме того, пестик надежно укрывает семязачатки от поедания их насекомыми и отчасти от колебаний температуры. Структура пестика идеально приспособлена к опылению и оплодотворению. В семязачатках, находящихся в завязи, осуществляются процессы мегаспорогенеза и мегагаметогенеза.

Пестик, образовавшийся из одного плодолистика, называют *простым*, из двух и более сросшихся плодолистиков — *сложным*. Простой пестик обычно одногнездный; сложный может быть разделен на гнезда или бывает одногнездным в зависимости от особенностей срастания плодолистиков (рис. 134).

Гинецей, состоящий из одного простого, т. е. образованного одним плодолистиком пестика, называют *монокарпным*. *Апокарпный* гинецей состоит из двух-многих свободных простых пестиков. В процессе эволюции плодолистики могут различным образом срастаться, в результате чего возникает гинецей, получивший обобщенное название *ценокарпного*. Такой гинецей представлен одним сложным пестиком. В зависимости от способа срастания плодолистиков различают несколько подтипов ценокарпных гинецеев: синкарпный, паракарпный и лизикарпный. *Синкарпный гинецей* образован пестиками, которые срастаются между собой боковыми стенками плодолистиков; *паракарпный* возникает в результате срастания плодолистиков краями, а у *лизикарпного*

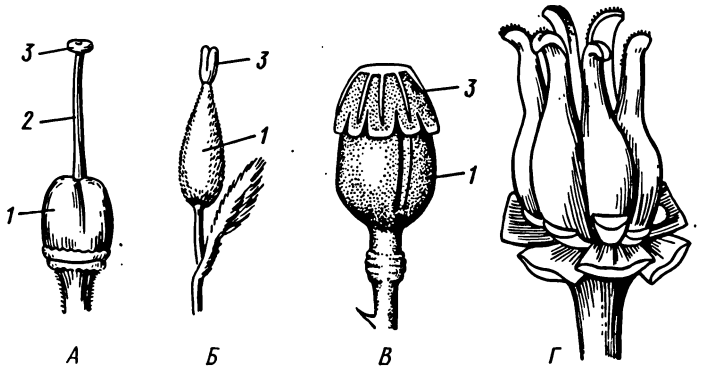


Рис. 134. Гинецей различных типов. *А—В* — ценокарпный (во всех случаях единственный пестик сложный); *Г* — апокарпный, каждый отдельный пестик называется простым. *А* — махорка (*Nicotiana rustica*); *Б* — ива (*Salix*); *В* — мак (*Papaver*); *Г* — сусак (*Butomus*):
1 — завязь, *2* — столбик, *3* — рыльце

гинецея пестики срастаются между собой боковыми стенками плодолистиков, которые затем исчезают.

Эти три понятия широко используются в морфологии, но при общей характеристике растения нередко достаточно простого указания на то, что гинецей ценокарпный. Иногда границы между сросшимися плодолистиками незаметны, а единственное гнездо завязи несет только один семязачаток. Такой гинецей, возникший из ценокарпного, называют *псевдомонокарпным*.

Структурно пестик любого типа состоит из нескольких частей. Более расширенная его часть, в которой находятся семязачатки, называется *завязью*, вытянутая часть — *столбиком*, а верхушечная нередко расширенная,— *рыльцем* (рис. 134).

Рыльце пестика предназначено для восприятия пыльцы. Оно развивается на верхушке столбика [1] или непосредственно на завязи — сидячее рыльце, реже (у архаичных видов) — вдоль сросшихся краев плодолистика. Форма и величина рыльца различны у разных видов. Поверхность рыльца очень часто неровная, бугорчатая и покрыта липкой жидкостью, что способствует более эффективной фиксации и улавливанию пыльцы. Кроме того, рыльцевая поверхность несет тонкий белковый слой — *пеликулу*, которая, взаимодействуя с белками экзины пыльцевого зерна, обеспечивает прорастание пыльцевой трубки или препятствует ему.

Столбик состоит из рыхлой паренхимной ткани. Он как бы приподнимает рыльце вверх, что необходимо при некоторых механизмах процесса опыления. Морфология столбиков чрезвычайно разнообразна и служит важным систематическим признаком. Для многих архаичных семейств (особенно из подкласса магнолиид) характерно отсутствие или слабое развитие столбика. Столбики часто неразвиты и у многих специализированных ветроопыляемых форм, например у многих злаков. В крупных ветроопыляемых цветках (например, у лилии) столбики достигают значительной длины, рыльце выносится высоко вверх и тем самым облегчается опыление. Однако при этом значительно удлиняется путь пыльцевой трубки.

Завязь — наиболее существенная часть пестика, несущая семязачатки. Она разнообразна по форме и внешнему виду, что в значительной степени определяется типом гинецея. Полость завязи или одногнездная, или разделена на гнезда. При этом одногнездная завязь может быть

[1] Морфологи различают *стилодий*, т. е. вытянутую часть простого пестика, и *столбик* — вытянутую часть сложного пестика. Столбик возникает в результате срастания стилодиев. Однако часто в обоих случаях используют термин столбик.

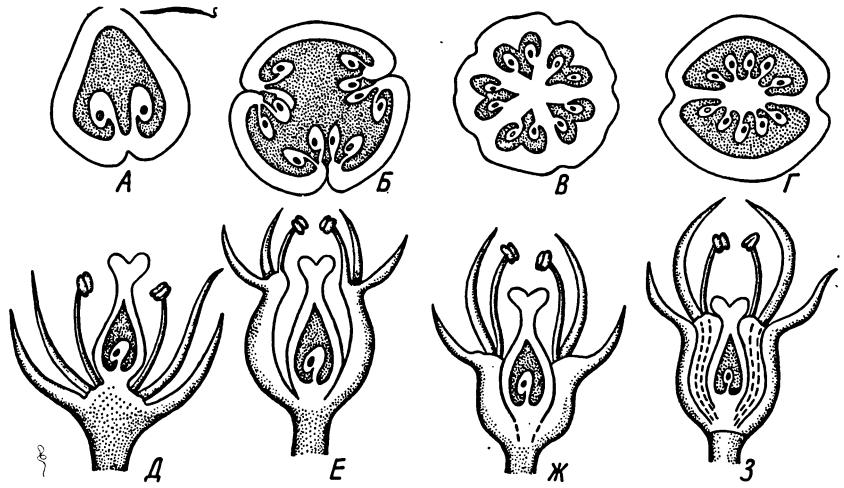


Рис. 135. Типы завязи в зависимости от числа гнезд и ее положения. *А* – одногнездная завязь монокарпного гинецея; *Б* – одногнездная завязь ценокарпного гинецея; *В* – пятигнездная завязь ценокарпного гинецея; *Г* – двугнездная завязь ценокарпного гинецея; *Д* – верхняя завязь, околоцветник подпестичный; *Е* – верхняя завязь, показан гипантий, к краям которого «прикреплены» тычинки, лепестки и чашелистики (околоцветник околопестичный); *Ж* – полунижняя завязь; *З* – нижняя завязь, околоцветник надпестичный

как в простом пестике, сформированном из одного плодолистика, так и в сложном пестике вследствие редукции боковых стенок сросшихся между собой рядом расположенных плодолистиков. Многогнездность возникает либо в результате срастания плодолистиков, либо вследствие образования перегородок – выростов стенок завязи.

В зависимости от положения завязи по отношению к другим частям цветка различают *верхнюю, полунижнюю* и *нижнюю* завязи (рис. 135). При верхней завязи прочие части цветка расположены под ней, а сама завязь полностью свободна. При полунижней завязи части цветка срастаются с нею примерно до половины завязи. Если речь идет о нижней завязи, то части цветка располагаются над завязью и нижние их части срастаются с ее наружной стенкой. Верхняя завязь эволюционно более архаична, а нижняя завязь тем или иным путем возникла из верхней.

Место прикрепления семязачатков в завязи называется *плацентой*. Плацента обычно имеет вид небольшого вздутия, выроста или выступа, образованного тканями завязи. В зависимости от особенностей прикрепления семязачатков к завязи различают два основных типа *плацентации*: ламинальную и сутуральную. При *ламинальной* – семязачатки в завязи располагаются на ее свободной внутренней поверхности (например, у видов рода магнолия), при *сутуральной* – семязачатки расположены вдоль швов. Существуют и другие типы плацентации. Способ плацентации связан с типом гинецея.

СЕМЯЗАЧАТОК

Считается, что *семязачаток*, или *семяпочка*, точнее заключенный в ней нуцеллус, представляет собой видоизмененный мегаспорангий. Семязачатки располагаются на плацентах завязи. Это небольшие образования, в которых у семенных растений происходят: 1) мегаспорогенез, т. е. формирование мегаспор, 2) мегагаметогенез, т. е. формирование женского гаметофита, и 3) процесс оплодотворения. Семязачаток после оплодотворения заключенной в нем яйцеклетки (реже без оплодотворения) развивается в семя.

Семязачаток состоит из центральной части – *нуцеллуса*, или ядра, и окружающих его одного или двух покровов – *интегументов*, которые над верхушкой ну-

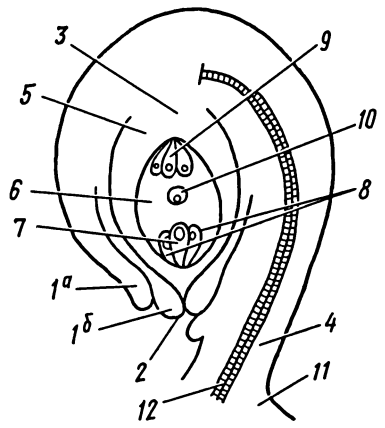


Рис. 136. Строение семязачатка:
1 – покровы семязачатка, или интегументы (*а* – наружный; *б* – внутренний), *2* – микропиле, *3* – халаза, *4* – фуникулус, *5* – нуцеллус, *6* – зародышевый мешок, *7* – яйцеклетка, *8* – синергиды, *9* – антиподы, *10* – вторичное ядро, *11* – плацента, *12* – проводящий пучок

целлуса образуют различной ширины канал – микропиле (рис. 136). Семязачаток сообщается с плацентой с помощью *семяножки*, или *фуникулуса*, форма, длина и толщина которой различны. В семязачатке различают апикальную (верхушечную) – микропилярную часть и базальную, ей противоположную, – халазальную часть. Последнюю чаще называют просто *халазой*. От халазы отходят интегументы и в ее основании заканчивается или разветвляется проводящий пучок, следующий в семязачаток из фуникулуса. В зависимости от ориентации и взаимного расположения халазальной и микропилярной частей различают несколько типов семязачатков (рис. 137). Семязачатки бывают *прямые*, или *ортотропные*, *обращенные*, или *анатропные*, и *полуобращенные*, или *гемианатропные*. В результате одностороннего разрастания и изгиба семязачатка возникают *амфитропный* и *кампилотропный* его типы. Особенности строения зрелого семени во многом определяются типом образовавшего его семязачатка.

ОБОЕПОЛЫЕ И РАЗДЕЛЬНОПОЛЫЕ ЦВЕТКИ, ОДНОДОМНОСТЬ И ДВУДОМНОСТЬ РАСТЕНИЙ

Цветки бывают обоеполые – с андроцеем и гинецеем или раздельнополые (однополые) – только с андроцеем или только с гинецеем. Цветки, имеющие только гинецей, называют женскими, только андроцей – мужскими. Большинство ботаников-эволюционистов полагают, что у наиболее древних покрытосеменных цветки были обоеполыми, а раздельнополые цветки возникли позднее из обоеполых. Основная причина перехода обоеполых цветков в раздельнополые – приспособление к более надежному перекрестному опылению.

Растения, развивающие однополые цветки на одной и той же особи, называют *однодомными*; у *двудомных* растений женские и мужские цветки появляются на разных экземплярах одного и того же вида.

ФОРМУЛА И ДИАГРАММА ЦВЕТКА

Начиная с XIX в. в учебной работе и в научных исследованиях для более наглядного выражения строения цветка используют формулы и диаграммы. Формула цветка – условное обозначение его строения с помощью букв латинского алфавита, символов и цифр. При составлении формулы употребляют следующие обозначения: Р – околоцветник (perianthium); Са (или К) – чашечка (calyx); Со



Рис. 137. Основные типы семязачатков. *А* – анатропный; *Б* – ортотропный; *В* – кампилотропный; *Г* – амфитропный

(или C) – венчик (corolla), A – андроцей (androeceum), G – гинецей (gynoeceum); знак ✳, помещаемый вначале формулы, указывает на актиноморфность цветка; знак ↑ – на его зигоморфность. Обоеполый цветок обозначается знаком ⚥; мужской – ♂; женский – ♀. Знак «+» указывает на расположение частей цветка в двух или нескольких кругах либо на то, что части, разделенные этим знаком, противостоят друг другу. Скобки означают срастание частей цветка. Цифра рядом с символом указывает на количество членов данной части цветка; черта под цифрой, обозначающей число плодолистиков в гинецее, например $\underline{3}$, свидетельствует о том, что завязь верхняя; черта над цифрой – завязь нижняя; черта от цифры – полунижняя завязь. Большое и неопределенное число членов обозначают знаком ∞.

Например, формула цветка тюльпана ✳⚥ $P_{3+3}A_{3+3}G_{(\underline{3})}$ показывает, что он актиноморфен, имеет простой шестичленный околоцветник, свободные доли которого расположены по три в два круга; андроцей также шестичленный, из двух кругов тычинок, а гинецей ценокарпный из трех сросшихся плодолистиков (сложный пестик), образующих верхнюю завязь.

Формула цветка одуванчика ↑⚥ $Ca_0Co_{(5)}A_{(5)}G_{(\underline{2})\text{ или }(\overline{1})}$ свидетельствует, что его цветки зигоморфные, обоеполые, имеют двойной околоцветник, в котором чашечка редуцирована, венчик состоит из пяти сросшихся лепестков, андроцей – из пяти слившихся пыльниками тычинок, а гинецей – из двух сросшихся плодолистиков, образующих нижнюю завязь. Поскольку из двух сросшихся плодолистиков развивается лишь один, т. е. гинецей псевдомонокарпный, то для формулы цветка одуванчика допустима и более рациональная запись $G_{(\overline{1})}$. Формула цветка яснотки белой ↑ ⚥ $Ca_{(5)}Co_{(2+3)}A_4G_{(\underline{2})}$ указывает на его зигоморфность, обоеполость, двойной околоцветник, в котором чашечка состоит из пяти сросшихся чашелистиков, а венчик – из пяти сросшихся лепестков, из которых два противостоят трем остальным; андроцей образован четырьмя свободными тычинками, а ценокарпный гинецей – двумя сросшимися



Рис. 138. Построение диаграммы цветка:
1 – ось соцветия, *2* – прицветник, *3* – чашелистик, *4* – лепесток, *5* – тычинка, *6* – гинецей, *7* – кроющий лист

плодолистиками, образующими верхнюю завязь.

Диаграмма цветка более наглядна, чем формула. Она представляет условную схематическую проекцию частей цветка на плоскость и отражает их число, относительные размеры и взаимное расположение, а также наличие сращений (рис. 138). Кроме того, на диаграмме нередко указывается расположение кроющего (прицветного) листа, прицветничков и оси соцветия или побега, несущего цветок. Прицветник, прицветнички и чашелистики изображаются скобками с килем (фигурными скобками) различного размера, лепестки – круглыми скобками, тычинки – в виде среза через пыльник или для упрощения в виде затушеванного эллипса, гинецей – также в виде среза через завязь или завязи (для апокарпного гинецея) с прорисовкой места плацентации и семязачатков, через которые прошел срез.

ЭМБРИОГЕНЕЗ

МИКРОСПОРОГЕНЕЗ, МИКРОСПОРЫ, МИКРОГАМЕТОГЕНЕЗ, ПЫЛЬЦЕВОЕ ЗЕРНО

Микроспоры образуются в ходе процесса, называемого микроспорогенезом, в микроспорангиях, которыми являются гнезда пыльника. В результате ряда последовательных митотических делений клеток археспория, т. е. образовательной ткани пыльника, возникают материнские

клетки микроспор (микроспороциты), содержащие, как и все растение, диплоидный набор хромосом. Каждая материнская клетка в результате мейотического деления преобразуется в тетраду (четверку) гаплоидных микроспор, которые затем легко распадаются на отдельные микроспоры. Сформировавшаяся микроспора имеет оболочку и единственное ядро. Такая микроспора дает начало пыльцевому зерну.

В ходе превращения микроспоры в пыльцевое зерно происходит два митотических деления и под защитой оболочки микроспоры возникают две или три клетки — остатки редуцированного мужского гаметофита. После формирования такого редуцированного гаметофита микроспора преобразуется в пыльцевое зерно. Пыльцевое зерно обычно содержит две клетки: маленькую генеративную и более крупную, часто называемую вегетативной. Обе эти клетки — остаток мужского гаметофита покрытосеменных.

Гаметогенез крайне упрощен. Генеративная клетка делится однократно и из нее образуются две безжгутиковые мужские гаплоидные гаметы — *спермии*. В таком состоянии пыльцевое зерно готово к оплодотворению. Вегетативная клетка дает начало пыльцевой трубке, с помощью которой уже в семязачатке совершается оплодотворение.

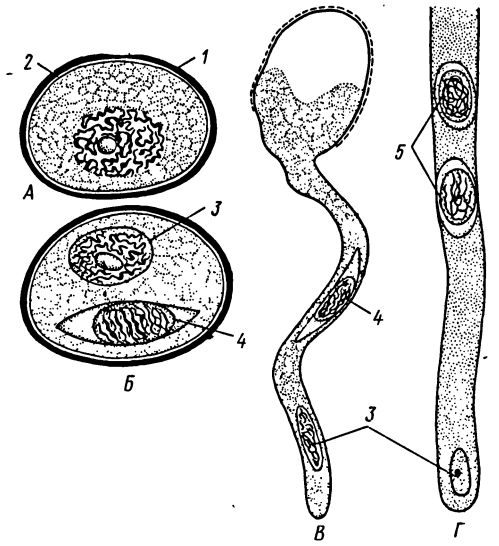


Рис. 139. Микроспора, пыльца и ее прорастание. *А* — микроспора; *Б* — пыльцевое зерно; *В* — формирование пыльцевой трубки; *Г* — часть пыльцевой трубки:

1 — экзина, *2* — интина, *3* — вегетативная клетка, дающая начало пыльцевой трубке, *4* — генеративная клетка, *5* — спермии

Зрелое пыльцевое зерно окружено сложно устроенной оболочкой. Оболочка, часто называемая спородермой, состоит из двух главных слоев: внешнего, более толстого — *экзины* и относительно тонкого внутреннего — *интины* (рис. 139). Экзина, содержащая особое высокомолекулярное вещество спорополленин, характеризуется необычайной стойкостью: она не растворяется в кислотах и щелочах, выдерживает температуру до 300° и сохраняется миллионы лет в геологических отложениях. Это позволяет вести спорово-пыльцевой анализ почв и горных пород, определять, какие растения росли в те или иные геологические периоды. Экзина несет на поверхности разнообразные скульптурные утолщения. Особенности их весьма важны при морфологической характеристике пыльцевых зерен отдельных таксонов. Наиболее развиты такие утолщения у энтомофильных растений. Интина менее стойка, чем экзина. Она состоит из целлюлозы и пектина и как бы облегает содержимое пыльцевого зерна.

МЕГАСПОРОГЕНЕЗ, МЕГАСПОРЫ, МЕГАГАМЕТОГЕНЕЗ, ЗАРОДЫШЕВЫЙ МЕШОК

Мегаспоры образуются в процессе мегаспорогенеза. Он осуществляется в мегаспорангии, которым является нуцеллус семязачатка. У цветковых растений в мегаспорангии из клеток архespория обычно закладывается одна материнская клетка мегаспоры, имеющая, как и все растение, диплоидный набор хромосом. Затем путем мейотического деления из нее возникает тетрада гаплоидных мегаспор. Чаще всего мегаспоры располагаются линейно. Обычно нижняя, находящаяся ближе к халазе, увеличивается в размерах и функционирует, а остальные отмирают. Из функционирующей мегаспоры формируется женский гаметофит, часто называемый *зародышевым мешком* (см. рис. 136). Формирование зародышевого мешка

осуществляется путем трех последовательных делений. В результате первого деления мегаспоры образуются два ядра, которые расходятся к полюсам сильно удлиняющейся мегаспоры, а между ними появляется крупная вакуоль. Далее каждое из этих ядер синхронно делится еще два раза; в результате у каждого полюса возникают по четыре ядра. На этой восьмиядерной стадии процесс деления женского гаметофита заканчивается. От каждой из двух четверок ядер в центральную часть зародышевого мешка отходит по одному ядру. Эти так называемые полярные ядра сближаются в центральной части и обычно сливаются, образуя диплоидное вторичное ядро. Далее в зародышевом мешке вокруг каждого из ядер формируются клеточные стенки. У микропилярного полюса гаметофита образуются три клетки яйцевого аппарата, одна из которых (более крупная) является *яйцеклеткой*, а две другие – вспомогательными *клетками-синергидами*. Три клетки халазального полюса получили название *антипод*. Так возникает нормальный женский гаметофит, который сильно редуцирован даже по сравнению с гаметофитом голосеменных и полностью лишен архегониев; от «тела» гаметофита сохранились лишь три клетки-антиподы.

ОПЫЛЕНИЕ

Для того чтобы образовался зародыш, должны произойти опыление и оплодотворение. Опыление – это процесс переноса пыльцы от тычинки на рыльце пестика. Опыление впервые появляется у голосеменных, однако наибольшее разнообразие механизмов опыления и его совершенство достигаются у цветковых растений.

Различают два типа опыления – *самоопыление*, или *автогамию* (от греч. «аутос» – сам), и *перекрестное опыление*, или *ксеногамию* (от греч. «ксенос» – чужой, «гамос» – брак). При самоопылении рыльце опыляется пыльцой того же цветка или пыльцой других цветков этого же экземпляра растения – *гейтоногамия* (соседственное опыление). Обычно самоопыление осуществляется в распустившихся цветках, но иногда происходит в цветках закрытых, нераспустившихся. В этом случае говорят о *клейстогамии*. В генетическом отношении все эти способы вполне равноценны.

Если перенос пыльцы осуществляется между цветками разных особей, то происходит перекрестное опыление. Считается, что оно свойственно не менее 90% растений. Перекрестное опыление обусловливает обмен генами, поддерживает высокий уровень гетерозиготности популяций, определяет единство и целостность вида. Это создает широкое поле для деятельности естественного отбора. Строгое самоопыление встречается относительно редко (например, у гороха) и может вести к расщеплению вида на ряд чистых линий, т. е. делает популяции гомозиготными. Иногда это приводит к затуханию микроэволюции. В то же время самоопыление способствует изоляции вновь возникших в результате мутаций форм, обособляя и фиксируя их в чистых линиях. По-видимому, для эволюционного процесса оптимально сочетание самоопыления и перекрестного опыления, что чаще всего и имеет место в природе. Однако преобладает, несомненно, перекрестное опыление и поэтому у цветковых обычно есть специальные устройства морфологического и физиологического характера, предотвращающие или ограничивающие самоопыление. Это – двудомность, дихогамия, гетеростилия, самонесовместимость и т. д. Наиболее надежное средство предотвращения самоопыления – двудомность, но эффективность такого механизма оплачивается дорогой ценой, поскольку часть популяции (мужские особи) не дает семян. Однодомность устраняет автогамию, но не предохраняет от генетически равноценной ей гейтоногамии. Функциональная раздельнополость получила название *дихогамии* (от греч. «дихе» – на две части). Она проявляется в разновременном созревании пыльцы и рылец в цветках одного и того же растения. Дихогамия чаще всего встречается в форме *протандрии*. В этом случае раньше вызревает пыльца. При *протогинии* (другой форме дихогамии) происходит более раннее созревание рылец и завязей. Ряд примеров протогинии и протандрии,

а также двудомности и однодомности приведен при характеристике отдельных семейств цветковых растений.

Иногда бывает полная физиологическая самонесовместимость. Она выражается в подавлении при самоопылении прорастания пыльцы на рыльце пестика той же особи. Самонесовместимость встречается у покрытосеменных более широко, чем двудомность. Она зарегистрирована более чем у 10000 видов цветковых.

Явление *гетеростилии* состоит в том, что у некоторых видов имеются две или даже три формы цветков (находящиеся на разных особях), различающиеся по длине столбиков и тычиночных нитей. В силу этого самоопыление у этих растений в значительной мере затруднено и дает обычно ничтожное количество семян. Классическими примерами растений, характеризующихся гетеростилией, служат виды первоцветов *(Primula)* и болотное растение дербенник иволистный *(Lythrum salicaria)*.

Механизмы перекрестного опыления весьма разнообразны и являются главным объектом изучения особого раздела ботаники, называемого *антэкологией*. Их подразделяют на два основных типа – *биотическое* и *абиотическое опыление*. Биотическое опыление осуществляется животными, абиотическое – с помощью неживых факторов внешней среды. Наибольшее значение среди механизмов биотического опыления имеет *энтомофилия* (от греч. «энтомон» – насекомое, «филео» – любить). Насекомые сыграли выдающуюся роль в эволюции цветка. Цветки привлекают насекомых запасом пищи. Отчасти ею является пыльца, которая производится в избыточных количествах, а главное – нектар, выделяемый возникшими в процессе эволюции специальными образованиями цветка – нектарниками.

Для привлечения опылителей служат яркая окраска и характерный запах цветков; некоторое значение имеет их форма. Конкретные механизмы перекрестного опыления, осуществляемого насекомыми, очень разнообразны и связаны как со строением цветка, так и с особенностями тела насекомого. Видам некоторых семейств (бобовые, губоцветные, орхидные) свойственны особые способы опыления. Наиболее интересные случаи описаны при характеристике отдельных семейств.

Помимо насекомых существенную роль в биотическом опылении, особенно в тропиках, играют птицы *(орнитофилия)*, летучие мыши и некоторые нелетающие млекопитающие (например, крысы).

Абиотическое опыление связано прежде всего с переносом пыльцы ветром *(анемофилия*, от греч. «анемос» – ветер), реже (у болотных и водных растений) – водой. Анемофилы – это преимущественно растения открытых пространств. У анемофильных цветковых растений, как правило, невзрачный, сильно редуцированный околоцветник и крупные, часто мохнатые рыльца с огромной воспринимающей пыльцу поверхностью. Очень часто мелкие цветки анемофилов собраны в плотные или многоцветковые соцветия, пыльца их обильна, легка, а ее наружная оболочка – экзина – почти лишена скульптурных утолщений, обычных для пыльцы энтомофильных растений.

ОПЛОДОТВОРЕНИЕ

Для осуществления оплодотворения необходимы два условия: зрелая жизнеспособная пыльца, попавшая на рыльце пестика, и сформировавшийся зародышевый мешок в семязачатке. Оплодотворению предшествует прорастание пыльцевого зерна. Оно начинается с разбухания зерна и выхода из апертуры пыльцевой трубки. В густой цитоплазме кончика пыльцевой трубки идут интенсивные физиологические процессы, вследствие которых несколько размягчаются ткани рыльца и столбика, в которые внедряется пыльцевая трубка. По мере роста пыльцевой трубки в нее переходят ядро вегетативной клетки и оба спермия. В огромном большинстве случаев пыльцевая трубка проникает в мегаспорангий (нуцеллус) через микропиле семязачатка, реже – иным образом. Проникнув в зародышевый мешок, пыльцевая трубка разрывается (под действием разницы осмотического давления в ней и давления в нуцеллусе) и ее содержимое изливается

внутрь. Один из спермиев сливается с яйцеклеткой и образуется диплоидная зигота, дающая затем начало зародышу. Второй спермий сливается со вторичным ядром, располагающимся в центре зародышевого мешка, что приводит к образованию триплоидного ядра, развивающегося затем в специальную питательную ткань – *эндосперм* (от греч. «эндон» – внутри, «сперма» – семя). Весь этот процесс получил название *двойного оплодотворения*. Он впервые описан в 1898 г. выдающимся русским цитологом и эмбриологом С. Г. Навашиным. Прочие клетки зародышевого мешка – антиподы и синергиды – либо разрушаются при проникновении пыльцевой трубки, либо дегенерируют. Биологический смысл двойного оплодотворения весьма велик. В отличие от голосеменных, где довольно мощный гаплоидный эндосперм развивается независимо от процесса оплодотворения, у покрытосеменных триплоидный эндосперм образуется лишь в случае оплодотворения. С учетом гигантского числа поколений этим достигается существенная экономия энергетических и пластических ресурсов.

У многих цветковых (около 10% видов) в процессе эволюции половое размножение замещается различными формами бесполого. Из них наиболее известен *апомиксис*. Семена у апомиктичных растений образуются без оплодотворения. Апомиксис исключает генетическое расщепление, поэтому апомиктические формы образуют клоны, в пределах которых все особи имеют одинаковую генетическую и соматическую конституцию. Хорошим примером растения с апомиктическим образованием семян служит одуванчик с его поразительно высокой жизнеспособностью.

Нередко, особенно у многолетних корневищных растений, преобладает вегетативное размножение, а семенное подавлено.

СОЦВЕТИЯ

Цветки могут располагаться поодиночке или группами. В тех случаях, когда они располагаются группами, образуются соцветия. Соцветие может быть определено как часть побега, побег или система видоизмененных побегов, несущих цветки.

Соцветия обычно более или менее отграничены от вегетативной части растения.

Биологический смысл возникновения соцветий – в возрастающей вероятности опыления цветков как анемофильных, так и энтомофильных растений. Несомненно, что насекомое за единицу времени посетит гораздо больше цветков, если они собраны в соцветия. Кроме того, цветки, собранные в соцветия, более заметны среди зелени листьев, нежели одиночные цветки. Многие поникающие соцветия легко раскачиваются под влиянием движения воздуха, способствуя тем самым рассеиванию пыльцы.

Соцветия свойственны громадному большинству цветковых растений. Обычно соцветия группируются близ верхней части растения на концах ветвей, но иногда, особенно у тропических деревьев, возникают на стволах и толстых ветвях. Такое явление известно под названием *каулифлории* (от лат. «каулис» – стебель, «флос» – цветок). В качестве примера можно привести шоколадное дерево (*Theobroma cacao*). Считается, что в условиях тропического леса каулифлория делает цветки более доступными для насекомых-опылителей.

Закладываются соцветия внутри цветочных или смешанных почек. У многих растений (бузина, сирень, гиацинт и др.) соцветие возникает как единое целое в результате деятельности одной меристемы.

Любое соцветие имеет главную ось, или ось соцветия, и боковые оси, которые могут быть разветвлены в различной степени или неразветвлены. Конечные их ответвления – *цветоножки* – несут цветки. Оси соцветия делятся на узлы и междоузлия. На узлах осей соцветия располагаются листья и прицветники (рис. 140).

Соцветие несет видоизмененные или неизмененные листья. Сильно видоизмененные листья называют *прицветниками* или *брактеями*. Соцветие, несущее неизмененные ассимилирующие листья, является *фрондозным*, т. е. олиственным. У *брактеозного* соцветия в узлах распо-

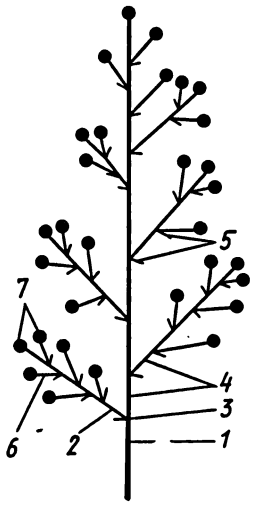


Рис. 140. Строение соцветия:
1 – главная ось, *2* – боковая ось (паракладий), *3* – узлы, *4* – междоузлия, *5* – прицветники, *6* – цветоножки, *7* – цветки

лагаются прицветники. Иногда вследствие полной редукции брактей соцветие становится *эбрактеозным*. У него прицветники отсутствуют. Соцветия могут быть резко отделены от вегетативной части либо (особенно в случае фрондозных соцветий) эта граница выражена неясно.

Точная характеристика соцветий необходима во многих случаях, в том числе и при анализе морфологических особенностей лекарственных растений. Поэтому классификации соцветий уделяется значительное внимание. Современная классификация соцветий, в создание которой большой вклад внес немецкий ботаник-морфолог В. Тролль (1964 и 1969), довольно сложна. Поэтому для работ прикладного характера и в учебной литературе пользуются обычно различными упрощенными вариантами.

Соцветия, у которых боковые оси ветвятся, называются сложными. У простых соцветий боковые оси не разветвлены и являются цветоножками. У сложного соцветия боковые оси несут *частные*, или *парциальные*, соцветия.

Существует мнение, согласно которому сложные соцветия – более древний тип. Во многих случаях простые соцветия возникали в процессе «обеднения» сложных, что связано с редукцией их боковых осей. Полагают, что одиночные цветки в пазухах листьев или на верхушках побегов также возникли в результате крайней редукции соцветий разного типа.

Главная ось может заканчиваться верхушечным цветком; в этом случае соцветие ограничено в росте и получило название *закрытого*.

У *открытых* соцветий главная ось обладает неограниченным ростом и цветки располагаются сбоку от морфологической верхушки. У сложных соцветий верхушечными цветками могут заканчиваться главная и боковые оси или все они имеют неограниченный рост.

У обоеполых растений соцветия несут обоеполые цветки, но у однодомных и двудомных соцветия могут быть также тычиночными, пестичными и полигамными. В последнем случае встречаются одновременно тычиночные, пестичные и обоеполые цветки.

Классификация соцветий может осуществляться на основе особенностей ветвления конечных парциальных соцветий. В соответствии с этим соцветия подразделяют на два главных типа: ботриоидные и цимоидные. У ботриоидных соцветий (от греч. «ботрион» – кисть) характер ветвления моноподиальный. Цимоидные соцветия (от греч. «кюма» – волна по особому порядку зацветания) обязательно характеризуются симподиальным ветвлением парциальных соцветий.

ПРОСТЫЕ БОТРИОИДНЫЕ СОЦВЕТИЯ

Простые ботриоидные соцветия довольно обычны, особенно у травянистых растений. Боковые оси простых соцветий не ветвятся и представляют собой цветоножки, заканчивающиеся цветками. Простые соцветия могут быть как открытыми, так и закрытыми. Возникают они, по-видимому, из сложных ботриоидных соцветий различного типа (в результате процесса редукции), а также иногда из цимоидных соцветий.

Наиболее обычное простое соцветие – *кисть*. В кисти все цветки сидят на цветоножках, более или менее равномер-

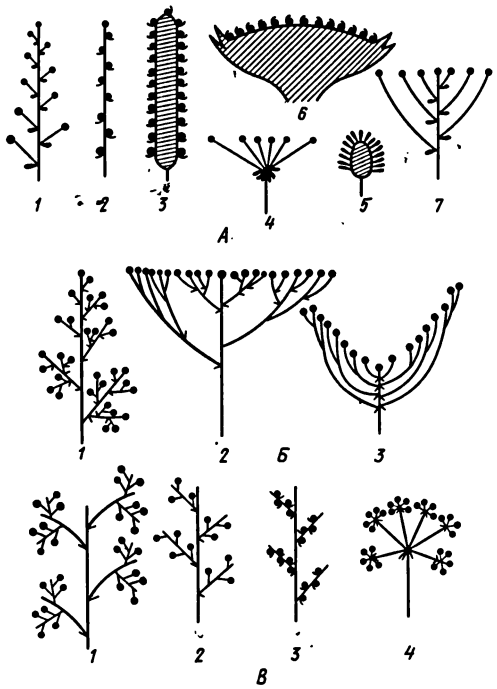


Рис. 141. Типы соцветий. *А* — простые ботриоидные:
1 — кисть, *2* — колос, *3* — початок, *4* — простой зонтик, *5* — головка, *6* — корзинка, *7* — щиток (*4. 5, 6* — с укороченной главной осью, прочие — с удлиненной);
Б — сложные ботриоидные. Метелка и ее производные:
1 — метелка, *2* — сложный щиток, *3* — антела;
В — сложные ботриоидные. Сложная кисть и ее производные:
1 — тройная кисть, *2* — двойная кисть, *3* — двойной колос, *4* — двойной зонтик

но распределенных вдоль оси. Кисти встречаются у многих представителей семейства крестоцветных. *Колос* — производное кисти, отличающийся от нее сидячими цветками. В колос, например, собраны цветки у видов рода ятрышник *(Orchis)*. Разновидностью колоса следует считать *сережку*. Сережка обычно поникает и после цветения или созревания плодов опадает целиком вместе с осью соцветия. Чаще всего сережка несет однополые цветки (ива — *Salix*, тополь — *Populus)*. Почти все представители семейства аронниковых имеют соцветие початок. *Початок* отличается от колоса разросшейся осью соцветия. Часто початок окружен прицветным листом, называемым покрывалом.

Все перечисленные соцветия имеют нормально развитую ось. Однако существует ряд соцветий с укороченной осью. К соцветиям такого типа относятся зонтик, головка и корзинка. *Зонтик* — соцветие, производное от кисти, но у него все цветоножки и прицветники расположены на верхушке укороченной оси соцветия. Примерами зонтиков могут служить соцветия видов примулы *(Primula)* и женьшеня *(Panax)*. *Головка* представляет собой видоизмененный зонтик, у которого редуцированы цветоножки, а укороченная ось соцветия разрастается. Головка, окруженная обверткой, т. е. сближенными верхушечными листьями, известна под названием *корзинки*. Корзинка характерна для всех представителей семейства сложноцветных [1] (рис. 141, *А*).

СЛОЖНЫЕ БОТРИОИДНЫЕ СОЦВЕТИЯ

Сложные ботриоидные соцветия могут быть как открытыми, так и закрытыми. Наиболее обычна метелка. *Метелка* представляет собой более или менее разветвленное соцветие с парциальными соцветиями ботриоидной природы. Для метелки характерно постепенное уменьшение степени разветвленности боковых осей от основания к верхушке. Классический пример метелки — метелка некоторых злаков. Метелка характерна для широко культивируемых видов сирени *(Syringa)* и спиреи иволистной *(Spiraea salicifolia)* из розоцветных.

Метелка легко видоизменяется в несколько других типов сложных соцветий. Упомянем сложный щиток и антелу. *Сложный щиток* представляет собой видоизмененную метелку с укороченными междоузлиями главной оси и сильно развитыми междоузлиями боковых осей. Окончания парциальных соцветий при этом достигают уровня верхушечного (терминального) цветка. У *антелы* междоузлия боковых осей так сильно удлиняются, что терминальный цветок оказывается на дне воронки, образованной боковыми ответвлениями. Примером сложного щитка может служить соцветие

[1] Чаще всего корзинка у сложноцветных является конечным парциальным соцветием сложного агрегатного соцветия.

спиреи японской *(Spiraea japonica)*, а антелы — соцветие лабазника обыкновенного *(Filipendula vulgaris)* (рис. 141, *Б*).

Сложная кисть представляет собой соцветие, у которого ботриоидные парциальные соцветия являются простыми кистями. Существуют разные типы сложных кистей. Наиболее обычны двойные (вероника простертая — *Veronica prostrata)* и тройные сложные кисти (верблюжья колючка — *Alhagi maurorum)*. Производным от сложной кисти считается сложный колос. У *сложного колоса* цветки располагаются непосредственно на боковых осях, т. е. сидячие, и парциальные соцветия представляют собой простые колосья. Как и сложная кисть, сложный колос может быть двойным или тройным. Сложный колос имеют большинство злаков и многие осоковые (рис. 141, *В*).

Другое производное сложной кисти — *сложный зонтик*. Он хорошо известен по соцветиям многочисленных в нашей флоре представителей семейства зонтичных. Чаще всего сложный зонтик имеет боковые оси двух порядков — первого и второго. Оси первого порядка отходят от верхушки главной оси, а второго — от верхушек осей первого порядка. Парциальные соцветия сложного зонтика, таким образом, представляют простые зонтики и получили у систематиков название зонтичков.

Помимо перечисленных соцветий, существует еще ряд типов, у которых особенности ветвления главной оси отличаются от особенности ветвления парциальных соцветий. Их иногда называют *агрегатными*. Приведем лишь несколько примеров, демонстрирующих разнообразие такого рода соцветий. *Метелка зонтиков* — метельчато ветвящееся соцветие, несущее на конечных осях простые зонтики (аралии высокая и маньчжурская — *Aralia elata, A. mandshurica)*. *Метелка корзинок* — метельчато разветвленное соцветие, несущее на конечных осях парциальные соцветия — корзинки. Существуют еще *кисть корзинок* (череда поникшая — *Bidens cernua)*, *колос корзинок* (сушеница лесная — *Gnaphalium sylvaticum*, рис. 142). Возможны и другие типы агрегатных соцветий.

ЦИМОИДНЫЕ СОЦВЕТИЯ

Это обширная группа соцветий, встречающаяся так же часто, как и ботриоидные. Среди цимоидных соцветий выделяют два основных типа: цимоиды и тирсы. Цимоиды, как правило, представляют собой упрощенные тирсы. У всех цимоидных соцветий парциальные соцветия образуются за счет симподиального ветвления.

Различают три типа цимоидов: монохазии, дихазии и плейохазии. У *монохазиев* под цветком, завершающим главную ось, развивается только одно парциальное соцветие или в простейших случаях единственный цветок. В соответствии с особенностями ветвления парциальных соцветий типа монохазиев принято выделять *извилину, завиток* и *клубок*. Монохазий довольно обычен у части лютиковых, в частности у лютика едкого *(Ra-*

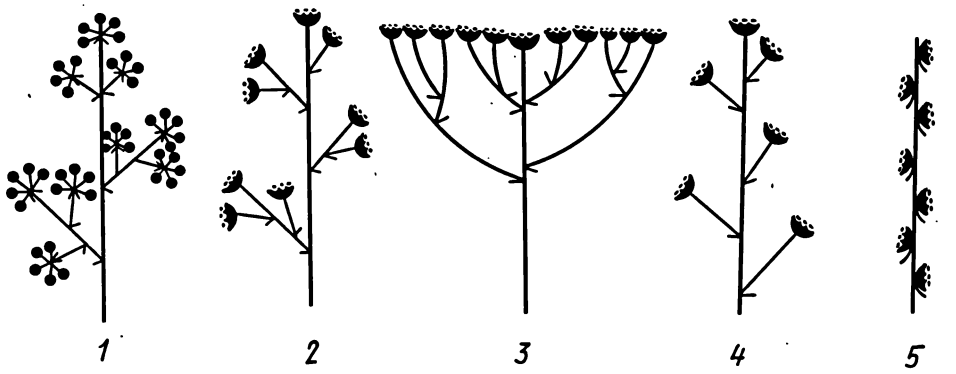


Рис. 142. Агрегатные соцветия:
1 — метелка зонтиков, *2* — метелка корзинок, *3* — щиток корзинок, *4* — кисть корзинок, *5* — колос корзинок

nunculus acris). Парциальные соцветия в виде завитка встречаются у большинства представителей семейства бурачниковых.

От главной оси *дихазия*, под завершающим ее цветком, отходят два парциальных соцветия, а в простейших случаях – два цветка. Возможны простые, двойные, тройные дихазии и т. д. Дихазий встречается у ряда гвоздичных, например видов рода звездчатка *(Stellaria)*.

Плейохазии характеризуются строением, при котором под цветком, завершающим главную ось, развиваются три или более парциальных соцветия (или цветка). Принципиально возможны двойные, тройные и т. д. плейохазии (рис. 143).

Для рода молочай *(Euphorbia)* из семейства молочайных характерен особый тип цимоидного соцветия, получивший название циатий. *Циатий* состоит из верхушечного пестичного цветка и пяти тычинок, возникших вследствие крайней редукции пяти тычиночных парциальных соцветий. Циатий окружен обверткой, состоящей из листьев редуцированных парциальных соцветий.

Тирсы устроены сложнее, чем цимоиды. Это разветвленные соцветия, причем степень разветвления уменьшается от основания к верхушке. Главная ось тирса нарастает моноподиально, но парциальными соцветиями того или иного порядка являются цимоиды.

Возможны различные классификации тирсов. Тирсы, главная ось которых заканчивается цветком, называются закрытыми, в противном случае они считаются открытыми. В зависимости от степени разветвления боковых осей выделяют *плейотирсы*, у которых цимоиды размещаются на осях третьего и более высоких порядков; *дитирсы*, у которых цимоиды расположены на осях второго порядка, и *монотирсы*, у которых цимоиды находятся непосредственно на главной оси соцветия (см. рис. 142).

Внешнее сходство тирсов с кистью, колосом, сережкой, зонтиком или головкой позволяет говорить о кистевидном, колосовидном, сережковидном, зонтиковидном, головковидном тирсах и т. п. Тирсы легко преобразуются в другие типы соцветий в ходе редукции (уменьшения) числа боковых осей, укорочения

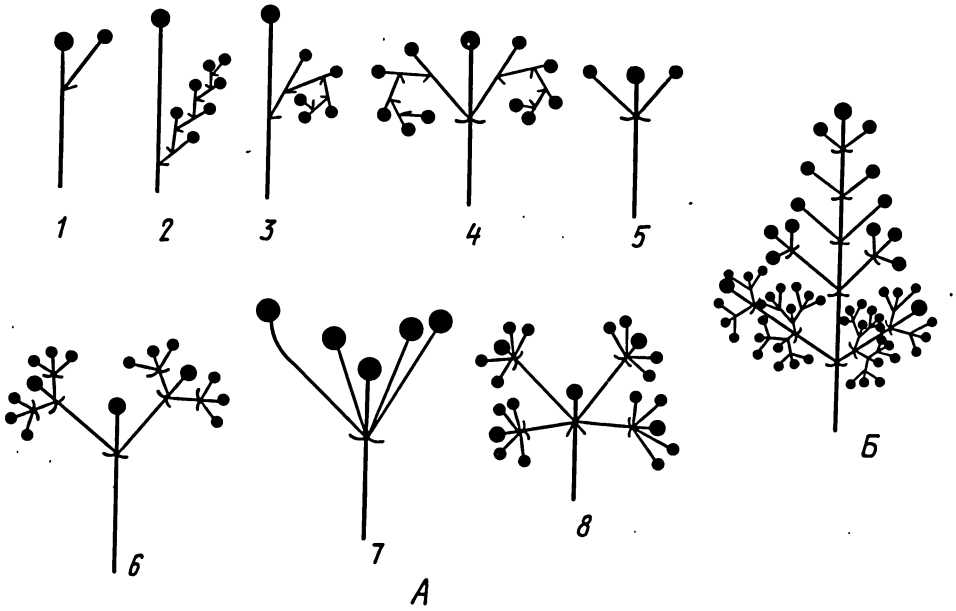


Рис. 143. Цимоидные соцветия. *А* – цимоиды:
1–3 – монохазии: *1* – «элементарный» монохазий, *2* – извилина, *3* – завиток, *4* – двойной завиток, *5–6* – дихазии: *5* – дихазий, *6* – тройной дихазий, *7–8* – плейохазии: *7* – плейохазий, *8* – двойной плейохазий; *Б* – пример тирса

междоузлий и т. д. В результате редукции возникают цимоиды — соцветия, по внешнему виду подобные ботриоидным, и даже одиночные цветки.

Тирсы встречаются у растений очень часто. Например, тирс — соцветие конского каштана *(Aesculus hippocastanum)*, другой пример тирса — соцветие коровяка *(Verbascum)* из семейства норичниковых. Тирсы различных типов представляют собой соцветия всех губоцветных. Соцветие березы — сережковидный тирс.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ЦВЕТКОВ И СОЦВЕТИЙ

Цветки имеют разнообразное практическое применение. Очень часто красотой определяется их декоративное использование и эстетическое воздействие на человека. Растения с цветками привлекательной окраски, формы или запаха широко культивируются во множестве искусственно выведенных сортов. Известны, например, около 25 тыс. сортов роз, около 4 тыс. сортов тюльпанов, 12 тыс. сортов нарциссов и т. д. Учреждены специальные общества любителей и коллекционеров тюльпанов, лилий, орхидей, роз. В СССР и за рубежом существуют фирмы, специализирующиеся на разведении и продаже красивоцветущих растений. Особенно высоко поставлена культура декоративных луковичных однодольных (тюльпаны, гиацинты) в Нидерландах. В Сингапуре и ряде стран Юго-Восточной Азии в промышленных масштабах выращивают орхидеи. Срезанные цветки широко используют в виде букетов, гирлянд, венков и т. д. В Японии искусство составления букетов получило название икебана.

Многие цветки содержат ароматические эфирные масла. Одно из известнейших в Европе розовое масло, получаемое из лепестков махровых форм розы дамасской *(Rosa damascena)*, розы столистной *(R. centifolia)* и некоторых других видов, применяется в парфюмерии и отчасти в медицине. В медицине употребляют много цветков различных растений. Особенно популярны цветки ромашки аптечной *(Matricaria recutita)*, цветки липы *(Tilia cordata)*, цветки календулы, или ноготков *(Calendula officinalis)*, бутоны софоры японской *(Styphnolobium japonicum)* — источника промышленного получения витамина Р (рутина) и др.

Ряд цветков применяют для ароматизации вин и табаков. Из них особенно известен донник лекарственный *(Melilotus officinalis)*, чьи цветки, содержащие кумарин, добавляют во многие сорта табака. Пищевые красители получают из цветков уже упоминавшихся ноготков лекарственных, рылец культивируемого шафрана посевного *(Crocus sativus)* и сафлора красильного *(Carthamus tinctorius)*. Зеленые бутоны каперсов колючих *(Capparis spinosa)* маринуют в качестве острой приправы. Ценную пряность представляют бутоны сизигиума ароматного *(Syzygium aromaticum)*. Они известны под названием гвоздики, что связано с формой высушенных бутонов. В тропиках многие крупные цветки используют как овощ. Довольно широкое применение в этом качестве находят бутоны цветков некоторых видов бананов *(Musa)*. Нектар цветков служит источником получения разных сортов меда. Наиболее ценные медоносы — разные виды липы, фацелия пижмолистная *(Phacelia tanacetifolia)* и гречиха съедобная *(Fagopyrum esculentum)*. В последние десятилетия в медицине стали использовать препараты из пыльцы растений.

Глава XIV
ПЛОД, СОПЛОДИЕ И СЕМЯ

МОРФОЛОГИЯ ПЛОДОВ

Плод – орган размножения покрытосеменных, заключающий семена и развивающийся из одного цветка. В других систематических группах растений нет органов, гомологичных плоду. *Плод* представляет собой конечный этап развития репродуктивных органов цветковых. По выражению крупного американского ботаника А. Имса, плод – это «зрелый цветок».

Как правило, плод развивается после оплодотворения цветка, но у части покрытосеменных может образовываться и в результате апомиксиса, т. е. развития зародыша без оплодотворения. Функции плода – формирование, защита и распространение семян.

Морфологической основой плода является гинецей, прежде всего завязь. Прочие части цветка – околоцветник, тычинки и чашечка – быстро увядают, но иногда изменяются и вместе с гинецеем также принимают участие в формировании плода, становясь сочными или, напротив, деревянистыми или пленчатыми. Самые глубокие изменения происходят в завязи. Ее стенки обычно разрастаются за счет усиленного деления клеток и увеличения их размеров. В клетках завязи накапливаются различные пластические и энергетические вещества: белки, крахмал, сахара, жирные масла, некоторые витамины и т. д. Зрелый плод характеризуется совокупностью только ему присущих особенностей. Плод несет семя или семена, которых у ряда растений может быть до нескольких тысяч. Это важнейшая его часть, обеспечивающая воспроизведение данного вида в ряду поколений. Однако по массе семена, как правило, относятся к меньшей части плода. В природе и особенно в культуре встречаются бессемянные плоды. В результате длительной селекции выведены бессемянные сорта винограда *(Vitis)*, банана *(Musa)* и т. д.

Зрелые семена прикрепляются к околоплоднику в тех местах, где в завязи располагалась плацента, либо свободно лежат в полости плода, либо плотно окружены мясистой стенкой. Максимальное число семян в плоде равно числу семязачатков в завязи, но обычно меньше, так как не все семязачатки достигают зрелости.

Плод, возникающий из ценокарпного, псевдомонокарпного и монокарпного гинецеев, формируется как более или менее морфологически единое образование, а из апокарпного – в виде отдельностей, каждая из которых соответствует простому пестику апокарпного гинецея. Каждая такая отдельность называется *плодиком*.

Существеннейшей частью плода, формирующей его внешнюю структуру, является *околоплодник*, или *перикарпий* (от греч. «пери» – около, «карпос» – плод). Перикарпий – стенка плода (и отдельных плодиков), окружающая семена и образующаяся из видоизмененных стенок завязи, нередко с участием других частей цветка, в частности чашечки, цветоложа и гипантия. Перикарпий обычно составляет основную массу плода. На перикарпии образуются разного рода выросты: крючочки, щетинки, паппусы (т. е. хохолки из волосков), крылья и т. п. Эти выросты способствуют распространению плодов. Плоды любого типа, снабженные простыми или перистыми волосками, часто условно называют *летучками*, а при наличии крыловидных выростов – *крылатками*.

В перикарпии обычно различают три слоя: *наружный, средний* и *внутренний*. Нередко, особенно в монокарпиях, эти слои очень четко разграничены, но иногда различаются слабо, даже при анатомическом исследовании, что связано с деформацией и сдавливанием клеток при созревании плода. Самая наружная часть околоплодника получила название *экзокарпия* или внеплодника (от греч. «экзо» – вне). Например, у плода вишни – это тонкий блестящий наружный слой, у плодов цитрусовых – желтый или оранжевый железистый слой, называемый флаведо. Средний слой околоплодника обозначается как *мезокарпий* (от греч.

«мезос» – средний), или межплодник. У вишни мезокарпием является съедобная мякоть плода, а у цитрусовых – беловатый рыхлый слой (альбедо), лежащий непосредственно под желтым.

Самая внутренняя часть околоплодника – *эндокарпий*, или внутриплодник (от греч. «эндос» – внутренний). В плодах вишни, а также персика, абрикоса и сливы эндокарпий – твердая косточка (окружающая единственное семя), образованная склереидами. Эндокарпий цитрусовых сильно видоизменен и превращен в соковые мешочки, составляющие основную массу плода. Соотношение толщины различных слоев у плодов разных видов неодинаково, что в значительной степени связано с особенностями их распространения. В сочных плодах мясистым обычно становится либо мезокарпий, либо эндокарпий. Склерифицируется, т. е. одревесневает, чаще всего эндокарпий (рис. 144).

С внутренней стороны перикарпия заметны остатки плацент, к которым нередко прикрепляются семена. Ценокарпный плод часто разделен продольными перегородками, соответствующими перегородкам завязи сложного пестика. Образующиеся при этом камеры называют гнездами плода, а о плоде говорят, что он двухгнездный, трехгнездный и т. д. Иногда в разных типах плодов продольные перегородки формируются за счет внутренних выростов перикарпия, например у крестоцветных, у некоторых видов астрагалов и остролодочников (сем. бобовые). Реже формируются поперечные перегородки, делящие плод на отдельные камеры. Изредка эти камеры полностью изолированы друг от друга и плод легко распадается или разламывается по перегородкам между камерами на отдельные членики, которые разносятся ветром или водой. Плоды, распадающиеся на отдельные членики, называют *членистыми*.

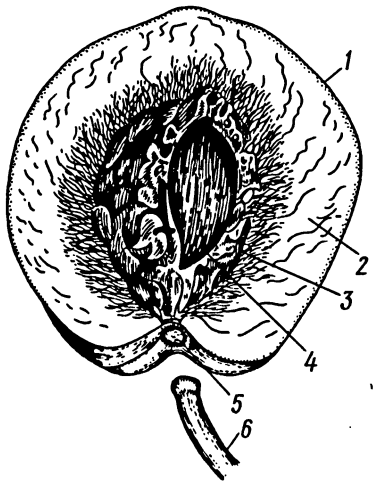


Рис. 144. Строение плода (однокостянки) персика обыкновенного (*Persica vulgaris*):
1, 2, 3 – околоплодник, или перикарпий (*1* – экзокарпий, *2* – мезокарпий, *3* – эндокарпий), *4* – семя, *5* – след плодоножки, *6* – плодоножка

В месте срастания краев одного плодолистика или нескольких рядом лежащих плодолистиков образуется шов, который карпологи (специалисты, изучающие плоды) называют сутуральным швом, а место средней жилки плодолистика – спинным или дорзальным швом, или спинной складкой. На верхушке плода иногда заметны остатки видоизменившегося столбика. У плодов крестоцветных он получил название носика и его форма и размеры имеют важное систематическое значение.

В соответствии с функциями плоды чрезвычайно разнообразны по размерам, форме, строению перикарпия, его окраске, способам вскрывания, наличию выростов, придатков и т. п. Очевидно, это самый пластичный орган покрытосеменных. Все особенности плодов определяются необходимостью создания оптимальных условий для защиты развивающихся семян и обеспечения наилучших возможностей для расселения растения при минимальных затратах энергии и пластических веществ. Например, плоды многих сложноцветных очень невелики по размерам и массе, многочисленны и легко разносятся ветром. Напротив, крупнейший в мире плод сейшельской пальмы *(Lodoicea maldivica)*, растущей только на Сейшельских островах в Индийском океане, достигает массы 45 кг. Другой очень крупный плод тропического бобового – энтады фасолевидной *(Entada phaseoloides)* уступает сейшельской пальме по массе, но может достигать 1,5 м длины. Представление о разнообра-

зии форм плодов можно составить на основе рис. 145—149.

Достаточно велико и разнообразие окраски плодов. Особенно варьирует окраска плодов, распространяющихся с помощью животных. Они бывают красными, желтыми, оранжевыми, синими или фиолетовыми и резко выделяются на фоне окружающей зелени, что связано с соотношением желтых и оранжевых пигментов — каротиноидов и сине-фиолетовых антоцианов (группа соединений полифенольной природы). Необыкновенно разнообразны по окраске тропические плоды. Плоды, распространяемые ветром, водой или под действием собственной тяжести, яркой окраски, как правило, не имеют. Они обычно зеленые (пигмент хлорофилл) или буроватые.

КЛАССИФИКАЦИЯ ПЛОДОВ

Существуют как чисто морфологические, так и морфогенетические классификации плодов, в той или иной мере отражающие их эволюционное развитие. Современные морфогенетические классификации основаны главным образом на типе гинецея. Все многообразие плодов удобно делить на четыре главных морфогенетических типа в соответствии с основными типами гинецея: апокарпии, монокарпии, ценокарпии и псевдомонокарпии. Каждый из этих типов объединяет многообразие плодов одного эволюционно-морфологического уровня.

Плоды-апокарпии образуются из цветков, имеющих апокарпный гинецей. Каждому отдельному, свободно сидящему на цветоложе простому пестику в зрелом плоде соответствует свободный плодик. Апокарпии всегда возникают из цветков с верхней завязью. Эволюционно апокарпии — наиболее архаичные плоды. Главные морфологические типы апокарпиев показаны на рис. 145, *А*. Среди вскрывающихся апокарпиев следует упомянуть многолистовку, а среди невскрывающихся — многоорешек, разновидностями которого являются *цинародий* (плод шиповника) и *земляничина,* или *фрага*. К сочным апокарпиям относится *многокостянка*. Иногда встречается и сочная многолистовка.

Многолистовки образованы двумя — многими, обычно сухими плодиками-листовками, вскрывающимися по брюшному шву. Довольно редкий тип плода — сочная многолистовка, как правило, не вскрывается, но на брюшной стороне ее плодиков явственно виден шов от срастания краев плодолистиков. Плоды-многолистовки довольно обычны для примитивных магнолиид, розид, дилленид и ранункулид. К ним относятся плоды пионов *(Paeonia)*, купальницы *(Trollius)*, калужницы *(Caltha)* магнолии *(Magnolia)*. У лимонника китайского *(Schisandra chinensis)* — дальневосточной лианы — плод — сочная многолистовка. При созревании плода лимонника коническое цветоложе, усаженное свободными пестиками, начинает удлиняться, в результате чего образуется подобие веточки, на которой сидят красные «ягоды», каждая из которых — сочный плодик-листовка.

Многоорешек всегда бывает сухим и отличается от многолистовки невскрывающимися односемянными плодиками-орешками. Классический пример многоорешка — плоды видов лютиков *(Ranunculus)*, а также адонисов *(Adonis)*, лапчаток *(Potentilla)* и др. Плод лотоса орехоносного *(Nelumbo nucifera)* называется погруженным многоорешком. Каждый из отдельных орешков сидит в углублении дисковидного губчатого разросшегося цветоложа. Другое видоизменение многоорешка — земляничина, или фрага. У этого многоорешка плодики сидят на мясистом разросшемся цветоложе, хорошо известном под названием «ягод» земляники и клубники (виды рода *Fragaria*). Наконец, цинародий — многоорешек, плодики которого сидят внутри кувшинчатого сочного гипантия, хорошо знакомого на примере плодов шиповника (виды рода *Rosa*). Плоды видов рода рубус (*Rubus*) — малина, ежевика, костяника, морошка — имеют плод многокостянку. *Многокостянка* — это апокарпий, состоящий из двух — многих плодиков — костянок. Мезокарпий каждого такого плодика сочный, а эндокарпий — твердый, склерифицированный.

Плоды-монокарпии возникают из цветков, имеющих монокарпный гинецей. Это всегда цветки с верхней завязью. Моно-

карпии генетически родственны апокарпиям и появились в результате редукции всех плодиков, кроме одного. Чаще всего они встречаются у наиболее эволюционно продвинутых представителей подклассов розид и ранункулид.

Наиболее обычны следующие морфологические типы монокарпиев: боб, однолистовка, одноорешек, однокостянки сухая и сочная (рис. 145, *Б*). Различия между бобом и однолистовкой невелики и непостоянны. Типичный *боб* — это сухой плод, вскрывающийся по брюшному шву и спинной складке, т. е. двумя створками. Примерно половина представителей огромного семейства бобовых (Faba-

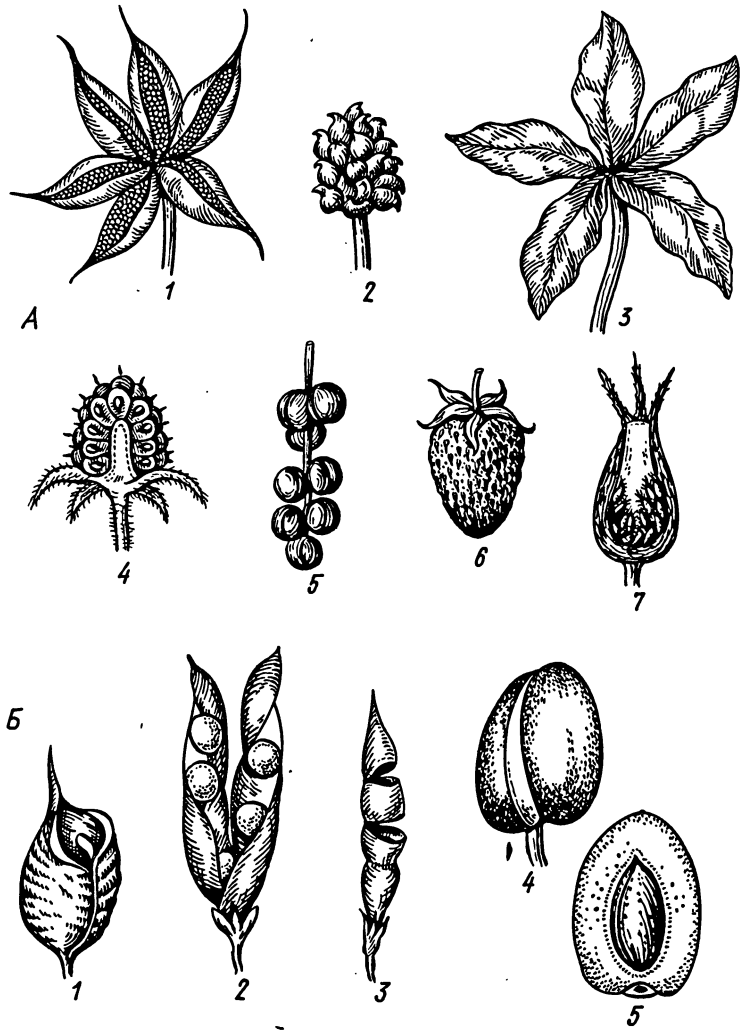


Рис. 145. Типы плодов. *А* — сухие и сочные апокарпии:

1, *3* — многолистовка (многие лютиковые и пион), *2* — многоорешек (некоторые лютиковые), *4* — многокостянка (розоцветные из рода *Rubus*), *5* — сочная многолистовка, отдельные плодики сидят на удлиненном цветоложе (лимонник), *6* — земляничина, особый тип сочного многоорешка с разросшимся цветоложем (земляника, клубника), *7* — цинародий, особый тип сочного многоорешка с мясистым разросшимся гипантием (шиповник);

Б — сухие и сочные монокарпии:

1 — однолистовка (род *Consolida* из сем. лютиковых), *2* — боб (большинство представителей бобовых и некоторых других семейств), *3* — членистый боб, *4* — сухая однокостянка (миндаль), *5* — сочная однокостянка (род *Prunus* из розоцветных)

сеае) имеет такой плод, от которого и произошло название этой систематической группы. Иногда бобы встречаются и в других семействах. Помимо типичного боба известны бобы невскрывающиеся (у гороха — *Pisum sativum*), членистые бобы, распадающиеся по перетяжкам между члениками (род копеечник — *Hedysarum*), сочные невскрывающиеся бобы (у широко культивируемой в южных районах страны софоры японской — *(Styphnolobium japonicum)* и т. д. У специализированного рода консолида *(Consolida)*, близкого к роду дельфиниум *(Delphinium)* из семейства лютиковых, плод — многосемянный монокарпий, вскрывающийся только по брюшному шву. Такой плод является *однолистовкой*. Изредка встречается сочная однолистовка (например, у воронца — *Actaea spicata* из семейства лютиковых).

Однокостянкой называют невскрывающийся односеменной монокарпий, эндокарпий которого (косточка) твердый, склерифицированный. Мезокарпий может быть сочным, как в плодах персика, абрикоса, сливы, черемухи, вишни и т. д., или сухой кожистый (миндаль). В последнем случае однокостянка называется сухой.

Наконец, существует *одноорешек* — односемянный невскрывающийся монокарпий. Одноорешки[1] свойственны кровохлебке *(Sanguisorba)*, манжетке *(Alchemilla)* и репешку *(Agrimonia eupatoria)* — растениям из семейства розоцветных.

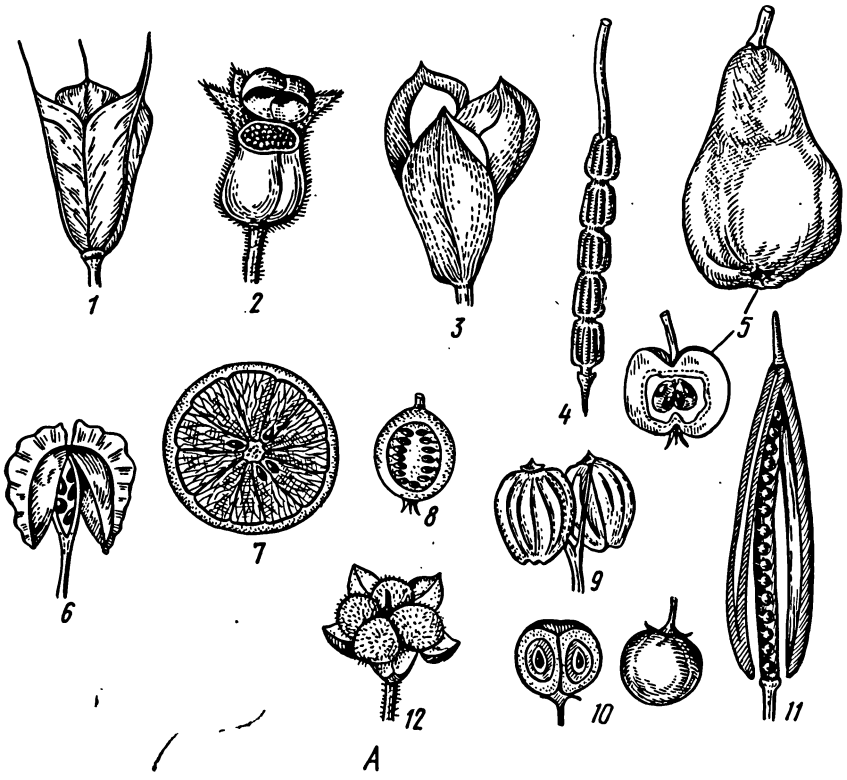
Морфогенетический тип плода, называемый ценокарпием, образуется в результате «созревания» цветков с ценокарпным гинецеем. Основа ценокарпия — сложный пестик. Ценокарпные плоды нередко разделены на отдельные гнезда, иногда частично разрушающиеся к моменту созревания. Нередко ценокарпии одногнездные. Швы, по которым срослись плодолистики, образующие ценокарпии, обычно неясны, но сохраняются остатки не менее чем двух плацент. Ценокарпии могут возникать из цветков как с верхней, так и с нижней завязью. Сухие ценокарпные плоды бывают вскрывающимися, невскрывающимися, распадающимися продольно, т. е. *дробными* (так называемые *схизокарпии*) и членистыми, т. е. распадающимися поперечно. Сочные ценокарпии обычно не вскрываются.

Ценокарпии — самая многочисленная группа плодов (рис. 146, *А*). Морфологические типы ценокарпиев весьма разнообразны. Главнейшие из них — ягода, коробочка, стручок, вислоплодник. Кроме того, упомянем ценокарпную листовку, яблоко, тыквину, гесперидий, ценобий и ценокарпную костянку, или пиренарий.

Житейское и ботаническое понятие «ягода» существенно различаются. Примерами ягод в ботаническом смысле являются плоды брусники *(Vaccinium vitis-idaea)*, черники *(V. myrtillus)*, винограда. У ягоды сочный невскрывающийся перикарпий, обычно не имеющий полости внутри. В мякоть перикарпия погружены семена, наружный плотный слой которых образуется за счет склерификации интегументов семязачатка. Изредка имеется лишь одно относительно крупное семя. Такими необычными ягодами являются ягоды видов барбариса *(Berberis)* с их «косточкой», которая в действительности представляет собой семя. Еще более необычно выглядит ягода любимого американцами фрукта — персеи американской *(Persea americana)* из семейства лавровых. Ее крупные плоды, достигающие 15 см в длину, несколько напоминающие крупные груши, несут одно крупное твердое семя 7—8 см в диаметре. Близки к ягоде тыквина и гесперидий. *Тыквина* — плод представителей семейства тыквенных, у которого мясисто разрастаются плаценты. *Гесперидий* характеризуется железистым экзокарпием, губчатым мезокарпием и разросшимся эндокарпием, имеющем вид соковых мешочков (виды рода цитрус — *Citrus* из семейства рутовых).

Коробочка отличается от ягоды прежде всего сухим вскрывающимся перикарпием. Это многосемянный плод. Коробочка может быть одногнездной или многогнездной. Число гнезд в коробочке варьирует и чаще всего зависит от числа гнезд завязи, но иногда у зрелого плода

[1] Не следует использовать термин *орешек* (плодик апокарпия) для обозначения долей ценокарпного дробного плода. Неверно также встречающееся утверждение, что орешек — это маленький орех.



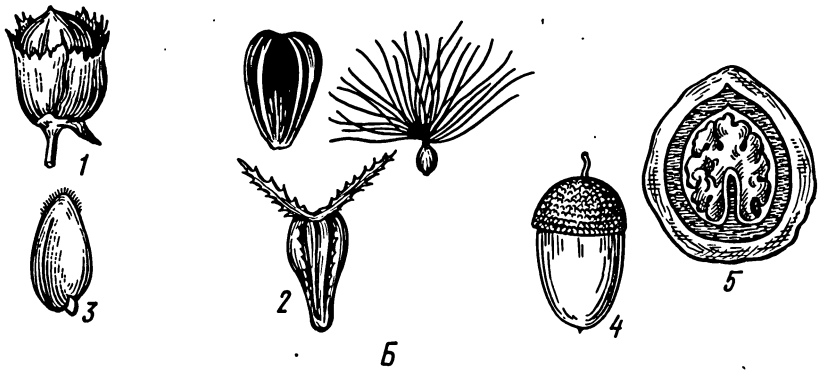


Рис. 146. Типы плодов. *А* — сочные и сухие ценокарпии:

1 — ценокарпная многолистовка (водосбор из лютиковых), *2* — коробочка, вскрывающаяся крышечкой (белена), *3* — коробочка, вскрывающаяся по створкам (представители многих семейств), *4* — членистый стручок (дикая редька из крестоцветных), *5* — яблоко (все представители подсемейства яблоневых, сем. розоцветных), *6* — стручочек (многие крестоцветные), *7* — гесперидий, или померанец (плоды цитрусовых), *8* — ягода (представители многих семейств, типичные ягоды у черники, брусники, винограда и т. д.), *9* — вислоплодник, разделившийся на два мерикарпия — пример дробного ценокарпия (плоды зонтичных), *10* — ценокарпная многокостянка (толокнянка), *11* — стручок (большинство крестоцветных), *12* — ценобий, видны четыре эрема (плоды бурачниковых и губоцветных);

Б — сочные и сухие псевдомонокарпии:

1 — орех (лещина), *2* — семянки различного типа (представители сложноцветных), *3* — зерновки (злаки), *4* — желудь (плоды буковых), *5* — псевдомонокарпная костянка (грецкий орех)

перегородки разрушаются. Коробочки характерны для представителей многих семейств: лилейных, норичниковых, пасленовых, подорожниковых, гвоздичных, вахтовых, ивовых, фиалковых, маковых, колокольчиковых, кипрейных и др. По форме, размерам и способам вскрывания они могут существенно различаться. Коробочка, вскрывающаяся продольно по перегородкам комиссурального шва (например, у наперстянки крупноцветковой — *Digitalis grandiflora* и зверобоя продырявленного — *Hypericum perforatum)*, получила название *септицидной*. *Локулицидная* коробочка вскрывается вдоль каринального шва (чайный куст китайский — *Camellia sinensis)*. Иногда коробочка распадается на отдельные створки, разрывается не по швам, а в ином месте (скополия тангутская — *Scopolia tangutica*) или вскрывается специальной крышечкой (белена черная — *Hyoscyamus niger*). Часть коробочек не вскрывается, но семена освобождаются через особые поры, щелевидные отверстия, прикрытые клапанами и т. д. Примеры таких плодов — мак снотворный *(Papaver somniferum)*, многие виды колокольчика *(Campanula)* и ряда других растений. Полностью невскрывающиеся коробочки, у которых семена освобождаются после сгнивания перикарпия, известны под названием *сухих ягод* (шоколадное дерево — *Theobroma cacao)*.

Стручок (и его видоизменение *стручочек*) также относится к ценокарпиям. Этот морфологический тип плода характерен для всех представителей крестоцветных. Стручок возникает из завязи, образованной двумя сросшимися плодолистиками. Вдоль сросшихся краев плодолистиков располагаются плаценты, несущие семязачатки, преобразующиеся в плоде в семена. В большинстве случаев от краёв сросшихся плодолистиков вырастают внутрь полости плода перегородки, делящие его на два гнезда. Раскрывается стручок путем отрыва створок друг от друга, так что на плодоножке остается рамка из краев плодолистиков, несущая семена. Существуют также невскрывающиеся стручки и стручочки. Иногда встречаются членистые стручки с поперечными перетяжками и перегородками, отделяющими семена, располагающиеся в отдельных камерах. Членистые стручки разламываются по перегородкам на отдельные членики (дикая редька — *Raphanus raphanistrum)*. Длина «типичного» стручка не менее чем в 3 раза превышает ширину. *Стручочками* называют плоды такого же типа строения, но длина которых примерно равна ширине или лишь слегка ее превышает.

Многие ценокарпии не вскрываются, но способны распадаться продольно на отдельные замкнутые или вскрывающиеся доли, называемые *мерикарпиями*. Мерикарпии могут содержать одно, два или несколько семян. Распадающиеся ценокарпии получили название *схизокарпиев* (от греч. «схидзо» — раскалываю). Характерен схизокарпий, например, для многих представителей семейства мальвовых. Плоды мальвовых, распадающиеся на незамкнутые с брюшной стороны мерикарпии, называются *калачиками*. *Регма* — это схизокарпий, у которого при опадении и одновременном вскрывании мерикарпиев в центре остается колонка. Такой плод имеют многие молочайные. Известная всем крылатка клена *(Acer)* может быть названа двукрылым схизокарпием.

Схизокарпий зонтичных из-за специфической структуры получил название *вислоплодника*. При созревании вислоплодник часто распадается по спайке, объединяющей доли плода, на два мерикарпия, повисающих на так называемом *карпофоре*. Помимо зонтичных, подобного типа плод встречается и у некоторых представителей близкого семейства аралиевых. К типу схизокарпиев относится оригинальный плод многих бурачниковых и почти всех губоцветных — *ценобий*. Он возникает из двугнездного гинецея, у которого на ранних стадиях развития в гнездах появляются перегородки, так что ко времени опыления завязь разделяется на четыре гнезда, в каждом из которых располагается по одному семязачатку. Зрелый плод состоит из четырех долей, причем одна доля соответствует половине плодолистика. Такие «полумерикарпии» называют *эремами*[1].

[1] Не следует называть доли ценобия орешками, так как этим термином обозначается отдельный плодик апокарпного плода.

Рассмотрим еще один морфологический тип ценокарпиев. Это ценокарпная костянка, или *пиренарий*. Как и у плодиков апокарпной многокостянки, самый внутренний слой перикарпия — эндокарпий, окружающий семя, склерифицируется, т. е. становится деревянистым. Однако в отличие от апокарпной многокостянки пиренарий возникает из ценокарпного гинецея и содержит внутри две или несколько косточек. Число косточек зависит от числа фертильных, т. е. плодущих, гнезд. Примером ценокарпной многокостянки могут служить плоды толокнянки — обычного растения светлохвойной тайги *(Arctostaphylos uva-ursi)*, женьшеня *(Panax ginseng)*, липы сердцелистной *(Tilia cordata)*. Иногда количество косточек редуцируется в соответствии с изменениями в гинецее и образуется одногнездный пиренарий типа плода кокосовой пальмы *(Cocos nucifera)*, в обиходе называемый кокосовым орехом.

Плод, называемый *яблоком*, также относится к ценокарпиям. Гнезда такого плода содержат семена, окруженные хрящеватой тканью эндокарпия, а мясистый мезокарпий возникает из разросшейся и видоизмененной ткани гипантия. Яблоко характерно для многих розоцветных: яблони *(Malus)*, груши *(Pyrus)*, рябины *(Sorbus)* и т. д.

Морфогенетический тип плодов — псевдомонокарпий — также довольно обычен. Внешне псевдомонокарпии имитируют монокарпии, отчего и возникло название типа. Псевдомонокарпии образуются из псевдомонокарпного гинецея. В таком гинецее первоначально закладываются два или большее число плодолистиков, но развивается только один, а остальные редуцируются. Иногда редукция не происходит, но плодолистики так плотно срастаются краями, что границы между ними не заметны. В обоих случаях возникает единственное гнездо завязи, обычно с единственным семязачатком. К псевдомонокарпиям относятся орех, желудь, псевдомонокарпная костянка, зерновка, семянка и мешочек (рис. 146, *Б*).

Перикарпий *ореха* сильно склерифицируется, становится деревянистым и несет одно, редко два семени. Общеизвестны орехи лещины *(Corylus avellana)* и фундука *(Corylus colurna)*. Орех может быть довольно крупным по своим размерам, как у лещины, либо относительно маленьким (у ольхи — *Alnus*, хмеля — *Humulus lupulus*). Иногда на его перикарпии образуются крыловидные выросты и в этом случае говорят о крылатом орехе (береза — *Betula*, ревень — *Rheum*). К ореху близок *желудь*, имеющий кожистый или деревянистый перикарпий. У основания желудь окружен особым образованием — плюской, представляющей собой сросшиеся стерильные ветви цимоидного соцветия (дуб — *Quercus*, каштан — *Castanea)*. Плод грецкого ореха *(Juglans regia)* следует называть *псевдомонокарпной костянкой*, потому что околоплодник у него состоит из мясистого экзокарпия и склерифицированного эндокарпия.

Семянка — это обычно относительно небольшой плод с кожистым перикарпием, не срастающимся с семенем. Плод-семянка характерен для всех представителей огромного семейства сложноцветных, а также семейств ворсянковых, валериановых и крапивных. Семянке часто свойственны придатки, представляющие собой видоизмененные покровы цветка или прицветников. Многие семянки снабжены летучками. Семянка осоковых заключена в особой формы видоизмененный ретортовидный прицветник и называется *мешочком*. *Зерновка* — плод всех злаков. Это односемянный плод, одетый тонким пленчатым, реже мясистым (у некоторых тропических бамбуков) перикарпием, срастающимся с единственным семенем.

СОПЛОДИЯ

Часто под соплодием понимают сросшиеся в единое целое несколько или даже много плодов, возникших из отдельных цветков. Классический пример такого типа соплодия — соплодие ананаса.

Согласно более широкому представлению соплодие — совокупность зрелых плодов одного соцветия, более или менее четко обособленного от вегетативной части побега. Иначе говоря, соплодие — это соцветие, несущее зрелые плоды. Исходя из подобной точки зрения, соплодиями следует считать гроздь ягод винограда,

щиток яблокообразных плодов рябины, сложные зонтики вислоплодников укропа, «плоды» хлебного дерева и ананаса. Классифицировать соплодия можно на основе соцветий, из которых они возникают.

СЕМЯ

Семя – орган полового размножения и расселения растений, развивающийся из оплодотворенного семязачатка, реже без его оплодотворения (апомиксис).

Первоначально семя всегда заключено в перикарпий плода и в этом смысле является его частью. В отличие от споры – единицы диссеминации (расселения) споровых растений – семя обладает рядом особенностей, возникших в результате прогрессивной эволюции. Прежде всего семя представляет собой многоклеточную структуру, объединяющую запасающую ткань, зачаточное дочернее растение (зародыш) и специальный защитный покров. Этим семя существенно отличается от споры, где все необходимое для развития будущего растения-гаметофита содержится в единственной клетке.

По своей физиологии спора и семя также существенно различаются. Спора прорастает немедленно при поступлении в клетку влаги. Многие семена имеют различной длительности период физиологического покоя, в течение которого они не способны к активной жизнедеятельности и образованию проростка. Иными словами, семена как единицы расселения растений во всех отношениях значительно более надежны и универсальны, чем споры.

Развитие семени начинается с того, что зигота, располагающаяся в семязачатке, вытягивается в длину и делится поперек перегородкой. Одна из клеток образует так называемый *подвесок*, или *суспензор*, другая – собственно *зародыш*. Подвесок содействует питанию зародыша, погружая его в эндосперм, а нередко приобретает свойства гаустории – присоски. Вторая клетка многократно митотически делится и в конечном итоге образует сформировавшийся зародыш.

Начало эндосперму дает триплоидное ядро, образовавшееся в результате слияния диплоидного вторичного ядра зародышевого мешка и одного из спермиев. Деление этого ядра дает всю массу питательной ткани – *эндосперма*. Степень развития эндосперма у разных таксонов неодинакова. Как правило, чем примитивнее в эволюционном отношении систематическая группа, тем лучше развит у нее эндосперм. Редукция эндосперма обычно связана с увеличением относительных размеров зародыша. С увеличением его размеров запасные вещества обычно накапливаются в самом зародыше.

В процессе развития женского гаметофита, а затем зародыша и эндосперма мегаспорангий, т. е. нуцеллус семязачатка, обычно разрушается, а его запасные вещества используются. Однако у некоторых таксонов эта ткань частично сохраняется, превращаясь в питательную ткань, физиологически аналогичную эндосперму. Она носит название *перисперма* (от греч. «пери» около, возле) и отмечена для семян представителей семейств перцевых, гвоздичных и ряда других.

Зрелые семена различают по форме, величине, структуре поверхности, окраске, а также по внутреннему строению (рис. 147). Исключительно разнообразна форма семян – шаровидная, дисковидная, эллипсоидная, линейная и т. д. Обычно семена невелики по размерам, лишь изредка достигая немногих сантиметров длины. Очень мелкие семена, почти неразличимые простым глазом, свойственны видам семейства орхидных и многим паразитным растениям. Крупные семена встречаются у многих бобовых, конского каштана, некоторых тыквенных и ряда пальм. Семена тропического бобового моры маслоносной *(Mora oleifera)* достигают 16 см в поперечнике, у сейшельской пальмы *(Lodoicea maldivica)* – 50 см в диаметре и весят 15–20 кг. Семена цератонии стручковой *(Ceratonia siliqua)* из семейства бобовых очень постоянны по массе и служили у ювелиров мерой веса (1 карат) для драгоценных камней. Поверхность семян может быть совершенно гладкой, блестящей, но часто бывает шероховатой, бороздчатой, ребристой, ямчатой, опушенной волосками и т. д. Различают семена и по окраске. Особенно разнообразны по

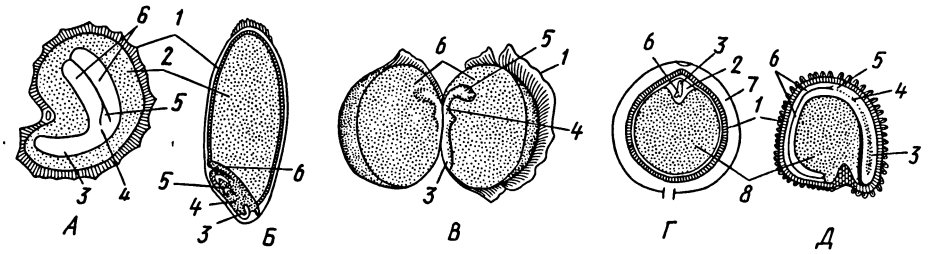


Рис. 147. Типы семян. *А* — с эндоспермом, окружающим зародыш (мак — *Papaver somniferum*); *Б* — с эндоспермом, примыкающим к зародышу (пшеница — *Triticum aestivum*); *В* — с запасными веществами, отложенными в семядолях зародыша (горох — *Pisum sativum*); *Г* — с эндоспермом, окружающим зародыш, и мощным перисперм (перец — *Piper nigrum*); *Д* — с перисперм (куколь — *Agrostemma githago*):
1 — семенная кожура, *2* — эндосперм, *3* — корешок, *4* — стебелек, *5* — почечка, *6* — семядоли (*3*—*6* — зародыш), *7* — околоплодник, *8* — перисперм

окраске семена бобовых. Семена часто снабжены разного рода придатками (присемянниками), выростами (например, крыловидными), иногда пучками волосков. Обычно семена прикреплены в плоде к фуникулусу, но изредка — непосредственно к плаценте. Общий план строения семени определяется типом семязачатка, из которого оно возникло.

Основные структурные части зрелого семени: семенная кожура, питательная (запасающая) ткань и зародыш.

СЕМЕННАЯ КОЖУРА

Семенная кожура, или спермодерма, формируется главным образом за счет интегументов семязачатка, реже — за счет разрастания тканей халазы. У большинства растений семенная кожура плотно окружает семя и служит основным защитным покровом, препятствующим его иссушению и преждевременному насыщению влагой. Структурные особенности семенной кожуры связаны со способами распространения и прорастания семян. Они имеют большое значение для систематики. У семян, развивающихся во вскрывающихся плодах, в семенной кожуре часто образуется защитный слой из склерифицированных клеток. Иногда наружный слой кожуры становится мясистым и сочным *(саркотеста)*, что привлекает птиц и млекопитающих и способствует распространению семян.

На поверхности семени обычно хорошо заметен *рубчик* — след, остающийся на месте прикрепления семени к фуникулусу. Морфологические особенности рубчика — форма, размеры, окраска и т. д. — имеют большое значение в систематике растений, а также широко используются в семеноведении при характеристике и определении семян.

Многим семенам цветковых растений свойственно особое образование, имеющее вид мясистых наростов, пленок или бахромы. Оно развивается в различных частях семени и получило название *присемянника* или *ариллуса* (от лат. «ариллус» — сушеный виноград). Природа присемянника различна. Иногда он возникает в результате разрастания тканей фуникулуса, обрастает семя частично или полностью, плотно прилегая к семенной кожуре, но не срастается с нею. В иных случаях ариллус — производное наружного интегумента семязачатка. Присемянники, располагающиеся близ микропилярного следа семени, известны под названием *карункулы*. Присемянники большей частью ярко окрашены, играют важную роль в распространении семян и тем самым — в расселении растений.

Канал, или углубление в семенной кожуре, являющееся остатком микропиле семязачатка, называется *микропилярным следом*, остаток халазы на противоположном конце семени именуется *халазальным следом*. Через микропилярный след при прорастании семени выходит корешок. Помимо рубчика, микропилярного и халазального следов на семенной кожуре обычно можно заметить особое

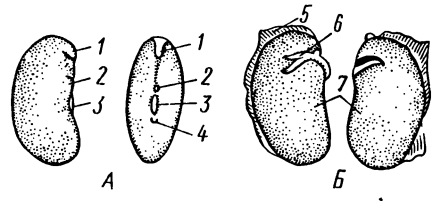


Рис. 148. Семя фасоли (*Phaseolus vulgaris*). *А* – общий вид; *Б* – зародыш:
1 – след халазы, *2* – след микропиле, *3* – рубчик, *4* – семенной шов (рафэ), *5* – семенная кожура (спермодерма), *6* – почечка (плюмула), *7* – семядоля

утолщение, называемое ребром семени или его *швом (рафе)*. Шов возникает в той части фуникулуса, которая у некоторых типов семязачатков сливается с интегументом (рис. 148).

ПИТАТЕЛЬНАЯ ТКАНЬ

Питательной тканью в семенах может быть эндосперм и перисперм. Чаще в семенах встречается эндосперм, реже перисперм, еще реже – обе питательные ткани одновременно. У некоторых таксонов специальные питательные ткани полностью отсутствуют и тогда запасные вещества откладываются непосредственно в зародыше.

Консистенция питательной ткани различна: твердая, жидкая, слизистая и т. п. Твердый, но снабженный глубокими складками и бороздами эндосперм называется руминированным. Чаще всего в питательной ткани накапливаются углеводы в виде зерен вторичного крахмала, реже липиды в виде капелек жирного масла. Кроме того, в семенах всегда имеются запасные белки, что особенно важно при прорастании, и фосфорное соединение фитин, которому приписывают роль стимулятора в метаболических (обменных) процессах, совершающихся при прорастании.

В зависимости от химического состава преобладающих запасных веществ семена разделяют на крахмалистые (пшеница, кукуруза, рис и многие другие злаки), масличные (подсолнечник, лен, арахис, соя) и белковые (большинство бобовых).

ЗАРОДЫШ

Зародыш (эмбрио) обычно образуется из оплодотворенной яйцеклетки и представляет собой зачаток новой особи в семени. Зародыш – это миниатюрный спорофит. Процесс формирования зародыша (эмбриогенез) сложен и подразделяется на несколько периодов. Этот процесс имеет свои особенности. Семена большинства растений заключают один зародыш. Он чаще всего бесцветен, реже окрашен и тогда содержит хлорофилл. Степень морфологической расчлененности зародыша различна у разных систематических групп. Зародыш в значительной мере составлен из меристематических клеток. Для наиболее примитивных таксонов характерен так называемый недоразвитый зародыш. Он очень мелкий, точечный и формируется поздно, за период прорастания семени. У более эволюционно продвинутых групп зародыш хорошо развит, в его частях могут откладываться питательные вещества, а специальные питательные ткани (эндосперм и перисперм) при этом редуцируются или полностью исчезают. У большинства цветковых растений ось зародыша состоит из *зародышевых корешка* и *стебелька*. К верхней части стебелька прикрепляются *семядоли*. Часть стебелька, располагающаяся ниже семядолей, называется *гипокотилем*, выше – *эпикотилем*. Верхушка стебелька завершается *почечкой*, или *плюмулой*. В семени корешок всегда направлен к следу микропиле. Из него образуется главный корень нового растения. У части семян гипокотиль и эпикотиль при прорастании способны удлиняться и выносить семядоли на поверхность. Число семядолей различно. У двудольных их обычно две, очень редко три или четыре, у однодольных только одна, у голосеменных их чаще всего несколько (от 2 до 15). Семядоли – первые листья растения, развивающиеся в семени на еще не дифференцированном зародыше. Считается, что в процессе эволюции односемядольный зародыш произошел от двусемядольного. При надземном прорастании семядоли зеленеют и способны к фотосинтезу, а при подземном – служат главным образом хранилищем пита-

тельных веществ (например, у лещины, дуба) или выполняют функцию — гаусторий. В семенах с эндоспермом они подают питательные вещества в надземную часть проростка. Почечка представляет собой зачаток главного побега растения.

ФИЗИОЛОГИЯ СЕМЕНИ И ЕГО ПРОРАСТАНИЕ

Рост семени обычно заканчивается незадолго до завершения его полного физиологического развития. Несколько позднее прекращается приток питательных веществ и снижается активность растительных гормонов (фитогормонов). По мере того как снижается активность гормонов и ферментов до минимума (5—10%), падает влажность семян. Покровы семени претерпевают существенные изменения: их ткани частично отмирают, уплотняются и нередко одревеснеют. Такие зрелые семена способны переносить неблагоприятные условия среды и могут длительно сохранять (иногда до нескольких десятков лет) способность прорастать и давать жизнь новому растению. Состояние, в котором находятся такие зрелые семена, получило название *физиологического покоя семян*[1]. В этом состоянии происходят метаболические процессы, дыхание, иногда «дозревание» зародыша, но способность к набуханию при поступлении влаги и прорастанию часто заторможена.

Степень глубины физиологического покоя и его длительность неодинаковы. Семена выводятся из состояния покоя различным образом. Часть семян, особенно однолетних растений, легко набухает и прорастает уже под влиянием увлажнения (часто при этом требуется хотя бы кратковременное охлаждение). Для прорастания других семян и нормального развития проростка обязательна холодная *стратификация*, т. е. длительное выдерживание их при пониженной температуре, во влажной среде и в условиях хорошей аэрации. Наконец, существует еще одна группа так называемых «твердосемянных» семян (главным образом у бобовых), семенная кожура которых в силу ее структурных особенностей водонепроницаема. Такие семена прорастают только после *скарификации* — искусственного нарушения целостности кожуры с помощью надцарапывания, перетирания с песком, ошпаривания кипятком и т. п. В природе такие семена набухают и прорастают обычно под влиянием резкой смены температурных режимов, способствующих нарушению целостности оболочки.

Прорастанием семян называют их переход от состояния покоя к вегетативному росту зародыша и формирующегося из него проростка. Прорастание начинается при оптимальном для каждого вида сочетании влажности и температуры среды, при свободном доступе кислорода.

Прорастание семян сопровождается сложными биохимическими и анатомо-физиологическими процессами. При поступлении воды в семенах резко усиливается процесс дыхания, активизируются ферменты, запасные вещества переходят в легкоусвояемую, подвижную форму, образуются полирибосомы и начинается синтез белка и других веществ. Рост зародыша обычно начинается с прорыва покровов удлиняющимися зародышевым корнем и гипокотилем в области микропилярного следа. После появления корня почечка развивается в побег, на котором развертываются настоящие листья (рис. 149). Иногда семядоли выносятся гипокотилем над поверхностью земли, зеленеют и выполняют функцию фотосинтезирующих органов проростка *(надземное прорастание)*. В иных случаях они не освобождаются от покровов семени, остаются в земле и служат источником питания развивающегося проростка *(подземное прорастание)*.

В практике сельского хозяйства прорастание семян характеризуется *всхожестью*, т. е. процентом семян, давших нормальные проростки в оптимальных для них условиях за определенный срок. Для полевых культур этот срок равен 6—10 суткам, для древесных — 10—60.

[1] Это сложное физиологическое состояние, понятие которого здесь предельно упрощено.

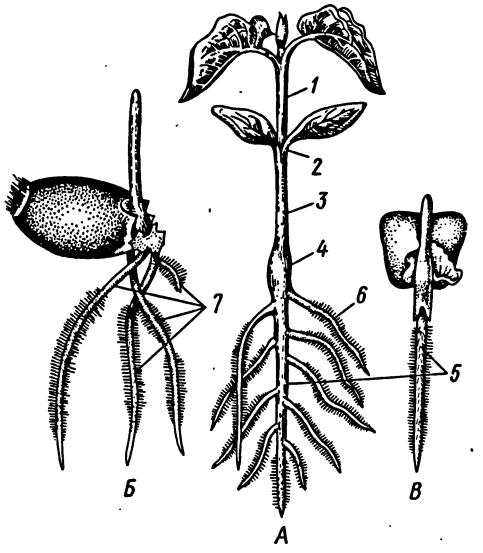


Рис. 149. Строение проростков. *А* – фасоли (надземное прорастание): *Б* – пшеницы (подземное прорастание); *В* – кукурузы:
1 – растущий эпикотиль (первое междоузлие главного побега), *2* – узел семядолей, *3* – растущий гипокотиль, *4* – корневая шейка, *5* – главный корень, *6* – боковые корни, *7* – придаточные корни

РАСПРОСТРАНЕНИЕ ПЛОДОВ И СЕМЯН

В начале XX в. шведский ботаник Р. Сернандер дал любым частям семенных растений, с помощью которых они способны расселяться, общее название диаспор (от греч. «диаспейро» – рассеиваю). В качестве диаспор могут выступать семена, плоды, соплодия, части вегетативного тела и даже целые растения. Плоды и семена, несомненно, относятся к важнейшему типу диаспор.

Существуют два основных типа распространения диаспор. Один – без содействия каких-либо внешних агентов, путем механизмов, выработанных в процессе эволюции самим растением, другой – с помощью различных внешних факторов – ветра, воды, животных, человека и т. д. Первый тип получил название автохории (от греч. «аутос» – сам, ««хорео» – иду, распространяюсь), второй – аллохории (от греч. «аллос» – другой).

Растения соответственно называются *автохорами* и *аллохорами*.Плоды и семена автохоров рассеиваются сравнительно недалеко от материнского растения, обычно не больше нескольких метров от него. Группа автохорных растений разделяется на механохоры и барохоры. Плоды многих механохоров вскрываются по гнездам или створкам, причем семена из них высыпаются. Так обстоит дело у фиалки трехцветной *(Viola tricolor)*, видов тюльпана *(Tulipa)* и др. Некоторые механохоры активно разбрасывают семена благодаря специальным приспособлениям в плодах, в основе которых повышенное осмотическое давление клеток механической ткани или, напротив, клеток основной ткани. Наиболее обычные растения такого рода – недотрога обыкновенная *(Impatiens noli-tangere)*, экбалиум пружинистый, или бешеный огурец *(Ecballium elaterium)*. На небольшие расстояния могут перемещаться плоды некоторых видов клевера вследствие изменения упругости зубцов чашечки при перемене влажности воздуха и почвы.

К *барохорам* относятся растения, обладающие главным образом тяжелыми плодами и семенами. К ним можно отнести желуди дуба *(Quercus)*, плоды грецкого ореха *(Juglans regia)*, семена конского каштана *(Aesculus hyppocastanum)*. При падении диаспоры этих растений оказываются обычно под кроной материнского растения.К группе автохоров относятся также геокарпные растения (от греч. «ге» – земля). У геокарпных видов плоды в процессе развития внедряются в почву и там созревают. Наиболее известный из них арахис подземноплодный, или земляной орех *(Arachis hypogaea)*.

Существуют четыре основных способа аллохории. Это *анемохория* (от греч. «анемос» – ветер), *зоохория* («зоон» – животное), *гидрохория* («гидор» – вода) и *антропохория* («антропос» – человек). Наиболее обширна группа растений-анемохоров. Единицы расселения, т. е. диаспоры, у анемохоров переносятся движением воздуха. Для невскрывающихся плодов анемохоров характерны разнообразные летательные приспособления: летучки, крылатки и т. д. Классический пример растений, имеющих плоды-летучки,– одуванчик *(Taraxacum officinale)*. Его плоды способны перелетать по воздуху на значительные расстояния. Крылатые плоды ясеня обыкновенного *(Fra-*

xinus excelsior) и тропического бобового — птерокарпуса индийского *(Pterocarpus indica)*, оторвавшись от материнского растения, могут планировать на несколько десятков метров.Крылом, возникшим из прицветника и несущим целое соплодие, обладают виды липы *(Tilia)*.

Иногда анемохорами бывают не только растения со специально приспособленными для этого плодами, но и растения с различными летательными выростами у семян. При этом плоды обязательно вскрываются, высыпающиеся семена подхватываются ветром и разносятся. Общеизвестен тополевый «пух», который представляет не что иное, как снабженные волосками-летучками семена разных видов тополя *(Populus)*, разлетающиеся из вскрывшихся плодов-коробочек.

Плоды и семена, не имеющие специальных приспособлений для переноса воздухом, тем не менее могут разноситься на далекие расстояния путем перемещения ветром всего материнского растения, точнее, его надземной части. Речь идет об особой экологической группе растений, носящих название *перекати-поле*. Эти растения, относящиеся к разным, подчас далеким по систематическому положению семействам, подсыхая, отрываются и кочуют в виде своеобразных клубков, рассеивающих семена из вскрывшихся плодов, подчас далеко от места их первоначального произрастания. К растениям типа перекати-поле относятся многие наши обитатели степей — качим развесистый, или метельчатый *(Gypsophila paniculata,* сем. гвоздичные*)*, солянка холмовая *(Salsola collina*, сем. маревые*)* и др.

У гидрохоров плоды, распространяющиеся с помощью воды, снабжены плотным малопроницаемым для воды эндокарпием, волокнистым легким мезокарпием, а также воздухоносными полостями, поддерживающими плод на плаву. Хорошо известны тропические гидрохоры — кокосовая пальма *(Cocos nucifera)*и энтада фасолевидная *(Entada phaseoloides)*. Их плоды могут переноситься морскими и океаническими течениями на тысячи километров. Так, А. И. Толмачев нашел остатки плодов энтады близ островов Новая Земля, куда заходит последняя ветвь Гольфстрима. Плоды пресноводных гидрохоров нередко снабжены плавательными поясками из опробковевших клеток и плотной кожурой. Большинство растений, растущих вдоль берегов прудов, озер и каналов, относятся к этой экологической группе (частуха подорожниковая — *Alisma plantago-aquatica*, вех ядовитый — *Cicuta virosa* и т. д.).

Разнообразны способы распространения плодов и семян с помощью животных и птиц. Есть плоды, прикрепляющиеся к шерсти и ногам животных с помощью различных прицепок, крючков, шипов, а также клейкой поверхности или железистого опущения — экзозоохория. Многие плоды и семена расселяются эндозоохорно, поедаемые животными, птицами и насекомыми, разносящими семена на значительные расстояния. Классические зоохоры — виды лопуха *(Arctium)*, чьи соплодия, обладающие очень цепкими листочками обвертки, легко переносятся шерстью животных. К лапам животных с помощью липкой поверхности прикрепляются плоды линнеи северной *(Linnaea borealis)*. Обычный эндозоохор наших северных хвойных лесов — толокнянка. Особую группу среди зоохоров составляют растения-мирмекохоры, плоды и семена которых имеют мясистые сладкие придатки и разносятся муравьями.

Антропохория среди растений тесно связана с деятельностью человека (распространение с помощью землеобрабатывающих механизмов, транспорта, домашних животных и т. п.). В частности, антропохорами являются все сорные растения.

ИСПОЛЬЗОВАНИЕ ПЛОДОВ И СЕМЯН

Плоды и семена широко используются человеком для практических целей, в растениеводстве, земледелии, как продукты питания, в технике и медицине. Это связано с тем, что в них в большом количестве накапливаются различные запасные вещества — углеводы, белки и жиры, а также витамины. Кроме того, во многих плодах концентрируются вто-

ричные метаболиты, например алкалоиды, терпеноиды, фенольные соединения. Это делает их особенно важными для медицины и фармацевтической промышленности. Особенно ценны плоды культивируемых растений, значительно более продуктивных, чем их дикорастущие сородичи. Семена и плоды – основной посевной материал.

Некоторые плоды и семена применяют для изготовления бытовых украшений (бус, ожерелий, четок), а также предметов одежды (пуговицы), посуды (чашки, ложки) и игрушек. В одном из музеев Гаваны (Куба) хранится зажигалка, корпус которой сделан из семени энтады фасолевидной.

Многие плоды и семена, оказавшиеся погребенными в отложениях осадочных пород, характеризуют флору и растительность прошлых геологических эпох и используются для их реконструкции. Плоды и семена растений, найденные археологами при раскопках, служат основой для воссоздания особенностей ушедших в прошлое человеческих цивилизаций.

Глава XV

ОБЗОР ОТДЕЛА ПОКРЫТОСЕМЕННЫХ, ИЛИ ЦВЕТКОВЫХ – MAGNOLIOPHYTA, ИЛИ ANGIOSPERMAE

В отделе покрытосеменных 2 класса, 12 подклассов, 533 семейства, около 13000 родов и, вероятно, не менее 250000 видов (рис. 150). Возможные филогенетические отношения между главнейшими таксонами покрытосеменных показаны на рис. 150.

КЛАСС ДВУДОЛЬНЫЕ, ИЛИ МАГНОЛИОПСИДЫ – MAGNOLIOPSIDA, ИЛИ DICOTYLEDONES

Класс двудольные состоит из 8 подклассов, 429 семейств, около 10000 родов и не менее 190000 видов.

ПОДКЛАСС МАГНОЛИИДЫ – MAGNOLIIDAE

Подкласс включает группу относительно наиболее архаичных порядков цветковых растений. Современные магнолииды – остатки некогда весьма обширной и процветавшей группы примитивных цветковых растений. Считается, что вымершие магнолииды дали начало прочим ветвям покрытосеменных.

Магнолииды – большей частью древесные растения. Цветки их обычно обоеполые, часто спиральные или гемициклические. Гинецей чаще апокарпный. Встречаются бессосудистые формы.

ПОРЯДОК МАГНОЛИЕВЫЕ – MAGNOLIALES

Порядок объединяет 3 наиболее архаичных семейства цветковых растений. Из них наиболее интересно семейство магнолиевые.

Семейство магнолиевые – Magnoliaceae

Семейство насчитывает 12 родов и около 230 видов, из которых лишь один вид рода магнолия *(Magnolia)* (рис. 151) – магнолия обратнояйцевидная *(M. obovata)* – естественно произрастает в СССР на острове Кунашир (Курильские о-ва). Ареал магнолиевых разорван на ряд изолированных частей, что указывает на древность семейства. Основная масса видов сосредоточена в субтропических областях северного полушария. Представители магнолиевых довольно обычны в горных лесах, особенно в мшистых лесах среднегорий. Жителям стран умеренного климата известен уже упоминавшийся довольно большой род магнолия, один вид которого магнолия крупноцветковая *(M. grandiflora)* довольно широко распространен в СССР в культуре в Закавказье и в Крыму. Кроме магнолий иногда культивируется американский вид тюльпанного дерева *(Liriodendron tulipifera)*.

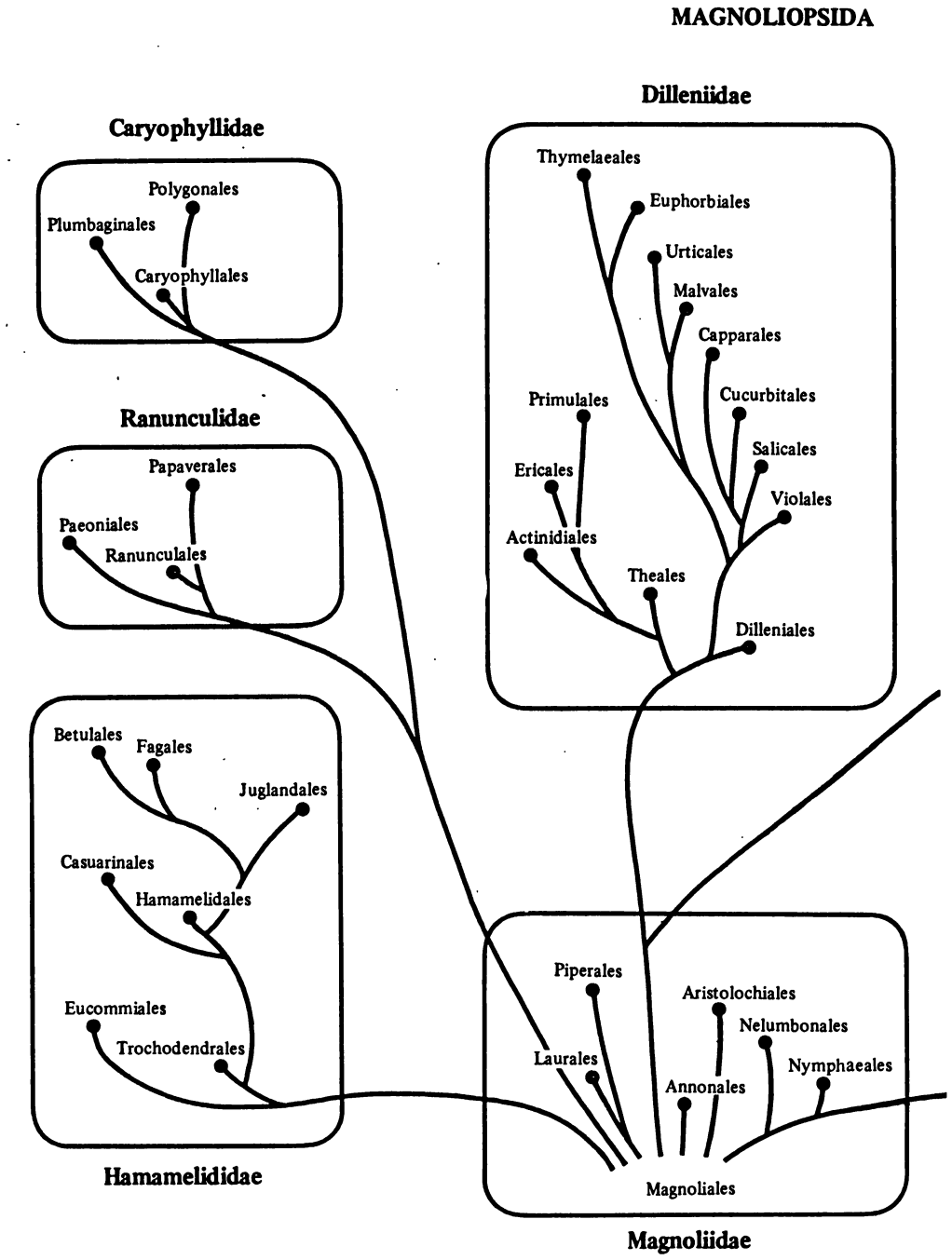
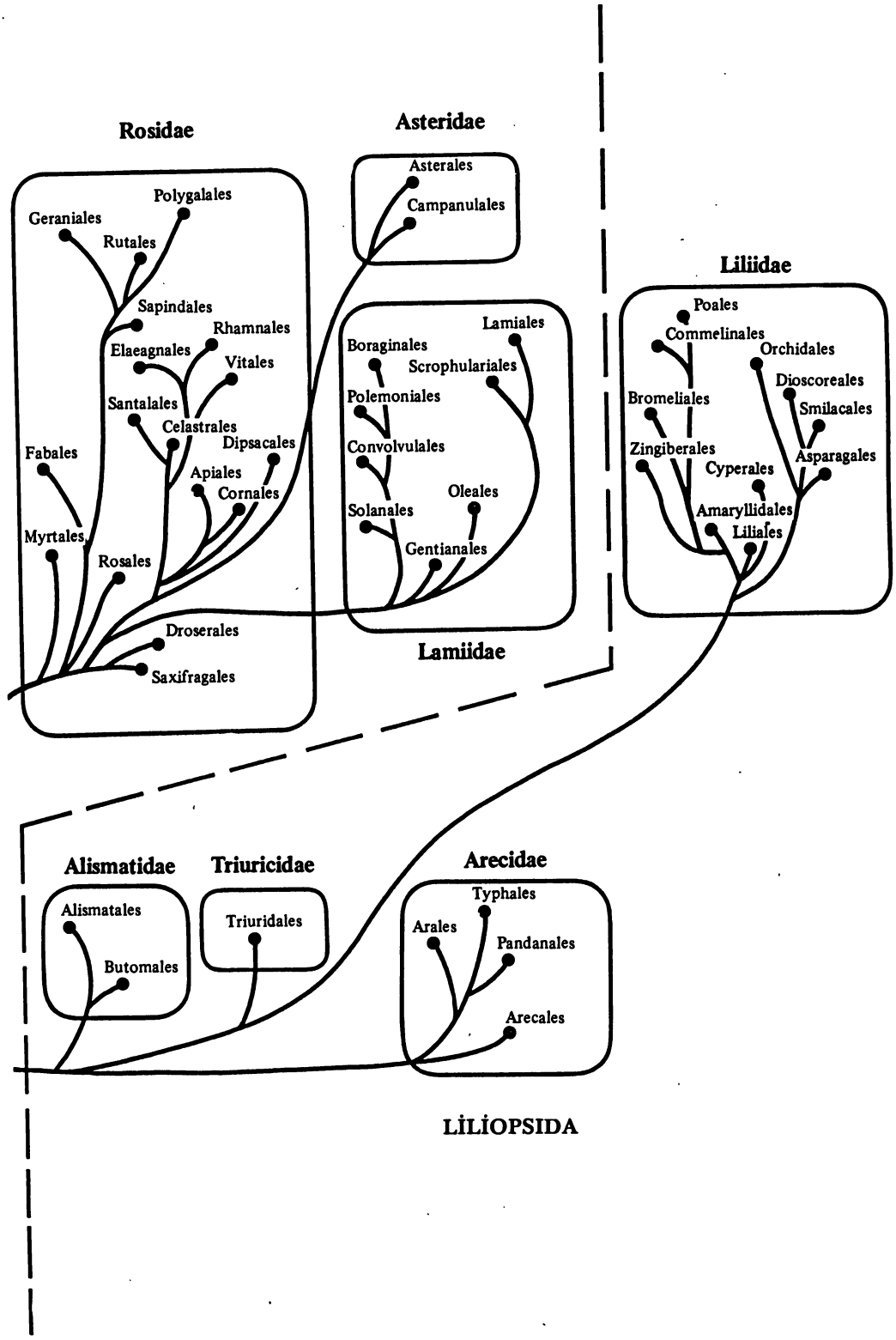


Рис. 150. Филема покрытосеменных (Magnoliophyta) по А. Л. Тахтаджяну (1987)


Rosidae
Asteridae
Liliidae
Asterales
Campanulales
Polygalales
Geraniales
Rutales
Sapindales
Rhamnales
Elaeagnales
Vitales
Santalales
Celastrales
Dipsacales
Fabales
Apiales
Cornales
Myrtales
Rosales
Droserales
Saxifragales
Lamiales
Boraginales
Scrophulariales
Polemoniales
Convolvulales
Oleales
Solanales
Gentianales
Lamiidae
Poales
Commelinales
Orchidales
Dioscoreales
Bromeliales
Smilacales
Zingiberales
Asparagales
Cyperales
Amaryllidales
Liliales
Alismatidae
Triuricidae
Arecidae
Alismatales
Triuridales
Typhales
Arales
Pandanales
Butomales
Arecales
LİLİOPSIDA

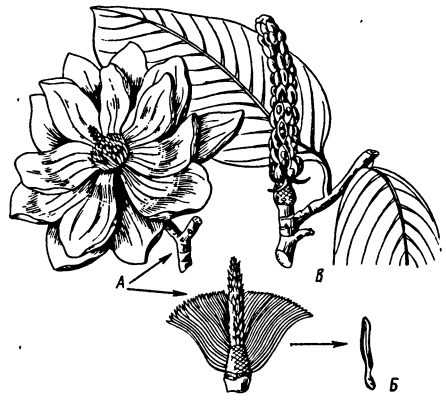


Рис. 151. Магнолиевые. Магнолия кемпбелла (*Magnolia campbellii*). *А* – цветок (общий вид и без околоцветника); *Б* – тычинка; *В* – побег с плодом-многолистовкой

Магнолиевые – вечнозеленые или листопадные деревья, реже кустарники с простыми очередными листьями. Прилистники большие, охватывающие стебель, но рано опадающие. Цветки правильные, обычно обоеполые, часто довольно крупные, одиночные, расположенные на концах ветвей или в пазухах листьев, с прицветниками. Околоцветник 3–6-членный, простой, в двух или более кругах. Члены околоцветника свободные, более или менее сходные, но у некоторых видов магнолий члены внешнего круга меньших размеров, зеленые и напоминают чашелистики. Тычинки многочисленные, свободные, расположены спирально. Гинецей почти всегда апокарпный, состоящий из многочисленных, также спирально расположенных плодолистиков. Число семязачатков в каждом плодолистике варьирует от 14 до 2 (последнее обычнее). Все части цветка находятся на коническом цветоложе (рис. 151)

Пример формулы цветка:

культивируемый гибридный вид – магнолия Суланжа (М.× [1] *Soulangeana*) – ⚹ ♀♂ $P_9A_\infty G_{\underline{\infty}}$.

Плоды магнолиевых апокарпные, чаще всего шишковидные многолистовки, реже (у тюльпанного дерева) многоорешки. Семена обычно в числе двух, покрытые мясистой семенной кожурой (саркотестой). Маленький зародыш окружен обильным эндоспермом.

У магнолиевых найдены алкалоиды, сесквитерпеновые лактоны, лигнаны и эфирные масла.

Многие виды ценятся в садоводстве из-за высоких декоративных качеств. В СССР они чаще всего культивируются в Крыму, на Кавказе и в Средней Азии. Некоторые виды магнолий используются в парфюмерии; настойка листьев магнолии крупноцветковой изредка применяется в научной медицине как гипотензивное средство.

ПОРЯДОК БАДЬЯНОВЫЕ— ILLICIALES

Небольшой порядок, объединяющий два семейства: бадьяновые (Illiciaceae) и лимонниковые (Schisandraceae). Представители обоих семейств обитают почти исключительно в Юго-Восточной и Восточной Азии и восточной части Северной Америки. Некоторые виды, относящиеся к этому порядку, имеют практическое значение. Бадьян настоящий, или звездчатый анис (*Illicium verum*), из семейства бадьяновых – невысокое деревце или кустарник из Южного Китая, плоды которого – многолистовки – употребляются в медицине и кулинарии. В них содержится ароматичное летучее эфирное масло, по составу аналогичное маслу плодов аниса обыкновенного – травянистого растения из семейства зонтичных.

Семейство лимонниковых объединяет 2 рода и 45 видов древесных лиан, почти целиком обитающих в Восточной и Юго-Восточной Азии. Один вид – лимонник китайский (*Schisandra chinensis*) – на севере своего ареала достигает долины Амура и Южного Сахалина. Характерная особенность лимонников – своеобразное удлинение цветоложа (растение бывает как однодомным, так и двудомным). Цветоложе после цветения сильно вытягивается и к моменту созревания плода приобретает вид гроздевидной кисти, на которой сидят ягодообразные одно-, двусемянные ярко-красные плодики – сочные листовки. Кора имеет лимонный запах, а семена специфический

[1] Значок × перед видовым эпитетом указывает на гибридное происхождение вида.

вкус. Помимо эфирного масла, в них содержатся лигнаны, обусловливающие тонизирующее действие плодов, препарат из которых используется в научной медицине.

ПОРЯДОК ЛАВРОВЫЕ – LAURALES

Порядок родствен магнолиевым, но по особенностям строения цветка более эволюционно продвинут. Сюда относят 11 семейств, обитающих почти исключительно в тропиках и субтропиках. Некоторые представители порядка по своим морфологическим признакам очень архаичны и лишены сосудов. Наибольшее практическое значение имеет семейство лавровых.

Семейство лавровые – Lauraceae

Семейство насчитывает 40 родов и до 2500 видов. В СССР естественно произрастает на Кавказе только один вид – лавр благородный *(Laurus nobilis)*. Наиболее известны роды коричник *(Cinnamomum)*, объединяющий 250–300 видов вечнозеленых ароматических деревьев и кустарников, и лавр (2 вида).

Лавровые – преимущественно вечнозеленые деревья и кустарники, обитатели влажных тропических и субтропических лесов, редко – бесхлорофилльные лазящие паразитные растения. Листья представителей семейства простые, очередные или супротивные, без прилистников, часто плотные, кожистые, нередко с просвечивающими точками – вместилищами эфирного масла. Цветки актиноморфные, раздельнополые или обоеполые, относительно мелкие, как правило, в цимоидных соцветиях. Простой околоцветник и андроцей обычно трехчленные. Листочки околоцветника свободные, в двух кругах, зеленоватые или желтоватые. Тычинки также свободные, в трех или четырех кругах, при основании нитей прирастающие к листочкам околоцветника; некоторые из них (а в женских цветках все) редуцированы до стаминодиев. Пыльники вскрываются очень характерно откидывающимися клапанами. Гинецей псевдомонокарпный или ценокарпный, завязь верхняя, трех- или чаще одногнездная,



Рис. 152. Лавровые. Лавр благородный (*Laurus nobilis*). *А* – плодоносящий побег; *Б* – побег с тычиночными цветками; *В* – пестичный цветок (продольный срез); *Г* – тычиночный цветок (продольный срез); *Д* – диаграмма цветка

семязачаток один. Столбик один, простой, заканчивающийся небольшим головчатым рыльцем.

Плоды – псевдомонокарпии или ценокарпии: костянки или ягоды. Семена без эндосперма, с прямым зародышем.

В листьях представителей лавровых найдены эфирные масла, в плодах обычны жирные масла. Встречаются алкалоиды. Лавровые – хозяйственно важное семейство. Кора коричника цейлонского *(Cinnamomum zeylanicum)* используется как пряность под названием корицы, а коричник камфорный *(C. camphora)* служит источником натуральной камфоры. Богаты жирным маслом плоды (морфологически это ягоды) авокадо *(Persea americana)* – растения, происходящего из Центральной Америки. Это важный продукт питания в тропиках. Листья лавра благородного *(Laurus nobilis)* – пряность и приправа к пище (рис. 152).

ПОРЯДОК ПЕРЦЕВЫЕ – PIPERALES

Порядок, объединяющий два семейства, родствен предыдущим порядкам, но морфологически его представители весьма специализированы. В частности, виды семейства перцевых (Piperaceae) не имеют

околоцветника, а число тычинок уменьшено до двух и даже до одной. Перцевые — большое (до 3000 видов), по преимуществу тропическое семейство, ряд представителей которого имеет практическое значение. Наиболее известен перец черный (*Piper nigrum*) — лазящий кустарник, широко культивируемый в тропических странах, плоды которого — популярная пряность. Листья и плоды перца бетеля (*P. betle*) употребляются жителями тропических стран для изготовления жвачки. Дурманящий безалкогольный напиток кава, или ава, изготовляют на островах Тихого океана из корней и листьев полинезийского вида *Piper methysticum*. Некоторые виды рода пеперомия (*Peperomia*) культивируют в комнатах как декоративные растения.

ПОРЯДОК НИМФЕЙНЫЕ — NYMPHAEALES

Порядок объединяет 3 семейства. Многие представители порядка — популярные аквариумные растения, в частности кабомба из семейства кабомбовых (Cabombaceae). Наиболее широко распространено семейство нимфейных.



Рис. 153. Кувшинковые. Кувшинка белая (*Nymphaea alba*). *А* — корневище с листьями; *Б* — цветок; *В* — цветок с удаленным околоцветником (продольный срез); *Г* — тычинки; *Д* — гинецей (тычинки удалены); *Е* — завязь (поперечный срез); *Ж* — диаграмма цветка

СЕМЕЙСТВО НИМФЕЙНЫЕ, ИЛИ КУВШИНКОВЫЕ — NYMPHAEACEAE

В семействе 6 родов и около 75 видов водных растений. В СССР естественно произрастают 11 видов, представляющие 4 рода. Некоторые виды, подобно кувшинке белой (*Nymphaea alba*), встречаются в нашей стране исключительно широко. Они хорошо известны и дают наглядное представление об облике растений семейства нимфейных. Помимо рода кувшинка, который насчитывает примерно 40 видов, распространенных по всему миру, назовем еще род кубышка (*Nuphar*) с желтыми цветками, называемыми иногда «желтыми водяными лилиями», и амазонский род виктория (*Victoria*) с огромными (до 2 м в диаметре) плавающими листьями его представителей. Нимфейные встречаются по мелководным проточным водоемам всего мира и ведут водный образ жизни (гидрофиты). Как правило, это многолетние корневищные бессосудистые травы. От корневищ отходят многочисленные листья и придаточные корни. Почти у всех кувшинковых имеются как надводные плавающие с широкой пластинкой листья, так и подводные — пленчатые нежные прозрачные, более узкие листья. Поверхность плавающих листьев не смачивается главным образом благодаря покрывающему их восковому налету.

Цветки нимфейных одиночные, сидящие на длинной цветоножке, часто довольно крупные. Они актиноморфные, обоеполые, с двойным околоцветником, часть членов которого, как и тычинки, расположена спирально. Чашечка состоит из 5 или 4 окрашенных или зеленоватых чашелистиков, лепестки венчика обычно многочисленные, белые или разнообразно окрашенные. Тычинки также обычно многочисленные, нити их иногда расширенные и у части кувшинковых постепенно переходят в лепестки.

Гинецей ценокарпный, из неопределенного числа плодолистиков, образующих верхнюю (кубышка) или полунижнюю (кувшинка) завязь. Рыльца обычно сидячие, с радиально расходящимися лучами (рис. 153).

Пример формулы цветка:

кувшинка чисто-белая (*N. candida*) — * ♀ $Ca_4Co_\infty A_\infty G_{(\infty)-}$.

Плод ценокарпный: невскрывающаяся коробочка, или сухая ягода, содержащая многочисленные мелкие семена. Семена с небольшим зародышем, окруженным эндоспермом и периспермом. Они обычно одеты слизью, что способствует их распространению водоплавающими птицами.

Перекрестное опыление чаще всего осуществляется жуками, но иногда, например у кубышки, возможно и ветроопыление.

В исследованных видах нимфейных найдены алкалоиды. Несомненно кормовое значение кувшинковых для водоплавающей дичи и ряда охотничье-промысловых животных. Многие крупноцветковые виды украшают оранжереи ботанических садов. Египетский лотос (*Nymphaea lotus*) связан с верованиями древних египтян. Корневища кубышки желтой (*N. luteum*) используются для получения медицинских препаратов, применяемых как бактерицидное и противозачаточное средство.

ПОДКЛАСС РАНУНКУЛИДЫ — RANUNCULIDAE

Небольшой подкласс, объединяющий всего 3 порядка и 13 семейств. Ранункулиды близки магнолиидам, но более продвинуты. Среди них преобладают травы и нет бессосудистых форм.

ПОРЯДОК ЛЮТИКОВЫЕ — RANUNCULALES

Главнейший порядок, к которому относится 8 из 13 семейств подкласса. Семейства барбарисовые и лютиковые — наиболее хозяйственно ценные для жителей стран умеренного климата, они будут специально охарактеризованы. Из прочих семейств упомянем луносемянниковые (Menispermaceae), чьи представители, обычно вьющиеся кустарники, обитают почти исключительно в тропиках. В СССР один вид — луносемянник даурский (*Menispermum dahuricum*) — встречается на Дальнем Востоке, редко — в южной Сибири. Многие виды луносемянниковых содержат алкалоиды, в частности желтый алкалоид берберин, а также алкалоиды, обладающие курареподобным действием.

Семейство барбарисовые — Berberidaceae

Семейство включает 14 родов и около 650 видов. В СССР естественно произрастают 35 видов, относящихся к 8 родам. Один из представителей семейства — барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*) — колючий, средней величины кустарник, осенью покрывающийся гроздьями продолговатых красных плодов, довольно хорошо известен жителям нашей страны. Помимо обширного рода барбарис с его 500 видами, упомянем еще род подофилл (*Podophyllum*), который объединяет 10 видов многолетних корневищных, преимущественно восточноазиатских трав.

Подавляющее большинство барбарисовых распространено в умеренной и субтропической областях северного полушария, где они обитают главным образом в негустых лесах или образуют заросли кустарников в среднегорьях. Барбарисовые — кустарники или многолетние травы с простыми или сложными листьями, часто покрытые колючками листового происхождения. Их актиноморфные обоеполые цветки собраны в цимоидные соцветия, реже одиночные. Околоцветник двойной, циклический. Чашелистиков и лепестков по 6, образующих четыре 3-членных круга. Каждый лепесток при основании несет пару крупных ярко-оранжевых нектарников. Тычинок (у видов барбариса) 6, в двух кругах. Гинецей псевдомонокарпный, обычно состоит из единственного развивающегося плодолистика. Завязь верхняя, рыльце расширенное, почти сидячее. В каждом плодолистике 2 или несколько семязачатков.

Пример формулы цветка:

барбарис обыкновенный — * ♀ Ca_{3+3} $Co_{3+3}A_{3+3}G_{(1)}$ (рис. 154).

Плод барбарисовых псевдомонокарпий: чаще специализированная ягода

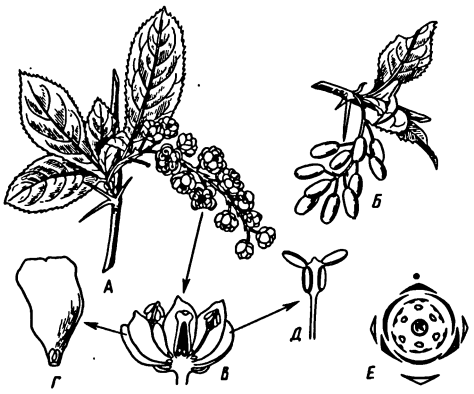
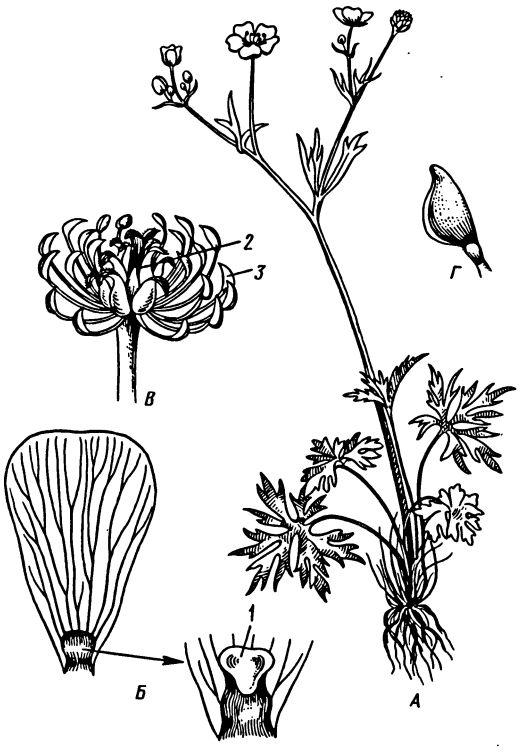


Рис. 154. Барбарисовые. Барбарис обыкновенный (*Berberis vulgaris*). *А — Б* — репродуктивные побеги; *В* — цветок (продольный срез); *Г* — лепесток с нектарником; *Д* — тычинка; *Е* — диаграмма цветка



Рпс. 155. Лютиковые. Лютик едкий (*Ranunculus acris*). *А* — общий вид; *Б* — лепесток; *В* — цветок с удаленным околоцветником; *Г* — отдельный плодик (орешек):

1 — нектарная ямка в основании лепестка, *2* — гинецей, *3* — андроцей

(барбарис, подофилл), реже коробочка с бумажистым перикарпием (род леонтика). Семена с маленьким зародышем и обильным эндоспермом. Перекрестное опыление осуществляется главным образом насекомыми, реже наблюдается самоопыление. Сочные яркие (красные или черные) плоды барбариса охотно поедают животные, способствуя таким образом распространению его семян (эндозоохория). Пузыревидно вздутые легкие плоды леонтики, легко обламываясь, распространяются ветром. Большинство барбарисовых содержит разнообразные алкалоиды. Особенно обычен желтоокрашенный алкалоид берберин, присутствие которого — характерный систематический признак.

Некоторые барбарисовые — декоративные кустарники, используемые в посадках. Из корней барбариса обыкновенного получают алкалоид берберин, имеющий медицинское значение. Нашли применение в медицинской практике также корневище и корни подофилла щитковидного (*P. peltatum*), препараты которого обладают противоопухолевой активностью.

Семейство лютиковые — Ranunculaceae

В семействе насчитывается около 50 родов и свыше 2000 видов. В СССР встречаются более 500 видов, относящиеся к 44 родам.

Лютиковые хорошо известны жителям стран умеренного климата. Достаточно напомнить лютик едкий, называемый нередко «куриной слепотой» (*Ranunculus acris*, рис. 155), или раннецветущий чистяк весенний (*Ficaria verna*). Лютиковые занимают различные местообитания, но чаще это луговые или лесные растения. Распространено семейство очень широко, но центр видового многообразия находится в умеренной и холодной зоне северного полушария.

Большинство лютиковых — многолетние травы, хотя известны также однолетники и полукустарники. Листья представителей этого семейства простые, нередко пальчато- или перисторассеченные, очередные, иногда супротивные, чаще без прилистников.

Цветки в цимоидных, иногда в бо-

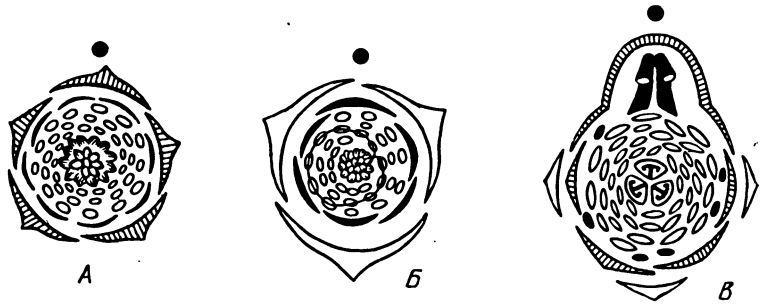


Рис. 156. Лютиковые. Диаграммы цветков. *А* — адонис весенний (*Adonis vernalis*); *Б* — ветреница дубравная (*Anemone nemorosa*); *В* — аконит (*Aconitum napellus*)

триоидных соцветиях, обоеполые, актиноморфные, исключая роды живокость *(Delphinium)*, консолида *(Consolida)* и борец *(Aconitum)*, у видов которых цветки резко зигоморфные (рис. 156). Околоцветник двойной, реже простой (калужница — *Caltha*, ветреница — *Anemone* и т. д.). Чашечка чаще состоит из 5 чашелистиков, реже из 3—9, в последнем случае число их варьирует. Число лепестков обычно равно 5, реже их больше. Иногда чашечка (роды *Aconitum, Delphinium, Consolida,* рис. 157), крупная, яркоокрашенная, а лепестки венчика частью редуцированы, частью превращены в стаминодии. Яркоокрашенная чашечка привлекает насекомых-опылителей. При основании лепестков часто имеются нектарники в виде особой ямки. Иногда лепестки превращены в стаминодии. Тычинок всегда много; они располагаются спирально. Гинецей апокарпный, обычно состоит из неопределенного числа пестиков, спирально располагающихся на коническом цветоложе. Иногда гинецей монокарпный (воронец — *Actaea*, клопогон — *Cimicifuga*). Семязачатков много, несколько или один.

Примеры формул цветков:

лютик ползучий (*Ranunculus repens*) — $* ♂ Ca_5Co_5A_\infty\underline{G_\infty}$; чистяк весенний — $* ♀ Ca_3Co_{8-12}A_\infty\underline{G_\infty}$; борец *(Aconitum napellus)* — $\uparrow ♂ Ca_5Co_{6+2\ \text{нектарника}}\ A_\infty G_3$, (рис. 156, *в*); калужница болотная *(Caltha palustris)* — $* ♂ P_5A_\infty\underline{G_\infty}$.

Плод лютиковых апокарпный (многолистовка или многоорешек), реже монокарпий — сухая (клопогон) или сочная (воронец) однолистовка.

Большинство лютиковых опыляется насекомыми, которых привлекает выделяемый нектар либо обильная пыльца. Виды василистников *(Thalictrum)* — ветроопыляемые растения.

Плоды, точнее отдельные плодики, лютиковых могут переноситься ветром или цепляясь за шкурку и шерсть животных (эпизоохория). Иногда плоды лютиков поедают птицы и распространяют семена



Рис. 157. Лютиковые. Консолида полевая (сокирки) (*Consolida regalis*). *А* — репродуктивный побег; *Б* — цветок; *В* — плоды (однолистовки)

вместе с экскрементами (эндозоохория), в которых семена не теряют всхожесть.

Лютиковые богаты веществами вторичного метаболизма. В них найдены дитерпеновые и изохинолиновые алкалоиды, сердечные гликозиды, цианогликозиды, флавоноиды и т. д. Подавляющее большинство лютиковых — ядовитые растения, особенно ядовиты некоторые среднеазиатские виды борцов (аконитов). Ценным лекарственным растением является горицвет весенний (адонис) *(Adonis vernalis)*, рис. 156, *А*. В медицине до самого последнего времени использовались также клопогон даурский *(Cimicifuga dahurica)* и василистник вонючий *(Thalictrum foetidum)*. Среди лютиковых много красивоцветущих растений, культивируемых в открытом грунте (акониты, живокости, чернушка).

ПОРЯДОК МАКОВЫЕ – PAPAVERALES

К порядку относят три близких семейства: маковые (s. str.)[1], дымянковые (Fumariaceae) и гипекойные (Hypecoaceae), нередко объединяемые в одно семейство (маковые — s. l.). В узком понимании дымянковые и гипекойные отличаются от маковых прежде всего меньшим числом тычинок (4 или 6). Гипекойные и прежде всего род гипекоум *(Hypecoum)* богаты алкалоидами, что делает их перспективными в отношении медицинского использования. Роды дымянковых — хохлатка *(Corydalis)* и дицентра *(Dicentra)* весьма декоративны («разбитое сердце» — *D. spectabilis*).

Семейство маковые — Papaveraceae (s. str.)

В семействе 26 родов и около 250 преимущественно травянистых, содержащих латекс (млечный сок), видов. В СССР естественно произрастает или широко культивируется 91 вид, относящийся к 6 родам. Некоторые представители маковых, в частности обычный, на юге европейской части СССР — однолетний сорняк огородов и посевов мак самосейка *(Papaver rhoeas)* и многолетник с желтым латексом чистотел большой *(Chelidonium majus)* — хорошо известны и дают достаточно полное представление об облике большинства маковых.

Маковые довольно обычны в Евразии и Северной Америке, но редки или отсутствуют в Африке, Австралии и Южной Америке.

Листья маковых простые, очередные, без прилистников, часто более или менее рассеченные. Желтый, белый или бесцветный латекс содержится в хорошо развитой системе секреторных каналов или млечников. Цветки актиноморфные, обоеполые, часто крупные и яркие, одиночные на верхушках побегов или в верхушечных соцветиях разного типа. Околоцветник двойной. Чашечка из двух членов, опадающих при раскрывании цветка. Лепестков 4 или 5, располагающихся в двух кругах. Тычинки многочисленные, в нескольких кругах, свободные. Гинецей ценокарпный, образованный двумя — многими срастающимися плодолистиками, завязь верхняя, семязачатки многочисленные. Рыльце крупное, лопастное, число лопастей соответствует числу плодолистиков.

Пример формулы цветка:

мак самосейка — $\ast \, ♂ \, Ca_2Co_{2+2}A_{\infty}G_{(\infty)}$.

Плод — ценокарпий: коробочка различной формы, вскрывающаяся створками или порами в верхней ее части. Семена многочисленные, довольно мелкие, с маленьким зародышем и обильным масляни стым эндоспермом. Подавляющее большинство маковых — насекомоопыляемые растения. Чаще всего насекомых привлекает обильная пыльца, реже нектар. Анемофильны виды родов бокконии *(Bocconia)* и маклеи *(Macleaya)*. Маковые содержат изохинолиновые алкалоиды.

Практически наиболее важен мак снотворный *(Papaver somniferum)* — источник получения алкалоидов морфина, кодеина, которые широко применяются в медицине. Ныне в связи с распространением наркомании культура мака снотворного в СССР прекращена. В качестве нового источника ценных алкалоидов предложен

[1] s. str и s. l. — sensu stricto и sensu lato — соответственно в узком и широком понимании. Сокращения используют при различном толковании объема таксонов.

мак прицветниковый *(P. bracteatum)*, растущий на Северном Кавказе. С лекарственной целью используют также чистотел большой *(Chelidonium majus)*, маклею мелкоплодную *(M. microcarpa)*, маклею сердцевидную *(M. cordata)* и мачок желтый *(Glaucium flavum)*. Эшшольцию калифорнийскую *(Eschscholzia californica)* и мак ложно-восточный *(P. pseudoorientalis)* нередко культивируют как декоративные растения.

ПОРЯДОК ПИОНОВЫЕ – PAEONIALES

Порядок включает единственное семейство пионовые (Paeoniaceae) с одним родом пион (Paeonia), известным по нескольким широко культивируемым декоративным видам. Настойка корней травянистого многолетника пиона отклоненного *(P. anomala)* используется в медицине как успокаивающее средство.

ПОДКЛАСС КАРИОФИЛЛИДЫ — CARYOPHYLLIDAE

Кариофиллиды произошли от каких-то древних ранункулид. Большинство представителей этого подкласса приспособлено к произрастанию в условиях аридного (засушливого) климата и наиболее характерно для флоры полупустынь и пустынь. Однако имеется немало высокогорных и лесных видов, особенно среди семейства гвоздичных. Преобладают главным образом травы и кустарнички. Цветки большей частью обоеполые, реже раздельнополые. Семена с согнутым или прямым зародышем.

К подклассу относятся 19 семейств, распределяемых в 3 порядка.

ПОРЯДОК ГВОЗДИЧНЫЕ — CARYOPHYLLALES

Порядок объединяет 17 семейств. Наиболее известны семейства кактусовые (Cactaceae), амарантовые (Amaranthaceae) и гвоздичные (Caryophyllaceae).

Кактусовые – стеблевые суккуленты, лишенные развитых листьев, но несущие колючки, являющиеся видоизменениями почечных чешуй. Родина кактусовых – Южная и Центральная Америка. Многие кактусовые культивируются любителями в качестве декоративных растений. Ряд видов содержит галлюциногенные алкалоиды и может найти применение в медицине.

Амарантовые – преимущественно травянистые растения, среди них много злостных сорняков. Медицинское значение имеют тропические виды рода эрва *(Aerva)*, сырье которых вывозится из Цейлона под названием «Pol-pola». Индейцы Перу разводили один из видов рода амарант *(Amaranthus)* в качестве зерновой культуры. Гомфрена шаровидная *(Gomphrena globosa)* и целозия гребенчатая, или «петушиные гребешки» *(Celosia cristata)*, – декоративные растения.

Большинство представителей порядка синтезирует красно окрашенные или желтоокрашенные пигменты, получившие общее название беталаинов.

Семейство гвоздичные — Caryophyllaceae

Большое семейство, в котором насчитывается примерно 80 родов и 2000 видов. В СССР естественно произрастает 835 видов, относящихся к 54 родам. Представителей гвоздичных можно встретить на всех континентах земного шара, в самых различных местообитаниях. Некоторые виды звездчатки *(Stellaria)* и ясколки *(Cerastium)* стали почти космополитными сорняками. Наибольшее многообразие видов наблюдается в Средиземноморье.

Гвоздичные – многолетние или однолетние травы с супротивными, редко очередными, простыми, цельными и большей частью цельнокрайними листьями, иногда снабженными чешуевидными прилистниками, но чаще без них (рис. 158).

Цветки правильные, обоеполые, редко раздельнополые, собранные в тирсы различного типа, в основе которых всегда лежат цимоидные дихазиальные парциальные соцветия. Околоцветник двойной. Чашечка – из 4–5 срастающихся, редко свободных чашелистиков. Иногда ее основание охватывают плотно прилегающие прицветники (род гвоздика – *Dianthus*). Лепестки в числе 4–5 свободные, редко полностью отсутствуют. Часто

они дифференцированы на отгиб (верхняя расширенная часть) и ноготок (нижняя суженная часть) и иногда, начиная от верхушки, более или менее глубоко надрезаны. На границе отгиба и ноготка часто заметны лепестковидные выросты, образующие привенчик. Тычинки обычно свободные или реже прирастающие к чашелистикам, в двух кругах по 5, либо 4 или 5 в одном круге. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2—5 плодолистиков. Завязь верхняя, одногнездная, со свободной центральной плацентой, к которой прикреплены многочисленные семязачатки. Свободные столбики в том же числе, что и плодолистики.

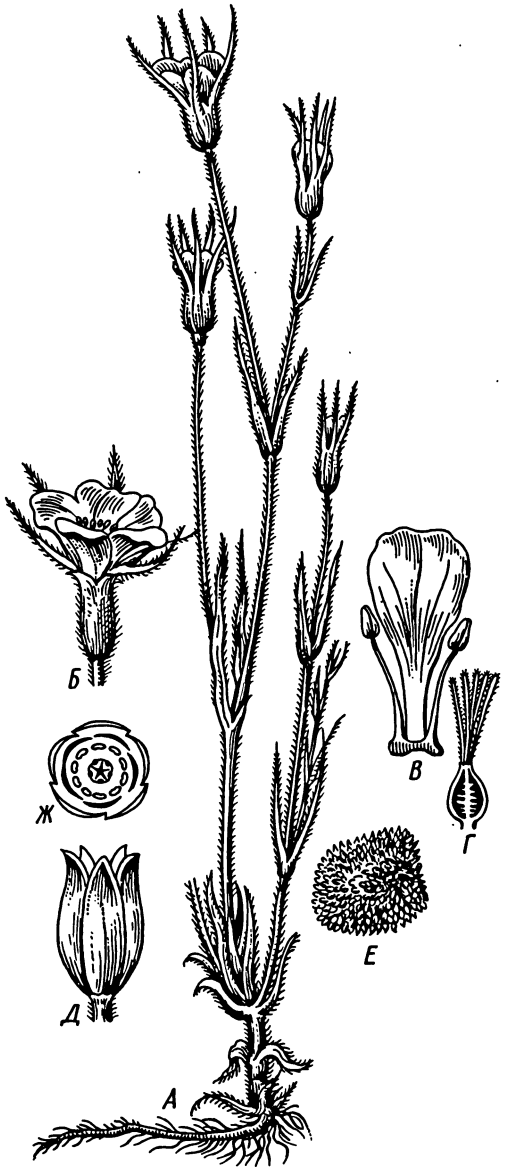


Рис. 158. Гвоздичные. Куколь (*Agrostemma githago*). *А* — цветущее растение; *Б* — цветок; *В* — лепесток и две тычинки; *Г* — пестик (продольный срез); *Д* — раскрывающаяся коробочка; *Е* — семя; *Ж* — диаграмма цветка

Пример формулы цветка:

гвоздика пышная *(D. superbus)* — $* ♀ Ca_{(5)}Co_5A_{5+5}G_{(2)}$.

Плод — ценокарпий: коробочка, вскрывающаяся на верхушке зубчиками; семена обычно многочисленные, мелкие, с согнутым вокруг перисперма зародышем. Эндосперма обычно нет.

Цветки гвоздичных перекрестно опыляются преимущественно летающими насекомыми. Часто опылителями бывают дневные или ночные бабочки. Перекрестному опылению способствует протандрия. Известны случаи самоопыления. Плоды и семена разносятся ветром (анемохория) или рассеиваются при переносе целых растений типа «перекати-поле». Иногда семена, снабженные мясистым присемянником, растаскиваются муравьями (мирмекохория).

Гвоздичные богаты сапонинами (вещества, при встряхивании с водой образующие стойкую пену), используемыми в медицине и для технических нужд. Из сапониносодержащих растений наиболее важны «туркестанский мыльный корень» (виды родов *Acanthophyllum* и *Allochrusa*) и широко культивируемая мыльнянка лекарственная *(Saponaria officinalis)*, дающая «красный мыльный корень».

Среди гвоздичных довольно много известных декоративных растений. В конце XVIII в. в европейские сады проникла гвоздика китайская *(D. chinensis)*. Многочисленные махровые сорта, выращиваемые на срезку, были получены от многолетней гвоздики садовой, или голландской *(D. caryophyllus)*.

Семейство маревые — Chenopodiaceae

В семействе насчитывается несколько более 100 родов и около 1500 видов. В СССР около 410 видов маревых, относящихся к 58 родам. Представители семейства распространены довольно широко, встречаются на всех континентах, но предпочитают аридные, т. е. засушливые, местообитания и приспособлены, как правило, к повышенному содержанию солей в почве. Среди маревых довольно много злостных и трудно искоренимых сорняков-космополитов (виды родов марь – *Chenopodium* и лебеда – *Atriplex*) (рис. 159).

Типичные представители семейства – травы, редко кустарники (виды солянок – *Salsola*) или даже небольшие своеобразного вида деревья среднеазиатских пустынь (саксаул – *Haloxylon*). Листья у них простые, очередные, без прилистников, нередко покрытые беловатым налетом, образованным звездчатыми волосками, или особого типа солевыми железками. Иногда листья становятся мясистыми, превращаются в колючки или редуцируются, и тогда фотосинтез осуществляется стеблями.

Цветки относительно мелкие, невзрачные, актиноморфные, обоеполые или раздельнополые, чаще всего собраны в разного рода тирсы. Лепестки и чашелистики более или менее подобны друг другу, в силу чего околоцветник нередко кажется простым. Число листочков околоцветника варьирует от 2 до 5 или они полностью редуцированы. Тычинки свободные, их число обычно равно числу долей околоцветника. Гинецей псевдомонокарпный, сросшийся из 2–4 плодолистиков. Завязь верхняя, редко полунижняя (свекла – *Beta vulgaris*), одногнездная, несущая 2–4 более или менее сросшихся столбика. Семязачаток один, базальный, т. е. прикрепленный к основанию гнезда завязи.

Пример формулы цветка:

шпинат огородный *(Spinacia oleracea)*: мужской – ♂ $P_4A_4G_0$; женский – ♀ P_0 $A_0G_{(1)}$.

Плод – псевдомонокарпий: небольшой орех (в тех случаях, когда перикарпий твердеющий, склерифицированный) или семянка (когда перикарпий более или менее кожистый). Семена морфологически часто подобны семенам гвоздичных.



Рис. 159. Маревые. Марь белая (*Chenopodium album*). *А* – общий вид; *Б* – обоеполый цветок; *В* – тычиночный цветок; *Г* – отдельный лист

Для маревых характерна анемофилия, но изредка встречаются и насекомоопыляемые виды. Плоды маревых чаще всего распространяются с помощью ветра (анемохория), чему способствуют крыловидные придатки различной формы. Цепляющиеся и сочные плоды разносятся животными и птицами (различные формы зоохории). В исследованных видах маревых найдены алкалоиды, флавоноиды и летучие эфирные масла.

Большое пищевое значение имеет свекла *(Beta vulgaris)*, широко культивируемая в СССР, США, Иране и некоторых других странах ради корнеплодов, содержащих у некоторых сортов до 25% сахарозы. Высоковитаминным овощем является шпинат огородный, съедобны листья некоторых видов лебеды и мари. Лекарственным растением в некоторых странах считается марь амброзиевидная *(Ch. ambrosioides* var. *anthelminticum)*, из травы которой получают так называемое хеноподиевое масло, обладающее противоглистной активностью. В СССР для получения ряда лекарственных и инсектицидных препаратов использовали солянку Рихтера *(Salsola richteri)* и анабазис безлистный *(Anabasis aphylla)*.

ПОРЯДОК ГРЕЧИШНЫЕ – POLYGONALES

К порядку относится единственное семейство – гречишные.

СЕМЕЙСТВО ГРЕЧИШНЫЕ – POLYGONACEAE

В семействе около 30 родов и 800 видов, широко распространенных в северном полушарии (Евразия, Северная и Центральная Америка), а также в Австралии. В СССР 11 родов и около 310 видов.

Представление об облике основной массы гречишных дают хорошо известные травянистые многолетники – щавель обыкновенный, или кислый *(Rumex acetosa)*, и щавель конский *(R. confertus)*.

В умеренной климатической зоне гречишные – главным образом многолетние или однолетние травы, но в тропиках обычны также кустарники, лианы и деревья. Листья у представителей семейства простые, как правило очередные. Характерная черта семейства – наличие в узлах стеблей раструбов – прилистников, сросшихся между собой и охватывающих основания междоузлий.

Цветки гречишных правильные, обычно обоеполые, реже однополые (у двудомных щавелей), в ботриоидных или цимоидных соцветиях, реже одиночные в пазухах листьев. Околоцветник простой, белый, зеленоватый или розоватый, листочков 3–6, нередко видоизменяющихся и остающихся при плодах. Тычинки в числе 6–9, свободные, располагающиеся в два круга. Гинецей псевдомонокарпный; единственное гнездо верхней завязи образовано 2–4 срастающимися плодолистиками, но семязачаток один – базальный. В соответствии с числом плодолистиков два – четыре свободных рыльца.

Пример формулы цветка:

горец почечуйный *(Polygonum persicaria)* – $\ast\ \varphi\ P_5A_6G_{2-3}$, или (1)

Плод – псевдомонокарпий: чаще трехгранный небольшой орех или семянка, содержащий единственное семя. Семена с согнутым или прямым зародышем, окруженным обильным эндоспермом. Среди гречишных встречаются как анемофильные (ревени, горцы), так и энтомофильные (гречиха) роды. Иногда, например у гречихи, в качестве приспособления к перекрестному опылению развивается разностолбчатость (гетеростилия). Плоды распространяются ветром, чему способствуют различного рода выросты и крылья. Реже известны эндозоохория, когда сочные плоды поедаются (тропическое дерево кокколоба – *Coccoloba*), экзозоохория – плоды разносятся с грязью, прилипающей к ногам животных, и мирмекохория – распространяются муравьями.

Семейство богато представителями, содержащими антоциановые пигменты и другие флавоноиды. Во многих видах найдены производные хинонов. Беталаины отсутствуют.

Некоторые гречишные имеют важное хозяйственное значение. В СССР и ряде

других стран широко культивируется гречиха для получения крупы и как превосходный медонос (рис. 160). В качестве овощного растения используются листья обыкновенного щавеля и мясистые черешки ревеня огородного *(Rheum rhaponticum)*.

Трава нескольких видов горцев *(Polygonum)* применяется в отечественной медицине как кровоостанавливающее средство. Ценнейшим лекарственным средством научной медицины (слабительное) является ревень тангутский, или китайский *(Rheum palmatum* var. *tanguticum)*, культивируемый с этой целью в ряде стран мира.

ПОДКЛАСС ГАМАМЕЛИДИДЫ — HAMAMELIDIDAE

Гамамелидиды — крупная ветвь развития двудольных, объединяющая 14 порядков и не менее 22 семейств. Гамамелидиды произошли от древнейших магнолиид и специализировались преимущественно как ветроопыляемые растения. Архаичные формы еще имеют околоцветник и обоеполые цветки, но специализированные представители подкласса обычно лишены околоцветника и их цветки нередко раздельнополы. Здесь будут рассмотрены лишь наиболее обычные для нашей страны представители гамамелидид, относящиеся к порядку буковых. Из других гамамелидид назовем небольшое дерево — эвкоммию вязолистную *(Eucommia ulmoides)* из одноименного, монотипного семейства. Это растение, родина которого Китай, содержит в коре значительные количества технически важного продукта — гуттаперчи. Виды платанов *(Platanus)* из семейства платановых — подлинное украшение парков многих городов Европы.

ПОРЯДОК БУКОВЫЕ – FAGALES

Порядок объединяет два близких семейства — буковые и березовые.

Семейство буковые — Fagaceae

Буковые включают около 950 видов, относящихся к 8 родам. В СССР известны 27 естественно произрастающих



Рис. 160. Гречишные. Гречиха посевная (*Fagopyrum esculentum*). *А* — репродуктивный побег; *Б* — цветок; *В* — цветок в разрезе; *Д* — тычинки; *Г* — пестик; *Е*, *Ж* — плод на продольном и поперечном срезах

и культивируемых видов из 3 родов. Представление о внешнем облике буковых дает известное дерево широколиственных лесов — дуб обыкновенный *(Quercus robur)*. Распространены буковые главным образом в умеренной зоне северного полушария и лишь немногие таксоны обитают южнее экватора. В ряде типов леса буковые являются доминантами.

Большинство видов — мощные листопадные или вечнозеленые деревья, иногда достигающие 35—40 м высоты, с толстыми стволами и твердой древесиной. Лишь относительно небольшая часть представителей семейства — кустарники. Листья простые, очередные, с рано опадающими прилистниками. Цветки раздельнополые, собранные в сережковидные или колосовидные тирсы, где парциальными соцветиями являются дихазии, редуцированные иногда до одного цветка. Дихазии женских цветков нередко окружены особой обверткой — плюской. Околоцветник простой, невзрачный, число его долей варьирует от 4 до 7. Тычинки в мужских цветках свободные; число их обычно в два раза превышает число долей околоцветника. Завязь редуцирована. Гинецей в женских цветках ценокарпный, сросшийся обычно из 3, реже из 6 или 9 плодолистиков.

Завязь верхняя, чаще трехгнездная с тремя или шестью свободными или сросшимися столбиками, несет в каждом гнезде по два семязачатка, из которых развивается только один.

Пример формул цветков:

бук лесной *(Fagus sylvatica)*: мужской цветок — ✻ ♂ $P_{(4-6)}A_{8-12}G_0$; женский — ✻ ♀ $P_6A_0G_{(3)}$.

Плод псевдомонокарпный: односеменной орех, заключенный полностью или частично в деревенеющую плюску. Такого рода орех нередко называют желудем. Форма плюсок разнообразна. Считается, что плюска — это совокупность сросшихся и видоизмененных стерильных осей части соцветия. Семя крупное, без эндосперма. Часть буковых анемофильна, например дубы, которых известно не менее 450 видов, но существуют и энтомофильные представители. Желуди распространяются ветром, а также водой, но главным образом животными.

Практическое значение буковых весьма велико. Высоко ценится их древесина, а кора ряда видов — источник дубильных веществ. Галлы, наросты, возникающие в результате укусов некоторых насекомых на листьях дуба красильного *(Quercus infectoria)*, — сырье для получения медицинского таннина. Дуб пробковый *(Q. suber)* дает пробку наилучшего качества. Плоды каштана настоящего, или посевного *(Castanea sativa)*, играют значительную роль в питании населения большинства стран Южной Европы.

Семейство березовые — Betulaceae

В семействе 6 родов и немногим больше 150 видов. В СССР произрастает 122 вида, относящихся к 3 родам. Виды березы и ольхи общеизвестны для жителей лесной зоны. Представители семейства — листопадные деревья и кустарники — весьма обычны в северном полушарии, в умеренной зоне образуют так называемые мелколиственные леса. Лишь немногие виды вдоль Анд заходят в Южную Америку.

Листья березовых простые, цельные, с прилистниками. Цветки в сережковидных или шишковидных тирсах, мужские и женские появляются на одних и тех же растениях. Парциальные соцветия в тирсах — сильно редуцированные дихазии из трех, реже двух цветков. Цветки правильные, околоцветник невзрачный, простой, иногда отсутствует, число его долей обычно 4. В мужских цветках чаще всего 2—4 тычинки; женские цветки полностью лишены тычинок. Гинецей ценокарпный, образован двумя срастающимися плодолистиками, в нижней части двугнездный, в верхней — одногнездный. В каждом гнезде имеется по одному анатропному семязачатку. Рыльца длинные, выставляющиеся, нередко ярко окрашенные (приспособление для перенесения низких температур).

Пример формул цветков:

береза пониклая *(Betula pendula)*: мужской — ✻ ♂ $P_{(4)}A_2G_0$; женский — ✻ ♀ $P_0A_0G_{(2)}$.

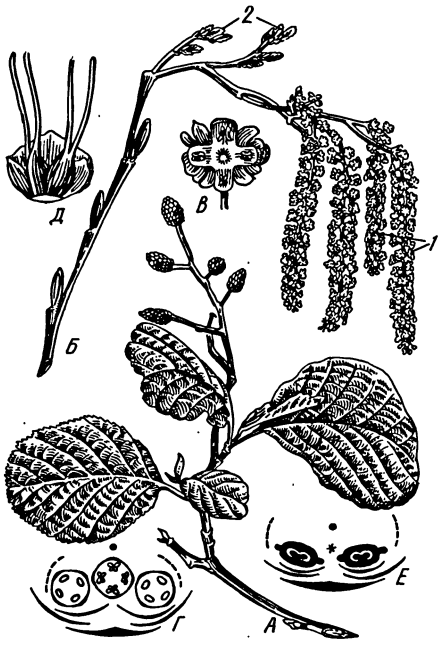


Рис. 161. Березовые. Ольха клейкая, или черная (*Alnus glutinosa*). *А* — побег с соплодиями; *Б* — побег с тычиночными (*1*) и пестичными (*2*) соцветиями; *В* — отдельный тычиночный цветок; *Г* — диаграмма отдельного дихазия из тычиночного соцветия; *Д* — двухцветковый дихазий из пестичного соцветия; *Е* — диаграмма отдельного дихазия из пестичного соцветия (звездочкой обозначен неразвившийся цветок)

Плод псевдомонокарпный: орех, нередко с крыловидными выростами. Семя одно, без эндосперма, с прямым зародышем. Цветение часто очень раннее, нередко до распускания листьев, что способствует анемофилии. Пыльца очень обильна и разносится преимущественно ветром. Семена распространяются ветром (анемохория) или редко животными (зоохория) при поедании плодов (лещина – *Corylus*).

Практическое значение березовых довольно велико. Многие из них дают древесину, используемую в качестве поделочного материала в столярно-мебельном производстве и как популярное, но невысокого качества топливо. Орехи растущего на Кавказе фундука *(Corylus colurna)* и орехи лещины обыкновенной *(C. avellana)* имеют пищевое значение. В медицине используется березовый деготь (получаемый сухой перегонкой древесины), а также почки и листья березы как бактерицидное и желчегонное средства. Применяются соплодия видов ольхи *(Alnus incana* и *A. glutinosa)*, содержащие дубильные вещества (рис. 161).

ПОДКЛАСС ДИЛЛЕНИИДЫ — DILLENIIDAE

Диллениды – один из наиболее крупных подклассов цветковых растений. Архаичные представители подкласса сходны с магнолиидами и происходят от них, но многие семейства очень специализированы и по особенностям цветка резко отличаются от магнолиид. К подклассу относится 31 порядок и 95 семейств.

ПОРЯДОК ЧАЙНЫЕ – THEALES

Порядок объединяет 13 преимущественно тропических семейств.

Семейство чайные – Theaceae

Семейство насчитывает 29 родов и около 1100 видов тропических, реже субтропических деревьев и кустарников. В СССР нет ни одного естественно произрастающего представителя чайных, но чайный куст *(Camellia sinensis,* или *Thea sinensis)* широко культивируется в Закавказье, Краснодарском крае и некоторых районах Средней Азии.

Листья чайных простые, очередные, без прилистников, обычно вечнозеленые. Цветки актиноморфные, обычно довольно крупные, обоеполые, располагающиеся одиночно на концах побегов или в негустых соцветиях. Околоцветник нередко ярко окрашенный, обычно двойной, но чашечка и венчик иногда нечетко отграничены друг от друга. Число долей околоцветника варьирует от 8 до 16. Обычно имеются прицветники, зачастую сходные с чашелистиками. Тычинки многочисленные, свободные или объединенные различными образом. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 3–5 плодолистиков. Завязь верхняя, трех-, пятигнездная. Столбики свободные или сросшиеся.

Пример формулы цветка:

чайный куст – $* ♀ Ca_5Co_5A_\infty G_{(3)}$ (рис. 162).

Плод ценокарпный: коробочка или ягода, нередко с сохраняющимися при основании долями околоцветника и видоизмененными листьями прицветников. Семена, как правило, без эндосперма, с прямым или согнутым зародышем. Чайные – перекрестноопыляемые растения. Опылители – пчелы, осы, мухи, иногда муравьи, жуки. Изученные виды содержат алкалоиды и дубильные вещества. Найдены также сапонины. Ценнейшим среди чайных является чайный куст. Это дерево или крупный кустарник, естественно обитающий в Юго-Восточной Азии и уже несколько тысячелетий тому назад взятый в культуру в Китае, возможно, первоначально в качестве лекарственного растения. В настоящее время лучшие сорта чая, идущие для получения соответствующего напитка, производятся в Индии, Республике Шри Ланка и в Китае. Среди европейских стран к традиционным его потребителям относятся Англия и Советский Союз.

Алкалоид кофеин – лекарственное вещество чая, возбуждающее нервную систему, обычно получают из отходов чайного производства либо синтетически. Ряд чайных (например, несколько видов рода камелия) очень декоративен и высоко ценится.

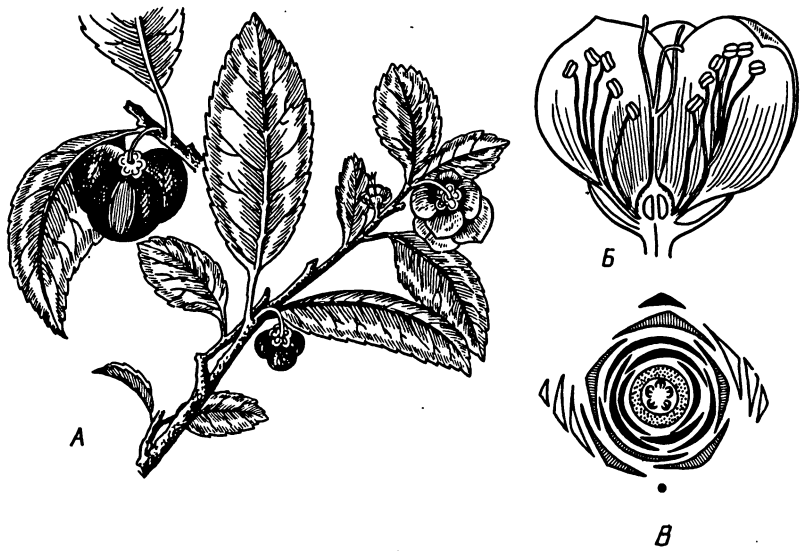


Рис. 162. Чайные. Чайный куст (*Camellia sinensis*). *А* – репродуктивные побеги; *Б* – цветок (продольный срез); *В* – диаграмма цветка

Семейство клюзиевые – Clusiaceae, или Guttiferae[1]

Клюзиевые – довольно большое семейство, объединяющее 40 родов и свыше 1000 видов. Его представители встречаются главным образом в тропиках. Лишь виды двух родов, в том числе виды зверобоя *(Hypericum)*, заходят в страны умеренного климата.

Крупнейший и наиболее известный нам род – зверобой, включает около 400 видов. Он широко распространен преимущественно в странах умеренного климата и в горных поясах тропиков. Другой большой род – гарциния *(Garcinia)*, в котором также насчитывается около 400 видов, встречается только в тропиках. На территории СССР известны 50 представителей семейства.

Большинство клюзиевых – крупные деревья и кустарники и сравнительно немногие – многолетние травы. Листья клюзиевых супротивные, простые, цельные, обычно цельнокрайние, с прилистниками или без них. Цветки у отечественных видов зверобоя обоеполые, в щитковидных или пирамидальных тирсах. Околоцветник 5-членный, двойной, доли его свободные либо чашелистики срастающиеся. Андроцей в основе двукруговой, но нередко наружный круг тычинок отсутствует. Довольно часто тычинки расщепляются и их количество становится большим и неопределенным. У отечественного представителя клюзиевых – зверобоя – многочисленные тычинки срастаются в пучки. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 3–5 плодолистиков, образующих 1–3–5-гнездную верхнюю завязь, содержащую много семязачатков. Столбики обычно свободные, в том же числе, что и плодолистики.

Пример формулы цветка:

зверобой продырявленный *(Hypericum perforatum)* – $\ast\,♀\ Ca_{(5)}Co_5A_{\infty}G_{(3)}$ (рис. 163).

Плод – ценокарпий: чаще всего вскрывающаяся коробочка или ягода, число семян различно. Эндосперм в семенах отсутствует, зародыш прямой, с тонкими семядолями. Цветки опыляются насекомыми. Семена высыпаются из вскрывшихся коробочек или разносятся ветром. У представителей семейства найдены смолы, алкалоиды, ксантоны, антраценпроизводные.

Хозяйственная ценность семейства определяется прежде всего твердой и проч-

[1] Включая семейство зверобойные – Hypericaceae.

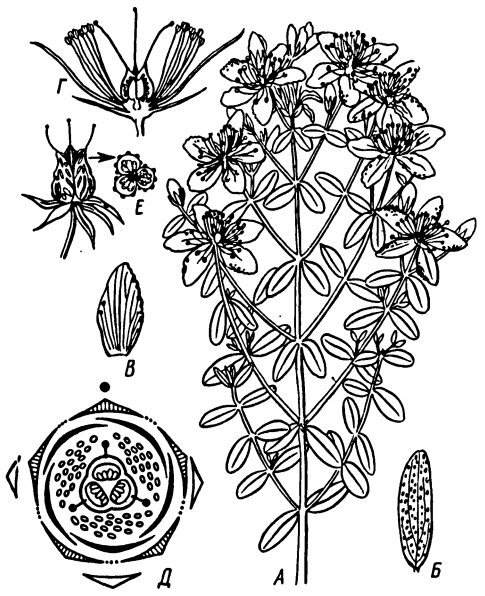


Рис. 163. Клюзиевые. Зверобой продырявленный (*Hypericum perforatum*). *А* – репродуктивный побег; *Б* – лист с железками (показаны точками); *В* – лепесток; *Г* – цветок (продольный срез); *Д* – диаграмма цветка; *Е* – плод коробочка (общий вид и поперечный срез)

ной древесиной, получаемой от многих тропических видов. Очень известен мангустан *(Garcinia mangostana)* – растение, широко культивируемое в Юго-Восточной Азии, дающее плоды, по вкусу напоминающие манго. Лекарственное значение имеют зверобой продырявленный и зверобой крапчатый *(H. maculatum)*. Трава, заготавливаемая от этих видов,– противовоспалительное средство.

ПОРЯДОК ФИАЛКОВЫЕ – VIOLALES

Порядок объединяет 14 главным образом тропических семейств. Часть из них будет подробно охарактеризована. Среди прочих следует упомянуть семейство кариковые, или папайевые (Caricaceae), к которому относится папайя, или «дынное дерево». Это тропическое дерево, родом, по-видимому, из Центральной Америки,– одна из популярнейших культур тропиков. В мякоти плодов, слегка похожих на небольшую дыню, содержится фермент папаин, оказывающий физиологическое действие, подобное желудочному соку.

Семейство страстоцветные — Passifloraceae

Семейство объединяет около 600 видов и примерно 20 родов, представители которых обитают почти исключительно в тропиках и субтропиках. Наиболее известен род пассифлора *(Passiflora)*, около 400 видов которого встречается главным образом в Новом Свете. В СССР естественно виды этого семейства не произрастают, но страстоцвет мясокрасный *(P. incarnata)* довольно широко разводится в субтропиках Закавказья как декоративное и лекарственное растение.

Страстоцветные – лианы с простыми очередными листьями, снабженными рано опадающими прилистниками. В пазухах листьев всегда заметен скрученный усик, соответствующий цветоножке неразвивающегося цветка. Цветки правильные, обоеполые, обычно одиночные, пазушные. Околоцветник двойной, чашелистиков и лепестков по 5, свободных или слегка срастающихся. Цветоложе продолжено в особое образование, имеющее вид колонки, называемое андрогинофором, на верхушке которого прикреплены тычинки и пестик. Тычинок 5; гинецей ценокарпный. Завязь верхняя, одногнездная, образованная тремя плодолистиками. Столбиков 3, свободных. В цветке имеются многочисленные выросты цветоложа, окружающие андрогинофор в виде яркоокрашенной короны, по-видимому, привлекающей насекомых-опылителей.

Пример формулы цветка:

страстоцвет мясокрасный – $* ♀ Ca_{(5)}Co_5 A_5G_{(3)}$.

Плод ценокарпный: чаще всего яркоокрашенная ягода. Страстоцветные опыляются мелкими птицами и насекомыми. Возможно самоопыление. Плоды поедаются различными животными, которые тем самым распространяют семена (эндозоохория). Химически малоизученное семейство; у исследованных видов найдены алкалоиды, флавоноиды и цианогенные гликозиды.

Некоторые страстоцветы разводятся в тропиках из-за своих съедобных плодов *(P. edulis)*. Культивируемый в СССР

страстоцвет мясокрасный содержит алкалоиды. Надземная часть используется в медицине как успокаивающее средство. Многие виды служат декоративным целям *(P. caerulea* и др.*)*.

Семейство фиалковые — Violaceae

Относительно небольшое, но очень широко распространенное семейство, в котором примерно 18 родов и около 900 видов. В СССР обитает 115 видов рода фиалка *(Viola)*. Этот род в целом включает около 400 видов, произрастающих главным образом в Северном полушарии в странах умеренного климата.

Большинство представителей фиалковых — многолетние травы, но в тропиках весьма обычны кустарники и даже деревья. Листья фиалковых простые, очередные, с прилистниками. Цветки обоеполые, в кистях или одиночные, на цветоножках, выходящих из пазух листьев. У видов рода фиалка цветки зигоморфные, у прочих представителей семейства — актиноморфные. Околоцветник двойной, чашелистиков и лепестков 5 свободных. У фиалок один из чашелистиков образует особый вырост, так называемый шпорец, в котором накапливается нектар, выделяемый основаниями двух нижних тычинок. Тычинок 5, различных по длине, свободных или частично объединенных нитями в короткий цилиндр, окружающий гинецей. Гинецей ценокарпный; 3 сросшихся плодолистика образуют верхнюю одногнездную завязь со многими семязачатками. Столбик один.

Пример формулы цветка:

фиалка Ривиниуса *(V. riviniana)* — ↑♀ $Ca_5Co_5A_5G_{(3)}$.

Плод ценокарпный: коробочка, вскрывающаяся тремя створками. Многочисленные мелкие семена с эндоспермом и прямым зародышем. Фиалки — насекомоопыляемые растения; венчики ряда видов имеют характерные метки — штрихи, указывающие на положение нектара. Однако чаще встречается клейстогамия, т. е. самоопыление внутри невскрывшихся цветков (бутонов). Семена разбрасываются в момент раскрывания коробочки. У изученных фиалковых найдены эфирные масла, флавоноиды (в том числе антоцианы) и каротиноиды.

Среди фиалковых относительно немного ценных растений. Во Франции фиалка душистая *(V. odorata)* выращивается для получения эфирного масла, используемого в парфюмерии. Некоторые виды декоративны, в том числе так называемые «анютины глазки» *(V.* × *wittrockiana)*. Фиалки полевая *(V. arvensis)* и трехцветная *(V. tricolor)* находят применение в отечественной медицине.

ПОРЯДОК ТЫКВЕННЫЕ — CUCURBITALES

Включает единственное семейство тыквенные (Cucurbitaceae).

Семейство тыквенные — Cucurbitaceae

Семейство объединяет около 700 видов и примерно 90 родов. В СССР только 29 естественно растущих и культивируемых видов, относящихся к 5 родам. Тыквенные обычны во влажных и умеренно сухих тропиках Азии, Африки и Америки. В странах умеренного климата они представлены весьма ограниченным числом видов, но очень хорошо известны благодаря культуре многочисленных сортов тыквы, огурца, арбуза и т. д.

Чаще всего тыквенные — лазящие растения, но известны и необычайного вида деревья с мясистым, до 2,5 м высотой, стволом. Листья очередные, обычно простые, с пальчатым жилкованием. Супротивно каждому листу от того же узла отходит ветвистый или неветвистый усик побегового происхождения, легко закручивающийся вокруг какой-либо опоры.

Цветки актиноморфные, раздельнополые, растения обычно однодомные, реже двудомные. Околоцветник двойной, пятичленный; чашечка более или менее сростнолистная; венчик сростнолепестный. Андроцей в мужских цветках обычно состоит из 5 тычинок, из которых 4 срастаются попарно нитями. В женских цветках тычинки редуцированы. Гинецей ценокарпный, образован 3 сросшимися плодолистиками. Завязь нижняя, одно-

гнездная, с тремя постенными плацентами. Семязачатки обычно многочисленные. Столбики срастающиеся, но число рылец соответствует числу плодолистиков.

Пример формул цветков:

тыква обыкновенная *(Cucurbita pepo)*: мужской — ✻ ♂ $Ca_{(5)}Co_{(5)}A_{(2)+(2)+1}G_0$; женский — ✻ ♀ $Ca_{(5)}Co_{(5)}A_0G_{(3)}$.

Плод — ценокарпий; у наших тыквенных — это особая разновидность толстостенной ягоды, получившая название тыквины, редко плод — настоящая ягода или коробочка. Тыквенные — насекомоопыляемые растения. Насекомых привлекают нектар и обильная пыльца мужских цветков. Плоды многих тыквенных поедаются животными, которые способствуют таким образом рассеиванию непереваривающихся в кишечнике семян. Широко известен так называемый бешеный огурец *(Ecballium elaterium)* — сорное растение Кавказа и Крыма. Его зрелые плоды даже при легком прикосновении выбрасывают струю клейкой слизи, увлекающей за собой семена.

Многие тыквенные содержат кукурбитацины — вещества тритерпеноидного характера, обладающие разнообразным физиологическим действием. Семейство ценно прежде всего так называемыми бахчевыми видами, плоды которых используют в пищу. Бахчи имеются во многих странах умеренного пояса с продолжительным и жарким летом. В тропиках бахчевые культивируют главным образом в условиях среднегорий. Общая площадь бахчевых культур достигает око-

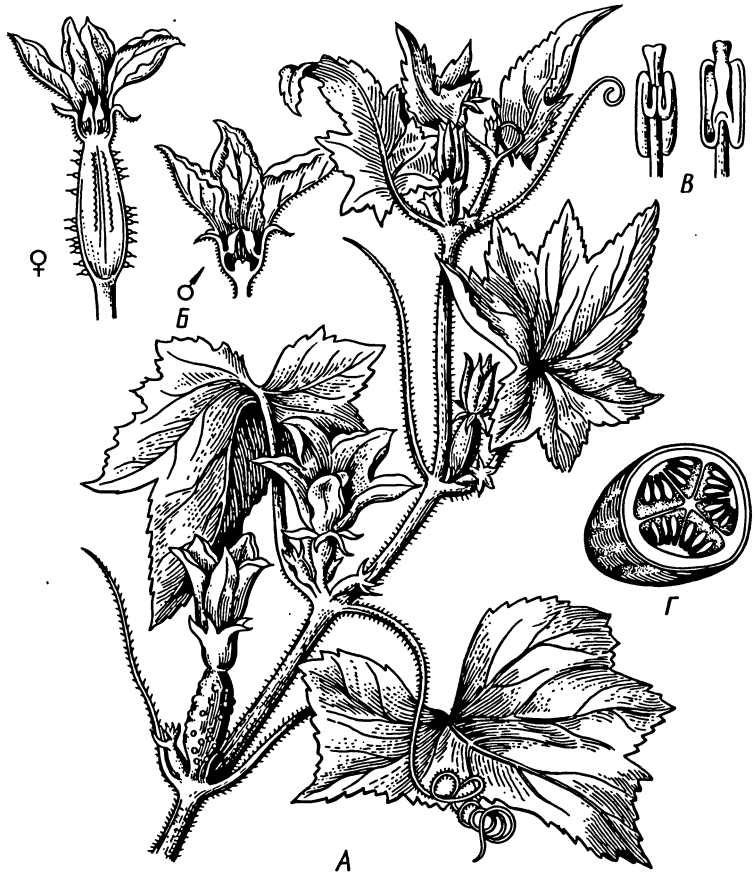


Рис. 164. Тыквенные. Огурец (*Cucumis sativus*). *А* — репродуктивный побег; *Б* — пестичный и тычиночный цветки; *В* — тычинки; *Г* — плод тыквина (поперечный срез)

ло 1,5 млн. га, из которых больше половины приходится на СССР. Из бахчевых на первом месте стоит арбуз *(Citrullus vulgaris)*. Полагают, что родина дикого арбуза – влажные окраины пустыни Калахари. Второе важное бахчевое растение – дыня *(Cucumis melo)*. Дыня – тропическое растение. Введена в культуру, вероятно, в Северной Индии и прилегающих к ней районах Средней Азии и Ирана.

Третьим бахчевым, используемым в пищу, является тыква *(Cucurbita)*. Наиболее известный представитель – тыква обыкновенная *(C. pepo)*, которую возделывают главным образом ради мякоти ее плодов. Родиной этого вида тыквы считается Мексика. Другой вид тыквы, имеющий наиболее крупные плоды *(C. maxima)*, происходит из Перу. Одно из растений семейства тыквенных – люффа *(Luffa cylindrica)* поставляет человечеству своеобразный продукт – растительную губку, являющуюся волокнистым остовом сухого зрелого плода. Главный мировой производитель и экспортер люффы – Япония.

Овощное тыквенное растение – огурец *(Cucumis sativus)* считается выходцем из тропических лесов Индии, но его культура в открытом грунте достигает высоких северных широт. Плоды используются в недозрелом виде (рис. 164).

Семена тыквы применяют в научной медицине как глистогонное средство.

ПОРЯДОК КАПЕРСОВЫЕ – CAPPARALES

Порядок объединяет 4 семейства, из которых наиболее известны крестоцветные. Два семейства – каперсовые (Capparaceae) и резедовые (Resedaceae) знакомы жителям северных стран значительно меньше. Упомянем здесь каперсы колючие *(Capparis spinosa)* – растение, широко распространенное от Судана и Средиземноморья до Средней Азии, Пакистана и Индии. Бутоны этого растения широко используют как приправу жители Кавказа и Средиземноморья. Резедовые более всего известны по ароматичному декоративному растению – резеде душистой *(Reseda odorata)*, широко культивируемому во многих районах нашей страны.

Семейство крестоцветные – Cruciferae, или Brassicaceae

Большое семейство, насчитывающее 380 родов и около 3000 видов. В СССР произрастает 1070 видов, относящихся к 176 родам. Представители семейства встречаются по всему миру, но наибольшее видовое многообразие отмечается в странах умеренного климата северного полушария, главным образом в бассейне Средиземноморья, а также в Юго-Западной и Средней Азии. Представление о довольно своеобразном облике крестоцветных можно составить, вспомнив обычнейший сорняк огородов и залежей – дикую редьку *(Raphanus raphanistrum)* – невысокий однолетник со светло-желтым венчиком. К этому же семейству относятся известные овощные растения – капуста, редька, репа и т. д.

Крестоцветные – преимущественно однолетние и многолетние травы, редко кустарники и кустарнички. Листья обычно очередные, без прилистников, простые, часто сильно рассеченные. Они, как и стебель, нередко покрыты характерными звездчатыми, двуконечными или щитковидными волосками, что может быть использовано для микродиагностики видов.

Правильные обоеполые цветки собраны в ботриоидные соцветия; чаще всего это верхушечная кисть либо ее модификации. Строение цветка у подавляющего большинства крестоцветных сходно. Околоцветник двойной, четырехчленный; чашелистики в двух кругах, свободные, у основания часто вздутые, во вздутиях накапливается нектар; свободные лепестки располагаются крестообразно (отсюда и происходит название семейства).

Тычинок 6, из них 2, более короткие, относятся к наружному кругу, а 4, более длинные, – к внутреннему. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2 плодолистиков. Завязь верхняя, двухгнездная, с многочисленными семязачатками, сидящими на постенных плацентах. Двухгнездность возникает за счет перепончатых выростов плацент, образующих перегородку. Иногда завязь оказывается разделенной еще и поперечно на несколько изолированных друг от друга полостей. Столбик нерезко отграничен от завязи и заканчи-

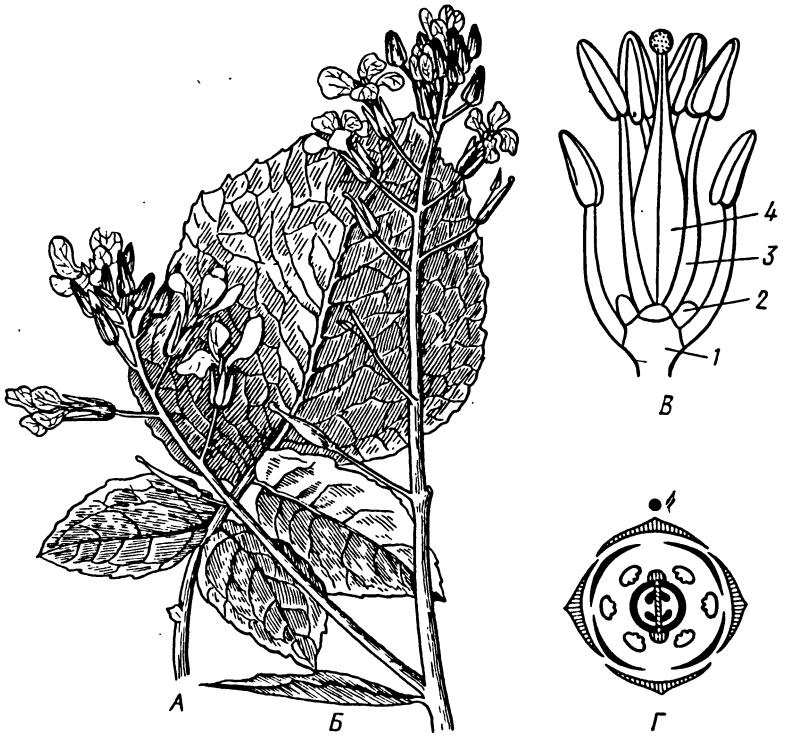


Рис. 165. Крестоцветные. Редька посевная (*Raphanus sativus*). *А* – один из прикорневых листьев; *Б* – репродуктивный побег; *В* – цветок без околоцветника; *Г* – диаграмма цветка:
1 – цветоложе, *2* – нектарник, *3* – тычинка, *4* – пестик

вается головчатым или двухлопастным рыльцем.

Пример формулы цветка:

дикая редька – $\ast\ \varphi\ Ca_{2+2}Co_4A_{2+4}G_{(2)}$.

Плод крестоцветных – ценокарпий: стручок или стручочек. Общий план строения плодов крестоцветных однообразен, но внешний вид существенно варьирует благодаря разного рода выростам и крыльям, которые способствуют их распространению. Полость плода всегда разделена перепончатой перегородкой, а вскрывание осуществляется по швам двумя створками, снизу вверх. Иногда стручки членистые. Семена многочисленные, располагаются в плоде в один или два ряда, не имеют эндосперма. Зародыш согнут, а спермодерма, т. е. семенная кожура, нередко содержит особые слизистые клетки.

Многие члены семейства содержат серосодержащее соединение аллилизотиоцианат, а в особых, так называемых мирозиновых клетках – фермент, необходимый для его гидролиза. Содержание даже небольшого количества аллилизотиоцианата определяет своеобразный вкус многих крестоцветных.

По своему значению для человека крестоцветные уступают лишь злакам, бобовым и пасленовым. Некоторые их представители относятся к числу важнейших овощных культур. Наиболее известное огородное растение – капуста огородная *(Brassica oleracea)*. Окультуренная в Восточном Средиземноморье, по-видимому, на рубеже нашей эры, капуста в виде нескольких групп сортов ныне широко культивируется всеми европейскими народами. В Восточной Азии окультурены местные виды рода *Brassica*, в частности капуста пекинская *(B. pekinensis)*.

Репа *(Brassica rapa)* – двулетнее растение, представляющее собой корнеплодную форму дикой репы, засоряющей

посевы на юге Европы и Западной Азии. Она родственна капусте полевой, или сурепице *(Brassica campestris)*. К кормовым сортам репы относится турнепс. Брюква *(Brassica napus)* – также двулетнее растение. Она считается естественным гибридом сурепицы и турнепса. Эта культура европейского происхождения. Репа, турнепс и брюква дают основную массу корнеплодов в мировом овощеводстве. Ради корнеплодов выращивают разновидности редьки посевной *(Raphanus sativus)* в виде известных культур – редиса и редьки (рис. 165). Родина редьки посевной неизвестна. Утолщенные длинные корневища хрена обыкновенного, или деревенского *(Armoracia rusticana)*, используют в качестве приправы, обладающей фитонцидным действием.

В качестве лекарственного и пищевого растения используется горчица. Горчичный порошок, идущий на изготовление горчичников, и жирное пищевое горчичное масло получают по крайней мере от двух культивируемых видов разных родов: от горчицы сарептской *(Brassica juncea)* и горчицы черной *(Sinapis nigra)*. Желтушник седоватый *(Erysimum canescens)* содержит сердечные гликозиды и используется для приготовления некоторых кардиотонических препаратов.

Ночная фиалка *(Hesperis matronalis)* и левкой седой *(Matthiola incana)* – популярные декоративные растения открытого грунта.

ПОРЯДОК ИВОВЫЕ – SALICALES

Порядок включает единственное семейство ивовых.

Семейство ивовые – Salicaceae

Семейство объединяет 400–420 видов, относящихся к трем родам: тополь (*Populus*, 50–60 видов), ива (*Salix*, 350–370 видов) и чозения (*Chosenia*, 1 вид). В СССР представлены 210 видов ивовых, относящихся ко всем трем родам. Подавляющее большинство ивовых обитает в странах умеренного климата северного полушария. Все ивовые светолюбивы и влаголюбивы, хотя и в разной степени. Они довольно часто образуют пойменные леса вдоль рек и густые заросли кустарников вокруг водоемов и в других местах повышенного увлажнения.

Ивовые – листопадные растения. Тополя – всегда деревья, ивы бывают как деревьями, так и кустарниками, а иногда – в арктической зоне и альпийском поясе – даже полукустарничками *(S. herbacea)*. Листья у ивовых простые, цельные, очередные, с прилистниками. Все ивовые двудомны и имеют раздельнополые цветки (рис. 166).

Соцветия ивовых ботриоидные, сережки, опадающие целиком после цветения или после плодоношения (у женских экземпляров). Цветки ив лишены околоцветника и сидят в пазухах цельных прицветничков. Тополя имеют бокальчатый околоцветник, а прицветники у них в отличие от ив бахромчато-надрезанные. Андроцей у ив из 2–3 свободных тычинок, у тополей – из 6–40. Гинецей ценокарпный, сросшийся у ив из 2, а тополя – из 2–4 плодолистиков. Завязь одногнездная, со многими семязачатками. Столбик очень короткий, завершающийся двумя лопастными, а у тополей еще и окрашенными рыльцами.

Пример формул цветков:

ива козья *(Salix caprea)*: мужской – $\ast\ \sigma\ P_0A_2G_0$; женский – $\ast\ \varphi\ P_0A_0G_{(2)}$.

Плод – ценокарпий: вскрывающаяся по швам коробочка. Семена многочисленные, относительно мелкие, без эндосперма, с прямым маленьким зародышем, снабженные хохолком из тонких волосков.

Тополя – ветроопыляемые растения, у ив опыление осуществляется насекомыми, которых привлекает нектар, выделяемый маленькими нектарниками. Цветение обычно раннее, часто до распускания листьев. Семена разносятся ветром, всхожесть их быстро теряется.

У исследованных представителей ивовых найдены фенольные гликозиды, кроме того, встречаются флавоноиды. В коре содержатся дубильные вещества.

В некоторых местах древесина ивовых используется на топливо. Ивовые прутья – превосходный материал для плетения корзин. Из коры ив изготавливают дубитель для кож, правда, невысокого

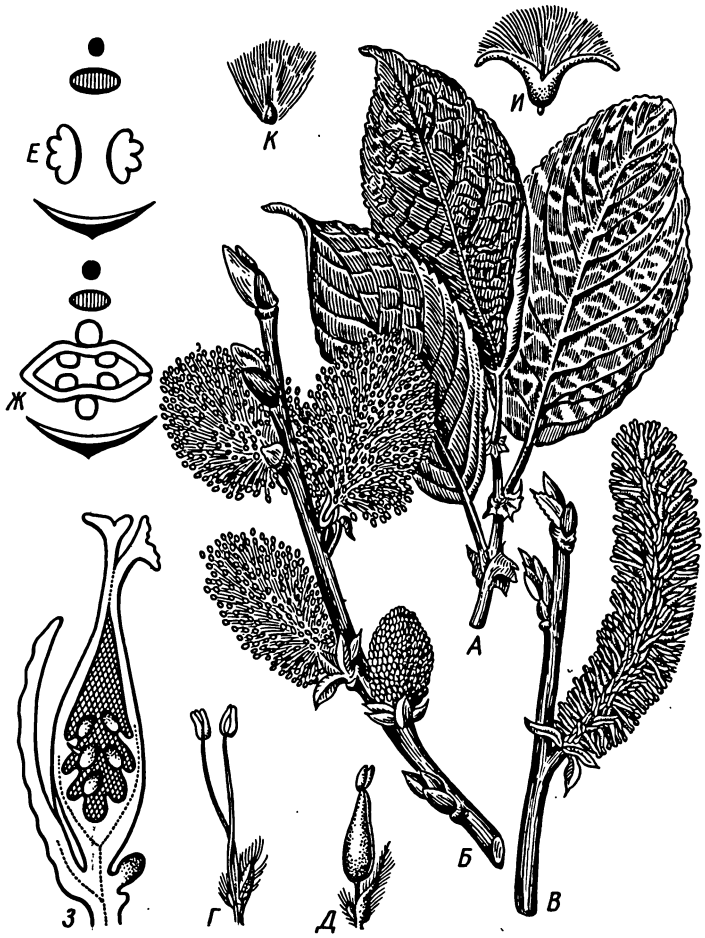


Рис. 166. Ивовые. Ива козья (*Salix caprea*). *А* – олиственный побег; *Б* – побег с тычиночными соцветиями; *В* – побег с пестичным соцветием; *Г* – тычиночный цветок; *Д* – пестичный цветок; *Е* – диаграмма тычиночного цветка; *Ж* – диаграмма пестичного цветка; *З* – пестичный цветок в продольном разрезе; *И* – раскрывшийся плод; *К* – семя

качества. Многие виды тополей – излюбленный объект для озеленения населенных пунктов. Гликозид салицин, получавшийся из ивовых, ранее использовался в медицине как противовоспалительное средство.

ПОРЯДОК ВЕРЕСКОВЫЕ – ERICALES[1]

Объединяет 6–7 семейств, главнейшее и крупнейшее из которых – семейство вересковые (Ericaceae).

[1] Включая семейство брусничные – Vacciniaceae.

Семейство вересковые – Ericaceae[1] (s. l.).

Большое семейство, объединяющее около 3500 видов и 140 родов. В СССР естественно произрастают 66 видов, относящихся к 23 родам. Вересковые принято делить на 3 подсемейства: вересковые (Ericoideae), рододендроновые (Rhododendroideae) и брусничные (Vaccinioideae). Нередко брусничные выделяют в само-

стоятельное семейство. Жителям лесной зоны нашей страны хорошо известны ягодные вечнозеленые или листопадные кустарнички – брусника *(Vaccinium vitis-idaea)*, черника *(V. myrtillus)*, рис. 167, клюква *(Oxycoccus palustris* и *O. microcarpa)*. Декоративные кустарники, виды огромного рода рододендрон *(Rhododendron)*, включающего 1200 видов, часто культивируются в закрытом грунте под названием азалий.

Вересковые распространены очень широко, но почти полностью отсутствуют в пустынных и степных районах Евразии и Австралии. Большинство видов предпочитает кислые почвы и обязательно имеет на корнях микоризу.

Вересковые – вечнозеленые или листопадные кустарники и кустарнички, редко – лазящие растения. Иногда это деревья, достигающие в тропиках 15–20 м высоты. Листья всегда простые, без прилистников, очередные. У некоторых родов – эрика *(Erica)*, вереск *(Calluna)* – они игловидные и продольно скрученные, что рассматривается как приспособление к существованию в засушливых местообитаниях. Подобные листья получили название эрикоидных.



Рис. 167. Вересковые. Черника (*Vaccinium myrtillus*). *А* – репродуктивный побег; *Б* – диаграмма цветка:
1 – цветок на продольном срезе, *2* – тычинка

Соцветия обычно ботриоидные: кисти или зонтики. Цветки обоеполые, обычно правильные, реже слегка неправильные, с двойным околоцветником. Чашечка и венчик пяти- или четырехчленные, чаще всего более или менее срастающиеся, реже – у вереска *(Calluna)* – свободные. В подсемействе рододендроновых венчик опадающий. Тычинки располагаются в два круга и их число в два раза превышает число лепестков. Пыльники имеют на верхушке два характерных рожковидных выроста и вскрываются порами. Иногда пыльца в пыльниках слипается в комки за счет склеивающего вещества висцина (рододендрон). Гинецей ценокарпный, образован 4 или 5 сросшимися плодолистиками. Завязь 4–5-гнездная, верхняя (подсемейства рододендроновых и вересковых) или нижняя (подсемейство брусничных). Плацентация осевая, семязачатков несколько или они многочисленные; столбик один, завершающийся маленьким головчатым рыльцем.

Пример формулы цветка:

черника – $\ast\,♀\ Ca_{(5)}Co_{(5)}A_{5+5}\underline{G}_{(\bar{5})}$.

Плод – ценокарпий: коробочка, вскрывающаяся продольно, или ценокарпная костянка (подсемейства вересковые и рододендроновые), реже ягода (подсемейство брусничные). Семена небольшие, имеющие эндосперм и развитый прямой зародыш. У представителей семейства найдены фенольные и иридоидные гликозиды, тритерпеноиды, флавоноиды. Сапонины отсутствуют.

Практическое значение некоторых вересковых довольно велико. Многие декоративные виды рододендронов и эрик взяты в культуру. Некоторые представители родов вакциниум *(Vaccinium)* и клюква *(Oxycoccus)* дают съедобные ягоды. В СССР наиболее известны брусника, черника, голубика и клюква. В некоторых странах клюква культивируется.

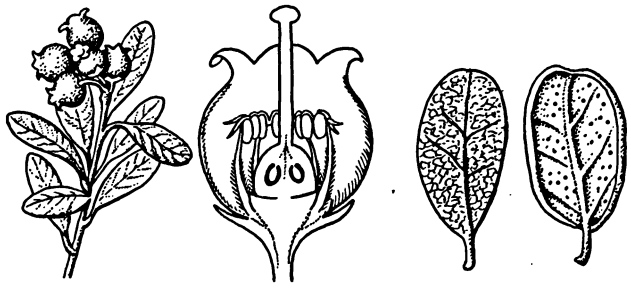


Рис. 168. Вересковые. Толокнянка (*Arctostaphylos uva-ursi*). *А* – цветущий репродуктивный побег; *Б* – цветок на продольном срезе; *В* – лист (с нижней стороны); *Г* – лист брусники (*Vaccinium vitis-idaea*) с нижней стороны, видны железки

В научной медицине как мочегонное и дезинфицирующее средства используют листья и побеги толокнянки (*Arctostaphylos uva-ursi*, рис. 168) и брусники.

ПОРЯДОК ЭБЕНОВЫЕ – EBENALES

К порядку относятся 3 тропических и субтропических древесных семейства. Семейство стираксовые (Styracaceae) наиболее известно по двум видам рода стиракс *(Styrax)* – стираксу лекарственному *(S. officinalis)* и бензойному *(S. benzoin)*. Оба вида содержат застывающую на воздухе ароматическую смолу, которая в прошлом использовалась в медицине, а ныне – как благовоние для курения фимиама. В СССР в южных районах широко культивируется плодовое дерево хурма восточная *(Diospyros kaki)* из семейства эбеновых (Ebenaceae).

ПОРЯДОК ПЕРВОЦВЕТНЫЕ – PRIMULALES

Из четырех семейств, относимых к этому порядку, лишь одно – Primulaceae – встречается на территории СССР.

Семейство первоцветные – Primulaceae

Семейство объединяет почти 1000 видов и около 27 родов. В СССР встречается 166 видов, относящихся к 18 родам. Небольшое, цветущее ранней весной травянистое растение первоцвет настоящий *(Primula veris)* известно многим. Еще более известны декоративные виды первоцветов (примул), культивируемые на клумбах и в закрытых помещениях. Все они – представители большого рода первоцвет, в котором насчитывается около 500 видов.

Первоцветные – многолетние корневищные (редко имеющие клубни), иногда однолетние травы, распространенные главным образом в умеренной зоне северного полушария. Листья простые, без прилистников, очередные, супротивные или в прикорневой розетке, нередко, как и стебель, покрытые железистыми волосками.

Актиноморфные обоеполые цветки собраны в разного рода тирсы, иногда видоизмененные в зонтиковидные соцветия. Околоцветник двойной, пятичленный; чашечка сростнолистная, венчик сростнолепестный. К трубке венчика напротив лепестков прирастают нитями 5 тычинок. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 5 плодолистиков, образующих верхнюю или полунижнюю одногнездную завязь со свободной центральной плацентой, к которой прикреплены многочисленные семязачатки. Столбик один, завершающийся небольшим головчатым рыльцем. Характерна гетеростилия, т. е. различная длина тычинок и столбиков, что служит приспособлением к перекрестному опылению.

Пример формулы цветка:

первоцвет настоящий – $*\,♀\,Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(5)}$ (рис. 169).

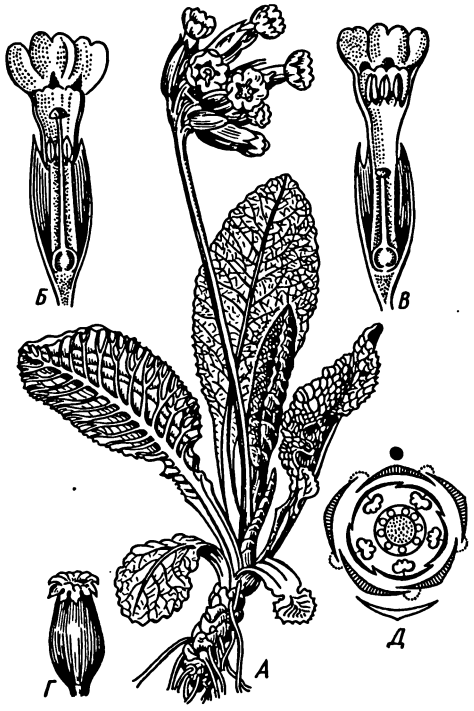


Рис. 169. Первоцветные. Первоцвет Настоящий (*Primula veris*). *А* – общий вид; *Б*, *В* – цветки в разрезе (показана гетеростилия); *Г* – плод коробочка; *Д* – диаграмма цветка

Плод – ценокарпий: коробочка, вскрывающаяся пятью створками по швам, реже вскрывающаяся крышечкой, так называемая крыночка (у видов рода очный цвет – *Anagallis*). Семена многочисленные, мелкие, с маленьким прямым зародышем, окруженным эндоспермом. Опыление перекрестное, главные опылители – шмели. Среди представителей семейства очень обычны сапонинсодержащие виды. Алкалоиды отсутствуют.

Практическое значение первоцветных невелико. Существует ряд декоративных видов первоцветов, разводимых во множестве сортов. Медицинское применение в странах Средней и Западной Европы имеют корни и корневища первоцвета настоящего как отхаркивающее средство. Его листья содержат значительное количество витамина С. Цикламен персидский *(Cyclamen persicum)* – одна из важнейших декоративных культур закрытого грунта.

ПОРЯДОК МАЛЬВОВЫЕ – MALVALES

Порядок объединяет 11 семейств, 2 из которых (мальвовые и липовые) естественно произрастают в СССР. Прочие семейства – исключительно тропические и субтропические, но их отдельные представители культивируются в южных районах нашей страны. Упомянем здесь довольно часто разводимое на Кавказе дерево с пальчатолопастными листьями – фирмиану простую *(Firmiana simplex)* из семейства стеркулиевых (Sterculiaceae). К этому же семейству относится чисто тропический род кола *(Cola)*. Семена колы блестящей *(C. nitida)* используют для приготовления популярных во всем мире напитков «пепси-кола» и «кока-кола». Последний был создан аптекарем из США в 1886 г.

Практически важным является также шоколадное дерево *(Theobroma cacao)*, обитающее в низменностях Центральной и тропической Южной Америки. Ныне повсеместно разводимое во влажных тропиках, это дерево дает сырье для получения порошка какао, шоколада, масла какао (имеющего медицинское применение) и алкалоида теобромина.

К этому же порядку относится семейство баобабовых (Bombacaceae). Из представителей семейства наиболее известен баобаб *(Adansonia digitata)* – африканское дерево, стволы которого могут достигать 9 м в диаметре.

Семейство мальвовые – Malvaceae

Довольно большое семейство, включающее 1500–1600 видов и около 80 родов. В СССР естественно произрастает или широко культивируется свыше 80 видов, относящихся к 12 родам. Представление об облике мальвовых можно составить, вспомнив широко культивируемые в ряде южных районов СССР виды хлопчатника *(Gossypium)*, комнатное декоративное растение «китайскую розу» *(Hibiscus rosa-sinensis)* и декоративное растение открытого грунта штокрозу розовую *(Alcea rosea)*, называемую обычно «мальвой» или «рожей».

Представители семейства распространены весьма широко, но особенно

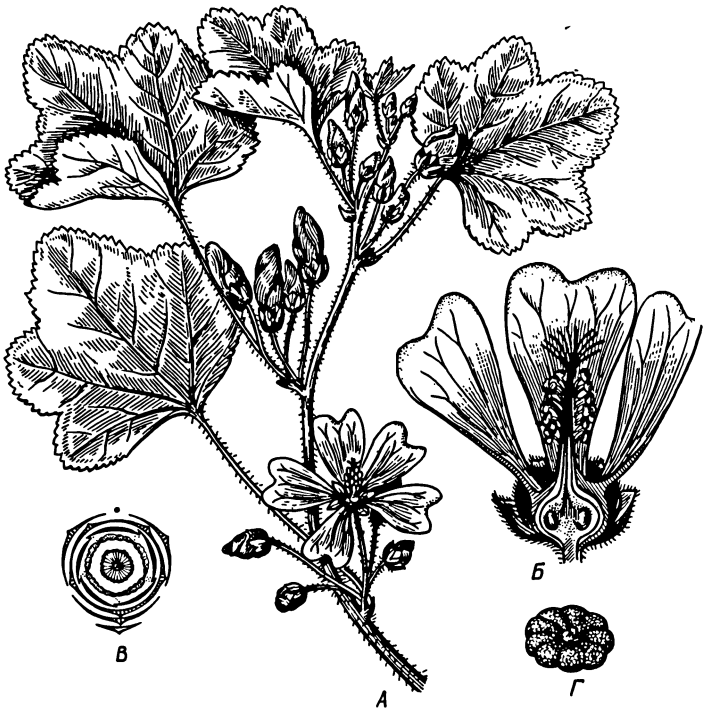


Рис. 170. Мальвовые. Мальва (просвирник) лесная (*Malva sylvestris*). *А* – репродуктивный побег; *Б* – цветок (продольный срез); *В* – диаграмма цветка; *Г* – плод (калачик)

обильны в Южной Америке. Многие тропические мальвовые – злостные сорняки. Мальвовые – травы, кустарники, редко небольшие деревья (только в тропиках). Листья у них простые, нередко лопастные, очередные, с прилистниками, иногда густо опушенные звездчатыми волосками.

Правильные обоеполые цветки в цимоидных соцветиях либо одиночные, сидящие в пазухах листьев. Околоцветник двойной, обычно пятичленный. Чашечка из 5 сросшихся чашелистиков, нередко снабженная подчашием из 3–5, реже 2 листочков. Венчик образуют 5 свободных лепестков. Многочисленные тычинки срастаются между собой в трубку, при основании кольцом прирастающую к лепесткам. Гинецей ценокарпный, сформированный различным числом плодолистиков (от 5 до многих). Завязь верхняя, пяти- многогнездная, с осевой плацентацией. Столбики по числу плодолистиков, обычно срастающихся в своей нижней части.

Пример формулы цветка:

мальва лесная (*Malva sylvestris*, рис. 170) – $\ast ♂♀ Ca_{3+(5)}Co_5A_{(\infty)}G_{(\infty)}$.

Плод – ценокарпный: коробочка (роды хлопчатник и гибискус – Hibiscus) или схизокарпий, распадающийся при созревании продольно на отдельные вскрывающиеся доли (роды мальва, алтей и т. д.) и называемый калачиком. Семена почти не имеют эндосперма или эндосперм у них небольшой, зародыш прямой или согнутый. Снаружи семена иногда (у хлопчатника) покрыты волосками, представляющими одну-единственную вытянутую клетку наружного слоя эпидермы.

Химически семейство изучено недостаточно. Ряд представителей мальвовых богат полисахаридами в виде слизи, локализованной в одиночных клетках-идиобластах. Встречаются также сапонины, танниды, фенолокислоты и лейкоантоцианидины (флавоноиды). Алкалоиды не найдены.

Высокая хозяйственная ценность семейства определяется прежде всего хлопчатником, являющимся в настоящее время главнейшей технической культурой, дающей свыше 50% мирового производства волокна. Хлопчатник был введен в культуру независимо разными народами в Южной Азии, Африке и Центральной Америке еще 2000—3000 лет до н. э. Культивируются чаще всего 4 вида, 2 из которых — хлопчатники травянистый и древовидный *(G. herbaceum* и *G. arboreum)* — имеют афро-азиатское происхождение, а хлопчатники обыкновенный *(G. hirsutum)* и барбадосский *(G. barbadense)* — американское. Многие мальвовые — декоративные растения. Очень широко с этими целями в странах с теплым климатом культивируются виды рода гибискус *(Hibiscus)*.

В научной медицине ряда стран используют корни, а также траву алтея лекарственного *(Althaea officinalis)* в качестве отхаркивающего, мягчительного и противовоспалительного средства.

ПОРЯДОК КРАПИВНЫЕ — URTICALES

Объединяет 5 семейств. Здесь будет рассмотрено только семейство крапивных. Из других представителей порядка следует упомянуть огромный род фикус *(Ficus)* из семейства тутовых (Moraceae), к которому, помимо известного комнатного растения, относится еще инжир *(F. carica)*. Представители семейства ильмовых (Ulmaceae) из рода ильм, или вяз *(Ulmus)*, — обычнейшие растения, используемые для озеленения населенных пунктов, особенно в засушливых районах. Конопля посевная *(Cannabis sativa)* из семейства коноплевых (Cannabaceae) ранее широко выращивалась, главным образом в России, для получения грубого волокна — пеньки, шедшей на производство канатов, мешковины и т. д. Высушенные женские соцветия хмеля обыкновенного *(Humulus lupulus)* из того же семейства широко применяют в пивоварении.

Семейство крапивные — Urticaceae

Около 45 родов и свыше 850 видов, широко распространенных по всему земному шару, главным образом в тропиках и субтропиках. В СССР обитает 29 видов, относящихся к 7 родам. Представление об отечественных крапивных можно составить, вспомнив облик и характерные особенности двух обычнейших сорняков, широко расселившихся по всей стране — крапиве двудомной *(Urtica dioica)*, рис. 171, и крапиве жгучей *(U. urens)*.

Крапивные — преимущественно травы и кустарники, но в тропиках встречаются и небольшие деревья. Листья представителей этого семейства простые, часто накрестсупротивные, реже очередные, с прилистниками. Они, как и стебли, часто покрыты жгучими эмергенцами. В эпидермисе многих крапивных встречаются цистолиты.

Цветки крапивных актиноморфные, обычно раздельнополые: мужские и женские, образующиеся, как правило, на разных особях. Они собраны в верхушечные, обычно олиственные тирсы. Околоцветник невзрачный, простой, четырех-, пятичленный. В мужских цветках 4—5 свободных тычинок, до созревания согнутых внутрь, а во время пыления выпрямляющихся. В центре мужского цветка имеется остаток редуцированной завязи. В женском цветке тычинки редуцированы полностью или до стаминодиев. Гинецей псевдомономерный, сросшийся из 2 плодолистиков, образующих одногнездную верхнюю завязь, содержащую единственный прямой семязачаток. Столбик один, заканчивающийся различным числом рылец.

Пример формул цветков:

крапива двудомная (рис. 171): мужской — $\ast\,{}^{\prime}\!\!\circ\; P_4A_4G_0$; женский — $\ast\;\varphi\; P_{(4)}A_0\,G_{(2)\text{ или }(1)}$.

Плод — псевдомонокарпий: семянка. Семя одно, с эндоспермом и прямым зародышем. Иногда чашечка при плодах разрастается, что придает плоду-семянке сходство с ягодой или костянкой. Крапивные — ветроопыляемые растения. Плоды у большинства видов распространяются животными (зоохория). Некоторые крапивные богаты витаминами.

Ряд представителей семейства хорошо известен, некоторые из них — злостные сорняки, образующие нитрофильные рудеральные (растения мусорных мест) со-

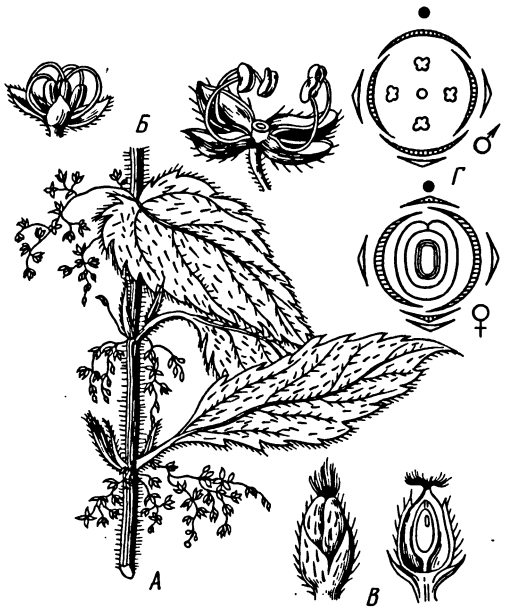


Рис. 171. Крапивные. Крапива двудомная (*Urtica dioica*): *А* – часть побега с тычиночными цветками; *Б* – тычиночный цветок; *В* – пестичный цветок (общий вид и продольный срез); *Г* – диаграммы цветков

общества. Крапивные относительно мало используются в хозяйственной деятельности человека. Однако крапива двудомная – известное лекарственное растение, содержащее комплекс витаминов. Виды рода пилея *(Pilea)* часто культивируются как комнатные декоративные растения. Весьма ценным считается крупное травянистое прядильное растение рами *(Boehmeria nivea)*, родина которого Китай. Рами ныне довольно широко культивируется во многих странах, так как волокно этого растения дает высококачественные, очень прочные ткани.

ПОРЯДОК МОЛОЧАЙНЫЕ – EUPHORBIALES

К порядку относятся 4 семейства, из которых наибольший интерес представляют молочайные.

Семейство молочайные — Euphorbiaceae

Молочайные – огромное семейство, включающее не менее 300 родов и по меньшей мере 7500 видов. В СССР естественно произрастают около 220 видов, принадлежащих к 9 родам. К молочайным относятся несколько очень больших родов, представители которых повсеместны в тропиках: филлантус *(Phyllanthus)* и кротон *(Croton)* – оба рода по 750 видов каждый. Род молочай *(Euphorbia)*, который представлен примерно 2000 видами, распространен по всему миру.

Представители семейства встречаются главным образом в тропиках. Наибольшее видовое разнообразие отмечено в Индо-Малайзийской области, а также в Южной Америке. В странах умеренного климата северного полушария число молочайных заметно уменьшается, но виды рода молочай и здесь довольно обычны.

Жизненные формы молочайных чрезвычайно разнообразны, что определяется экологическими условиями, в которых они существуют. Среди молочайных – высокие деревья, кустарники, лианы, похожие на кактусы стеблевые суккуленты, водные растения и травы. Латекс (млечный сок) встречается примерно у трети представителей семейства и нередко ядовит. Он накапливается в нечленистых или членистых млечниках, отдельных клетках или мешках, локализующихся во всех частях растений.

Листья молочайных простые или сложные и в этом случае всегда пальчатые, с прилистниками. Листорасположение очередное, редко супротивное. Нередко у части тропических молочайных на нижней стороне листа, при основании пластинки, заметны две железки.

Цветки всегда раздельнополые, актиноморфные, обычно собранные в тирсы. У рода молочай общее соцветие в конечном счете также является тирсом, но очень специализированным. Парциальные же соцветия получили название циатиев (от греч. «киатос» – чаша). Цветки молочаев лишены околоцветника, но у ряда других представителей семейства околоцветник имеется и иногда даже двойной, пятичленный. Число тычинок в мужском цветке варьирует от одной до неопределенного количества. Нити их свободны или сросшиеся различным образом. Гинецей женского цветка ценокарпный, сросшийся из 3 плодолистиков. Завязь трех-

гнездная, в каждом из гнезд содержится по одному семязачатку. Столбиков 3, свободных или в той или иной степени сросшихся, у каждого столбика может быть несколько рылец.

Пример формул цветков:

молочай-солнцегляд *(Euphorbia helioscopia)*: мужской цветок — ✻ ♂ $P_0A_1G_0$; женский — ✻ ♀ $P_0A_0G_{(3)}$.

Плод — ценокарпий: так называемая регма, по своим морфологическим особенностям близкая к коробочке. Семена обычно довольно крупные, с обильным эндоспермом и прямым зародышем.

Молочайные богаты различными продуктами вторичного метаболизма, которые наряду с крахмалом часто накапливаются в латексе. Найдены тритерпеноиды, антрохиноны, сапонины, алкалоиды разных типов. В семенах нередко содержатся значительные количества жирного масла.

Практическое значение для человека имеет несколько видов этого семейства. Важнейшее растение — гевея бразильская *(Hevea brasiliensis)*, из латекса которой получают каучук. Родина гевеи — Южная Америка, но в настоящее время она широко культивируется на специальных плантациях и в тропиках Азии. Корнеклубни маниока, или кассавы *(Manihot esculenta)*, содержат крахмал и используются в тропиках аналогично картофелю. Семена видов тунга *(Aleurites)* дают высококачественное масло, используемое в технике и лакокрасочной промышленности. Слабительными свойствами обладают масла из семян клещевины (касторовое масло) и кротона *(Croton tiglium)*.

ПОДКЛАСС РОЗИДЫ – ROSIDAE

Розиды — большой подкласс двудольных, к которому относятся 39 порядков и около 170 семейств. Они связаны общим происхождением. Наиболее архаичные розиды родственны диллениидам и характеризуются примитивными морфологическими особенностями: актиноморфным цветком со свободнолепестным венчиком, апокарпным полимерным гинецеем (т. е. состоящим из большого числа свободных пестиков) и полимерным (т. е. из большого числа тычинок) андроцеем. У высокоспециализированных представителей венчик спайнолепестный, гинецей олигомерный (из немногих членов) или даже мономерный и иногда ценокарпный, андроцей олигомерный, а цветок нередко резко неправильный.

ПОРЯДОК КАМНЕЛОМКОВЫЕ – SAXIFRAGALES

Порядок объединяет 13 семейств, большая часть которых ограничена в своем распространении тропиками и субтропиками. Из семейств флоры СССР можно назвать камнеломковые (Saxifragaceae), к которым принадлежит лекарственное растение научной и народной медицины бадан толстолистный *(Bergenia crassifolia)*. В его корневищах и листьях содержатся дубильные вещества.

Семейство толстянковые (Crassulaceae) известно преимущественно по декоративным представителям, культивируемым как в открытом, так и в закрытом грунте. Чаще других разводят виды каланхое *(Kalanchoë)*, называемые иногда «комнатным женьшенем». В научной медицине используют каланхое перистое *(K. pennata)* и некоторые виды очитков *(Sedum)*.

Различные виды крыжовника *(Grossularia)* и смородины *(Ribes)* хорошо известны жителям северных стран как ягодные растения. Они относятся к семейству крыжовниковых (Grossulariaceae).

ПОРЯДОК РОЗОЦВЕТНЫЕ – ROSALES

К порядку относятся 3 близких семейства, из которых рассмотрим важнейшее — розоцветные.

Семейство розоцветные, или розовые – Rosaceae

Розоцветные включают около 100 родов и свыше 3000 видов. В СССР естественно обитает не менее 1200 видов, относящихся к 57 родам. Кроме того, довольно много видов интродуцировано в СССР из флор зарубежных стран. Семейство принято делить на четыре подсемейства:

Таблица 4. **Характеристика подсемейств семейства розоцветных**

Признак	Таксон			
	Spiraeoideae	Rosoideae	Maloideae	Prunoideae
Гинецей	Апокарпный	Апокарпный, редко монокарпный	Ценокарпный	Монокарпный
Число плодолистиков в гинецее	8—5(—1)	∞ — 5, редко 1	8—5	1
Завязь	Верхняя	Верхняя	Нижняя	Верхняя
Тип плода	Многолистовка	Многоорешек, многокостянка, земляничина, цинародий	Яблоко	Однокостянка
Подчашие	Отсутствует	Нередко имеется	Отсутствует	Отсутствует

спирейные (Spiraeoideae), розовые (Rosoideae), яблоневые (Maloideae) и сливовые (Prunoideae). Морфологические различия между подсемействами приведены в табл. 4. Многие представители семейства общеизвестны: яблони, вишни, абрикосы, рябина, черемуха, земляника, шиповник и др.

Представители семейства распространены почти по всему земному шару, но наибольшее их видовое разнообразие отмечено для стран зоны умеренного климата северного полушария. Среди розоцветных известны вечнозеленые и листопадные деревья и кустарники, полукустарники и травы. Листья их очередные, редко супротивные, простые или сложные, с прилистниками.

Соцветия цимоидные или ботриоидные, в последнем случае чаще всего в виде кисти. Цветки правильные, обоеполые, часто довольно крупные, что определяет декоративную ценность многих розоцветных. Околоцветник двойной, чашечка из 5, редко из 4 сросшихся чашелистиков, иногда снабженная подчашием, которое образовано прирастающими к ней прицветниками. Лепестки также в числе 5 или 4, свободные, прикрепленные, подобно тычинкам, к краю *гипантия* — специфичной детали цветка розоцветных, возникшей в результате срастания оснований чашелистиков, лепестков и тычинок с тканями цветоложа. Форма гипантия может быть различной: блюдцевидная, колокольчатая, кувшинчатая. Особенно характерен гипантий у видов шиповников, где он участвует в образовании плода. У розоцветных с нижней завязью гипантий срастается с нею, а при созревании плода становится сочным (сочная часть плодов груши и яблони). Андроцей состоит из большого числа расположенных в несколько рядов свободных тычинок: иногда число тычинок уменьшается до 4—8—9 (например, роды манжетка — *Alchemilla* и кровохлебка — *Sanguisorba*). Гинецей апокарпный или ценокарпный. Число плодолистиков может быть различно и варьирует от большого и неопределенного числа до одного. Каждый плодолистик содержит, как правило, два семязачатка. Завязь верхняя или нижняя.

Примеры формул цветков:

таволга вязолистная (*Filipendula ulmaria* — подсемейство Spiraeoideae) — $*\,♀\,Ca_{(5)}Co_5A_\infty G_{\underline{6-10}}$; шиповник собачий (*Rosa canina* — подсемейство Rosoideae) — $*\,♀\,Ca_{(5)}Co_5A_\infty G_{\underline{\infty}}$; яблоня домашняя (*Malus* × *domestica* — подсемейство Maloideae) — $*\,♀\,Ca_{(5)}Co_5A_\infty G_{(\underline{5})}$; терн (*Prunus spinosa* — подсемейство Prunoideae) — $*\,♀\,Ca_{(5)}Co_5A_{20}G_1$.

Плоды розоцветных разнообразны. Это прежде всего апокарпии: многолистовка, многокостянка и многоорешек. Специализированный многоорешек, называемый земляничиной или фрагой, развивается у представителей рода фрагария, или земляника *(Fragaria)*. Отдельные плодики сидят на мясистом разросшемся цветоложе. Плод шиповника, также являющийся многоорешком, образован вогнутым кувшинчатым мясистым гипантием. Его следует называть цинародием

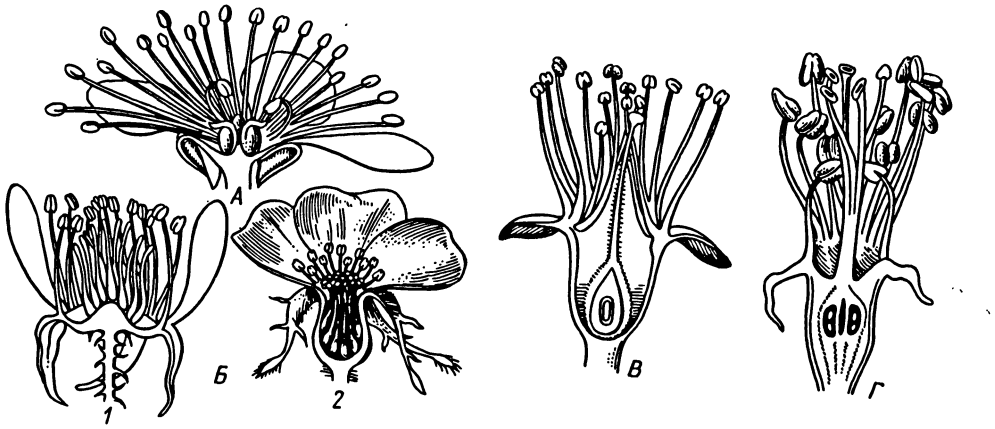


Рис. 172. Розоцветные. Цветки представителей различных подсемейств. *А* – лабазник вязолистный (*Filipendula ulmaria*), подсем. спирейные; *Б* – малина (*Rubus idaeus*, *1*), шиповник майский (*Rosa majalis*, *2*), подсем. розовые; *В* – миндаль степной (*Amygdalus nana*), подсем. сливовые; *Г* – яблоня дикая (*Malus sylvestris*), подсем. яблоневые

(буквально с греческого – «собачья роза»). В подсемействе сливовых плод – монокарпий: однокостянка. Все ценокарпные плоды яблоневых относятся к типу яблоко.



Рис. 173. Розоцветные. Лапчатка прямостоячая (*Potentilla erecta*) (общий вид растения)

Семена розоцветных обычно без эндосперма, зародыш прямой.

Для многих родов розоцветных характерен апомиксис, т. е. образование семени и плодов без оплодотворения (виды родов рубус, манжетка, роза – шиповник и др.). Особенности гинецея, а также плодов лежат в основе различий между подсемействами (см. табл. 4, рис. 172).

Семена ряда розоцветных (род прунус – *Prunus*) содержат значительные количества жирного масла; у многих видов этого рода обнаружены цианогенные гликозиды (соединения, отщепляющие синильную кислоту). Довольно обычны у розоцветных тритерпеновые сапонины, танниды, терпеноиды и полисахариды (в виде слизей). Алкалоиды и кумарины редки.

Розоцветные имеют большое практическое значение, прежде всего для стран умеренной зоны северного полушария. Здесь в качестве плодовых и ягодных растений культивируются многочисленные сорта персиков, абрикосов, вишни, яблони, груши, айвы *(Cydonia sinensis)* и земляники.

«Королевой цветов» является роза (около 5000 сортов), созданная из нескольких, по-видимому, гибридных видов, в основе которых чаще всего лежит роза дамасская *(Rosa damascena)* с ее махровыми крупными цветками. Лепестки некоторых роз дают так называемое розо-

вое эфирное масло, используемое в парфюмерии и медицине. Лекарственными являются плоды черемухи *(Padus avium)*, корни кровохлебки лекарственной *(Sanguisorba officinalis)*, корневища лапчатки прямостоячей *(Potentilla erecta)*, рис. 173. Кроме того, в медицине используется жирное масло из семян абрикоса, персика и сливы, а также семена горькой и сладкой форм миндаля обыкновенного *(Amygdalus communis)*.

ПОРЯДОК БОБОВЫЕ – FABALES, ИЛИ LEGUMINALES

Содержит одно семейство бобовые.

Семейство бобовые – Fabaceae (s. l.), или Leguminosae

Огромное семейство, объединяющее 17 000 – 18 000 видов и приблизительно 650 родов. В СССР не менее 2000 видов, относящихся к 180 родам. Семейство принято делить на три подсемейства: цезальпиниевые, мимозовые, мотыльковые [1], которые иногда рассматривают в качестве самостоятельных семейств. Крупнейшее подсемейство мотыльковые.

К бобовым принадлежит крупнейший в мире род цветковых растений – астрагал *(Astragalus)* – около 2200 видов; широко известны виды рода клевер *(Trifolium)*, объединяющего примерно 320 видов, акация *(Acacia)*, включающая около 1200 тропических и субтропических видов, мимоза *(Mimosa)* – до 500 преимущественно американских тропических видов и многие другие.

После злаков бобовые – важнейшая по практической значимости для человека группа цветковых растений. Бобовые распространены по всему миру, но цезальпиниевые и мимозовые встречаются главным образом в тропиках и субтропиках, где наряду с мотыльковыми составляют важный элемент флоры. В пределах своего ареала бобовые занимают очень разнообразные местообитания.

Среди бобовых известны почти все жизненные формы, исключая паразитов и эпифитов. Некоторые древесные представители достигают 60 – 80 м высоты и в то же время существуют крохотные, всего в несколько сантиметров однолетние травы. На корнях значительной части бобовых имеются клубеньки, которые возникают как разрастания паренхимной ткани их корней вследствие внедрения и эндогенного (т. е. внутри растения) расселения азотфиксирующих бактерий из рода ризобиум *(Rhizobium)*.

Листья бобовых разнообразны, но всегда сложные. Прилистники всегда имеются, однако часто рано опадают либо иногда сильно разрастаются (горох). Листья и отдельные листочки способны совершать разного рода круговые движения или складываться на ночь.

Соцветия ботриоидные: кисти или метелки, реже головчатые кисти (клевер – *Trifolium)*. Цветки обоеполые, нередко довольно крупные и яркие. У мотыльковых и цезальпиниевых они зигоморфные, а у мимозовых актиноморфные. Околоцветник всегда двойной. Чашечка из 5, реже 4 срастающихся чашелистиков, правильная или неправильная. Лепестков 5 (все подсемейство мотыльковые, часть цезальпиниевых и мимозовых) или 4 (остальные цезальпиниевые и мимозовые). Венчик мотыльковых устроен характерно и особенности его строения могут быть изучены, например, на цветках гороха. Верхний, наружный по положению в почке и обычно самый крупный лепесток получил название флага. Он способствует привлечению насекомых-опылителей. Боковые лепестки называются крыльями и используются насекомыми в качестве посадочной площадки. Самые внутренние по положению в почке лепестки обычно срастаются вдоль нижнего края, образуя лодочку,

---

[1] При употреблении латинских названий семейств и подсемейств бобовых нередко возникают затруднения. Возможны два варианта использования латинских названий в зависимости от того, рассматривают ли крупнейшие подразделения бобовых в качестве самостоятельных семейств или подсемейств.

Семейства должны называться: Mimosaceae – мимозовые, Caesalpiniaceae – цезальпиниевые и Papilionaceae (альтернативное название Fabaceae, s. str.) – мотыльковые, или бобовые в узком смысле.

Подсемейства следует называть: Mimosoideae, Caesalpinioideae и Papilionoideae (альтернативное название Faboideae).



Рис. 174. Бобовые. Диаграммы цветков

или киль[1]. Лодочка, подобно защитному футляру, предохраняет тычинки и пестик и препятствует посещению цветков мелкими насекомыми, которые поедают пыльцу или нектар, но не являются эффективными опылителями.

Венчик цезальпиниевых также более или менее неправильный, но верхний лепесток, гомологичный флагу, занимает в почке внутреннее положение. У мимозовых все лепестки одинаковые — свободные или сросшиеся (рис. 174).

Андроцей у всех бобовых состоит из 10 тычинок и может быть одно- и двубратственным (девять сросшиеся тем или иным образом, одна свободная). У мимозовых тычинки нередко расщепляются, и тогда андроцей кажется полимерным. Мотыльковые очень часто имеют гипантий (см. розоцветные). Гинецей почти всегда монокарпный, с верхней одногнездной, редко двугнездной завязью.

Примеры формул цветков:

бобы конские (*Vicia faba* — подсем. Faboideae) — ↑ ♀♂ $Ca_{(5)}Co_{3+(2)}A_{(10)}\underline{G}_1$; акация вооруженная (*Acacia armata* — подсем. Mimosoideae) — ✳♀♂ $Ca_{(5)}Co_5A_\infty\underline{G}_1$; церцис стручковый (*Cercis siliquastrum* — подсем. Caesalpinioideae) — ↑♀♂ $Ca_{(5)}Co_5A_{10}\underline{G}_1$.

Плод — монокарпий: одно-, дву- или многосемянный боб, вскрывающийся, невскрывающийся или членистый. Семена относительно крупные, с эндоспермом или без него, зародыш с хорошо развитыми семядолями, прямой (у цезальпиниевых и мимозовых) или согнутый (у мотыльковых).

[1] В школьном курсе ботаники эти лепестки по традиции называют соответственно парус, весла и лодочка.

Опыление перекрестное, у большинства мотыльковых осуществляется крупными насекомыми — шмелями и пчелами, которых привлекают обильные запасы нектара или пыльцы. Встречаются самоопыляющиеся виды, например горох. Плоды распространяются под действием собственной тяжести, ветром, водой. Семена вскрывающихся бобов разбрасываются силой раскручивающихся створок.

В семенах бобовые содержат в качестве запасного вещества белок, а также крахмал и жирное масло, что определяет их большую пищевую и кормовую ценность. У значительного числа видов найдены алкалоиды, тритерпеновые гликозиды, антраценпроизводные и т. д. В качестве пищевых продуктов широко используются семена сои *(Glycine max)*, фасоли *(Phaseolus vulgaris)*, гороха *(Pisum sativum)*, чечевицы *(Lens culinaris)*, арахиса, или земляного ореха *(Arachis hypogaea)*, и др. Лучшими кормовыми травами считаются люцерна посевная *(Medicago sativa*, рис. 175), люцерна серповидная, или желтая *(M. falcata)*, и разные виды клеверов. Одновременно бобовые заметно улучшают плодородие почвы. Ежегодно виды бобовых, живущих в симбиозе с бактериями, возвращают в почву не менее 100—140 кг/га азота.

Многие бобовые — ценные лекарственные растения, например солодки голая и уральская *(Glycyrrhiza glabra* и *G. uralensis)*, корни и корневища которых содержат тритерпеновые сапонины и флавоноиды. Кассии остролистная и узколистная *(Cassia acutifolia* и *C. angustifolia)* дают так называемый «александрийский лист» — классическое слабительное средство. Многие акации и астрагалы выделяют камеди (полисахариды), используе-



Рис. 175. Бобовые. Люцерна посевная (*Medicago sativa*). *А* – репродуктивный побег; *Б* – корневая система (видны клубеньки); *В* – цветок (общий вид и продольный срез); *Г* – семя; *Д* – плод (боб)

мые в технике и медицине. Софора японская *(Styphnolobium japonicum)* – промышленный источник получения флавоноида рутина, обладающего Р-витаминной активностью. Многие бобовые высоко декоративны и культивируются как в тропиках, так и в странах умеренного климата.

ПОРЯДОК МИРТОВЫЕ – MYRTALES

К порядку относится 16 семейств, распространенных преимущественно в тропиках и субтропиках. Здесь будут охарактеризованы только два – кипрейные и миртовые. Из представителей других семейств упомянем дербенник иволистный *(Lythrum salicaria)* – довольно обычное растение побережий заболоченных озер и речек и лавсонию невооруженную *(Lawsonia inermis)* – тропическое растение, культивируемое в Средней Азии и Закавказье, дающее природную краску хну, используемую в косметике. Оба эти растения относятся к семейству дербенниковых (Lythraceae). Следует отметить также гранат *(Punica granatum)* из семейства гранатовых (Punicaceae) – полезное плодовое растение, дико встречающееся в Средней Азии и широко разводимое там, а также в Крыму и Закавказье.

Семейство миртовые – Myrtaceae

Семейство объединяет около 145 родов и не менее 3600 видов. Виды семейства обитают главным образом в тропиках и субтропиках, причем наибольшее их разнообразие отмечено для Южной Америки и Австралии. В СССР культивируют 12–15 видов эвкалиптов *(Eucalyptus)* и мирт обыкновенный *(Myrtus communis,* рис. 176). Наиболее известен уже упомянутый, преимущественно австралийский род эвкалипт, насчитывающий примерно 500 видов.

Все миртовые – вечнозеленые, нередко очень крупные деревья или кустарники. Листья простые, супротивные, реже очередные, плотные, как правило, цельные, без прилистников. Очень часто на них заметны темные точки, являющиеся вместилищами эфирного масла. Цветки правильные, обоеполые в цимоидных или

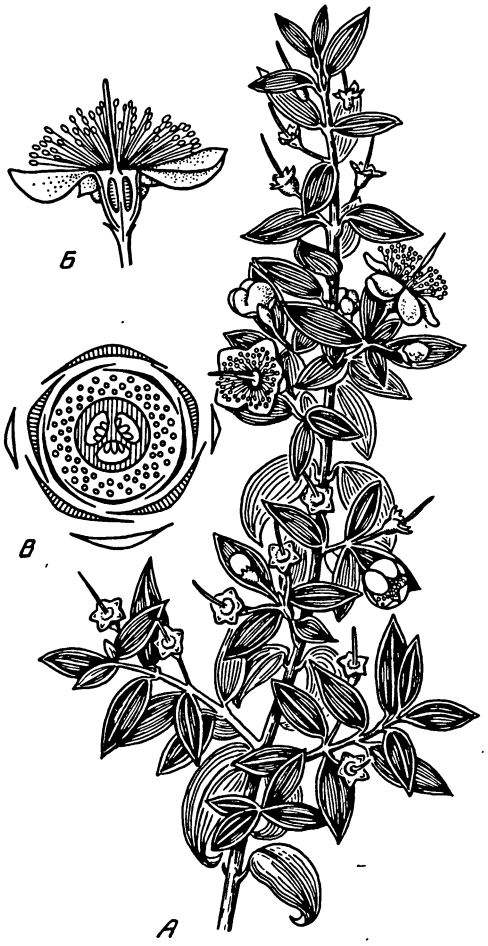


Рис. 176. Миртовые. Мирт обыкновенный (*Myrtus communis*). *А* – репродуктивный побег; *Б* – продольный разрез цветка; *В* – диаграмма цветка

ботриоидных соцветиях, иногда одиночные (мирт обыкновенный). Околоцветник двойной, четырех- или пятичленный; нередко весь околоцветник, только чашечка или только венчик срастаются, образуя своеобразный колпачок, называемый калиптрой, опадающей при раскрывании цветка. Тычинки чаще всего многочисленные, свободные. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2–3 плодолистиков, образующих обычно полунижнюю или нижнюю одно-, трехгнездную завязь. Столбик один, длинный, завершающийся головчатым рыльцем.

Пример формул цветков:

каллистемон лимонный *(Callistemon citrinus)* – $*♂ Ca_{(5)}Co_5A_{\infty}G_{(\bar{3})}$; эвкалипт крупноплодный *(Eucalyptus macrocarpa)* – $*♂ Ca_{(5)}Co_5A_{\infty}G_{(3)-}$.

Плод – ценокарпий: ягода, орех, костянка или коробочка. Семена со скудным эндоспермом или без него.

Виды миртовых содержат ценные эфирные масла. Многие из них (гвоздичное, эвкалиптовое, каюпутовое и др.) применяются в медицине. Найдены лейкоантоцианидины, танниды, фенолокислоты. Цианогенные гликозиды и алкалоиды редки.

В научной медицине довольно широко используют различные препараты из листьев нескольких видов эвкалипта. У нас они культивируются в Закавказье. В прошлом с помощью этих деревьев была осушена болотистая Колхидская низменность. Гвоздичное масло из бутонов гвоздичного дерева *(Syzygium aromaticum)*, родина которого Индонезия, используется в стоматологической практике, сами же бутоны – известная пряность (гвоздика).

Семейство кипрейные – Onagraceae

Распространенное по всему миру семейство, включающее приблизительно 17 родов и 680 видов. В СССР растет около 90 видов, относящихся к 5 родам. Наиболее известный представитель семейства – иван-чай узколистный *(Chamerion angustifolium)*.

Большинство кипрейных травы: листья их простые, цельные, супротивные или очередные, без прилистников. Цветки правильные или слегка неправильные, обоеполые (отечественные представители), в кистях или одиночные (фуксия – *Fuchsia*). Околоцветник двойной, чашелистиков чаще 4, реже 2, почти свободных или частично спаянных. Лепестков 4 или 2. Андроцей двукруговой или однокруговой (иван-чай). Тычинок обычно 8, из них 4, как правило, длиннее прочих. Гинецей ценокарпный, образован обычно 4 срос-

шимися плодолистиками. Завязь нижняя, четырех-, двугнездная, обычно содержащая много семязачатков. Столбик цельный или на верхушке четырехлопастный.

Примеры формул цветков:

иван-чай – $\uparrow ♀ Ca_{(4)}Co_4A_8G_{(4)}$; фуксия – $* ♀ Ca_4Co_4A_{4+4}G_{(4)}$.

Плод – ценокарпий: коробочка, вскрывающаяся сверху вниз четырьмя створками. Семена без эндосперма, обычно с длинными хохолками из волосков, способствующими рассеянию семян ветром. Эндосперма нет.

У представителей семейства найдены танниды и флавоноиды, изредка встречаются цианогенные гликозиды и эфирные масла; алкалоиды, по-видимому, отсутствуют. Иван-чай ранее использовался как суррогат чая; виды фуксии, энотеры *(Oenothera)*, кларкии *(Clarkia)* известны как декоративные растения комнатной культуры и открытого грунта. Препарат иван-чая в настоящее время испытывается как противоопухолевое средство.

ПОРЯДОК РУТОВЫЕ – RUTALES

Порядок включает 17 семейств, распространенных главным образом в тропиках и субтропиках. Здесь будут охарактеризованы только семейства рутовые и сумаховые. Из представителей прочих семейств упомянем якорцы стелющиеся *(Tribulus terrestris)* – сорняк из Средиземноморья и среднеазиатское растение гармалу обыкновенную, или могильник *(Peganum harmala)*. Оба они относятся к семейству парнолистниковых (Zygophyllaceae) и используются в научной медицине.

Семейство рутовые – Rutaceae

Семейство включает 150 родов и около 1600 видов. В СССР естественно произрастает 45 видов, относящихся к 7 родам. Несколько видов цитрусов *(Citrus)* культивируется в открытом грунте, в тепличной культуре и в оранжереях. Рутовые распространены главным образом в тропиках и субтропиках. Наибольшее разнообразие видов отмечено для Австралии и Южной Африки.

Рутовые по преимуществу деревья, кустарники, реже травы. Листья сложные, простые или вторично простые (у рода цитрус), что заметно по сочленению на черешке. Листорасположение очередное, реже супротивное. Характерная особенность рутовых – наличие в листьях многочисленных вместилищ эфирных масел в виде просвечивающих точек. У травянистого ясенца (род *Dictamnus*) все растение покрыто железистыми трихомами.

Цветки рутовых актиноморфные или зигоморфные (ясенец), обоеполые. Они собраны в цимоидные соцветия, иногда редуцированные до одного цветка, сидящего в пазухе листа. Околоцветник двойной, четырех-, пятичленный. Чашелистики и лепестки обычно свободные или в той или иной степени срастающиеся. Свободных тычинок 10 или 8, располагающихся в два круга. Иногда (у цитрусовых) тычинки многочисленные, спаянные нитями в группы по несколько штук (рис. 177). Это связано с расщеплением андроцея в процессе онтогенеза. Гинецей обычно ценокарпный, образованный 4–5 (у цитрусов – многими) плодолистиками. Завязь обычно верхняя, четырех-, пяти-, многогнездная, с двумя семязачатками в каждом гнезде.

Примеры формул цветков:

рута душистая *(Ruta graveolens)* – $* ♀ Ca_5Co_5A_{5+5}G_{(5)}$; апельсина *(Citrus sinensis)* – $* ♀ Ca_5Co_5A_{\infty}G_{(\infty)}$.

Плоды, как правило, ценокарпии. Среди ценокарпиев встречаются костянки (бархатное дерево – *Phellodendron*), коробочки и гесперидии (цитрусы). Ряду культивируемых цитрусовых свойственна партенокарпия, т. е. образование плодов без оплодотворения. Семена рутовых имеют довольно большой изогнутый или прямой зародыш, содержат эндосперм или лишены его.

Для рутовых обычны эфирные масла, алкалоиды (виды тропического американского рода пилокарпус – *Pilocarpus*), антраценпроизводные, кумарины и терпеноиды. Плоды многих рутовых богаты аскорбиновой кислотой (витамином С).

Наиболее важным в хозяйственном

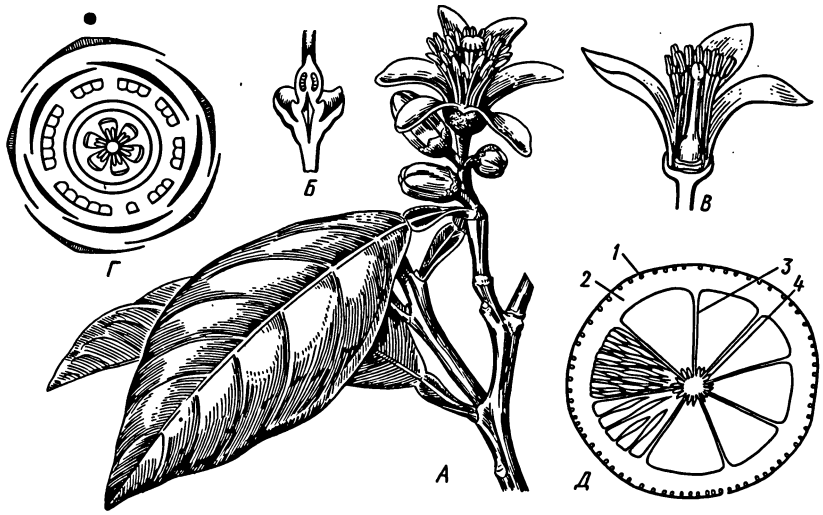


Рис. 177. Рутовые. Лимон (*Citrus limon*). *А* – репродуктивный побег; *Б* – продольный срез через завязь; *В* – цветок на продольном срезе; *Г* – диаграмма цветка; *Д* – поперечный срез плода:
1 – экзокарпий, *2* – мезокарпий, *3* – эндокарпий, *4* – семязачатки

отношении является род цитрус. Культурные виды этого рода в диком состоянии неизвестны. Их родиной считают Индонезию, Индию, Индокитай и Южный Китай. В настоящее время весь земной шар опоясывает так называемый «цитрусовый пояс», в пределах которого цитрусовые широко культивируются. Наибольшие площади заняты под апельсин и лимон *(Citrus limon)*. В Центральной Америке и южных штатах США главным образом разводят грейпфрут *(C. paradisi)*. Виды мандарина более обычны в тропической Азии, Китае и Японии. Ценные для парфюмерии эфирные масла дают бергамот *(C. bergamia)* и померанец *(C. aurantium)*. Оба эти вида широко культивируют в Средиземноморье.

Семейство анакардиевые, или сумаховые – Anacardiaceae

В семействе насчитывается около 600 видов и примерно 80 родов. В СССР естественно произрастают и культивируются 10–12 видов, относящихся к 4 родам.

Представители семейства обитают главным образом в тропиках и субтропиках. Лишь немногие роды естественно произрастают в Северной Америке и Евразии. Довольно широко известна фисташка настоящая *(Pistacia vera)*, обитающая в СССР в Средней Азии, культивируемая также на Кавказе и в Крыму. В тропиках почти повсеместно разводится ценное плодовое дерево манго *(Mangifera indica)*.

Семейство включает деревья, кустарники, изредка лианы. Многие сумаховые имеют смолистое содержимое, которое может быть ядовитым и оказывает раздражающее действие на кожу, например сумах укореняющийся *(Rhus radicans)*. Листья сложные, реже простые (род скумпия – *Cotinus*, манго), обычно очередные, без прилистников. Цветки правильные, обоеполые, в разнообразных по типу соцветиях. Околоцветник двойной, состоящий обычно из 5 более или менее сросшихся чашелистиков и 5 свободных лепестков. Тычинок 5 или 10. Между тычинками и завязью имеется мясистый диск, выделяющий нектар. Гинецей ценокарпный, из 3 сросшихся плодолистиков, образующих верхнюю трехгнездную завязь. Столбиков один или 3. Семязачатки по одному в каждом гнезде, но нередко развивается лишь один.

Пример формулы цветка:

скумпия кожевенная *(Cotinus coggygria)* – $*\varphi Ca_{(5)}Co_5A_5G_{(3)}$.

Плод – псевдомонокарпий: орех с единственным семенем. В некоторых случаях (анакардиум западный, или дерево кешью, – *Anacardium occidentale*) плодоножка и цветоложе разрастаются, формируя грушевидное сочное образование. У представителей семейства часто находят танниды и различные окрашенные пигменты. Смолы содержат тритерпеноидные кислоты и спирты.

Практически наиболее важными считаются манго, лучшие сорта которого выращиваются в Индии, и фисташка. Довольно широко применяются в пищевой промышленности орехи кешью. Листья некоторых видов сумаха и скумпии кожевенной используют для получения таннина, применяемого в научной медицине. Лучшим источником таннина служат галлы, образующиеся после укуса насекомых на листьях сумаха.

ПОРЯДОК САПИНДОВЫЕ – SAPINDALES

Порядок объединяет 12 семейств, из которых жителям стран умеренного климата наиболее известны два – кленовые и конскокаштановые. Второе семейство кратко охарактеризовано ниже. Относительно кленовых укажем, что один из двух родов этого семейства – клен *(Acer)* – включает приблизительно 120 видов и широко распространен в северном полушарии. Многие виды кленов – излюбленные парковые деревья. Сок некоторых видов в Северной Америке используют для получения сахара.

Семейство конскокаштановые – Hippocastanaceae

К этому семейству относят 2 рода, объединяющих 15 видов. Все это древесные растения. В СССР представители семейства естественно не произрастают, но один вид – конский каштан обыкновенный *(Aesculus hippocastanum)* широко культивируется преимущественно в европейской части, примерно до широты Ленинграда, как красивое парковое дерево. Листья супротивные, пальчатосложные, без прилистников. Соцветие – тирс; цветки неправильные, верхние цветки в соцветии функционально мужские, остальные – обоеполые. Околоцветник двойной; чашечка состоит из 5 сросшихся при основании чашелистиков, венчик – из 4–5 свободных лепестков. Между венчиком и андроцеем заметен неправильный диск, выделяющий нектар. Тычинок 5–8, свободных, далеко выставляющихся из цветка. Гинецей ценокарпный, образованный тремя сросшимися плодолистиками. Завязь верхняя, трехгнездная, несущая по 2 семязачатка в каждом гнезде. Столбик один, завершающийся простым рыльцем.

Пример формулы цветка:

конский каштан обыкновенный – $\uparrow\varphi Ca_{(5)}Co_{4-5}A_{5-8}G_{(3)}$.

Плод – ценокарпий: односемянная коробочка, вскрывающаяся тремя створками. Семя крупное, с плотной спермодермой, без эндосперма. Препараты из семян конского каштана, содержащие сапонины, довольно широко применяют в научной медицине.

ПОРЯДОК ЛЬНОВЫЕ – LINALES

Объединяет 4 семейства, представители одного из которых – льновые (Linaceae) – весьма обычны в умеренных и субтропических областях. Из других семейств назовем эритроксиловые *(Erythroxylaceae)*. К этому пантропическому семейству относится кокаиновый куст *(Erythroxylum coca)* родом из Южной Америки, дающий опасный наркотик и одновременно лекарственное средство кокаин.

Семейство льновые — Linaceae

Семейство льновые объединяет 6 родов и около 250 видов. В СССР обитают 49 видов, из которых 48 относятся к роду лен *(Linum)*. Льновые широко распространены по земному шару, но более обычны в умеренных и субтропических областях. Чаще всего это травы. Листья

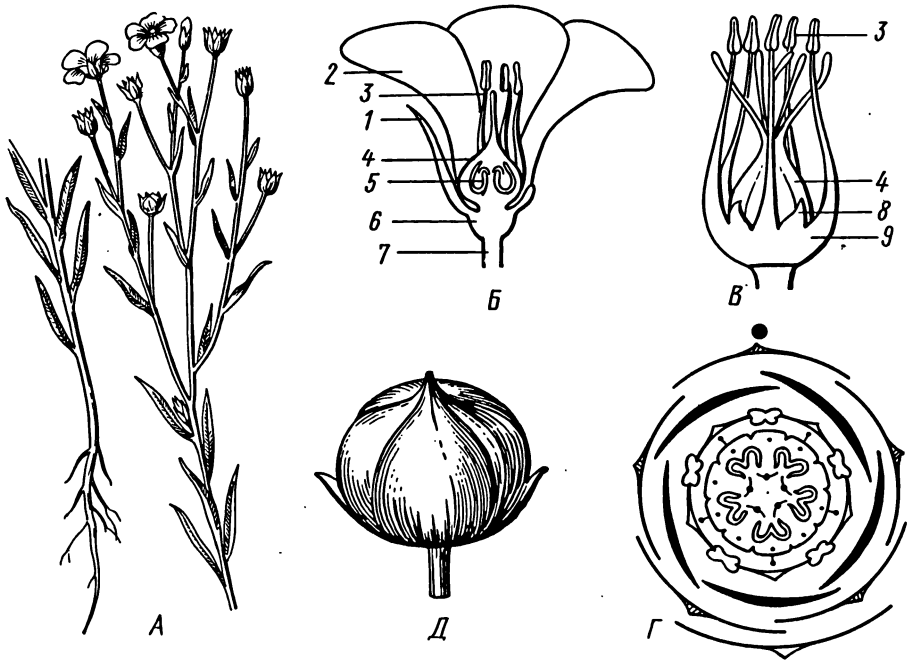


Рис. 178. Льновые. Лен обыкновенный (*Linum usitatissimum*). *А* — общий вид; *Б* — продольный срез цветка; *В* — цветок без околоцветника; *Г* — диаграмма цветка; *Д* — плод (коробочка): *1* — чашечка, *2* — венчик, *3* — тычинки, *4* — пестик, *5* — семязачаток, *6* — цветоложе, *7* — цветоножка, *8* — стаминодий, *9* — сросшиеся основания тычиночных нитей

льновых простые, очередные, цельные. Цветки 5-членные, правильные, обоеполые, в верхушечных цимоидных соцветиях. Околоцветник двойной, чашечка из 5 свободных или почти свободных чашелистиков. Лепестков 5, свободных. Андроцей состоит из одного или двух кругов; в первом случае имеется 5, во втором — 10 свободных тычинок. Основания тычинок часто несколько расширены и объединены в кольцо. Между нормально развитыми тычинками в однокруговом андроцее нередко заметны маленькие стаминодии. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 5 плодолистиков и образующий верхнюю, отчасти или полностью разделенную на гнезда завязь. Плацентация осевая; в каждом гнезде по 1—2 семязачатка. Столбиков обычно 5, свободных. Характерна гетеростилия.

Пример формулы цветка:

лен обыкновенный *(L. usitatissimum)* — $*\,♀\,Ca_5Co_5A_5G_{(5)}$ (рис. 178).

Плод — ценокарпий: чаще всего вскрывающаяся коробочка. Семена с прямым зародышем, окруженным эндоспермом. Нередко наружный ряд клеток семенной кожуры содержит слизь, которая способствует распространению семян.

У представителей семейства найдены цианогенные гликозиды, ди- и тритерпеноиды. Семена содержат жирное масло и полисахариды (в виде слизи).

Наиболее практически ценное растение семейства — лен обыкновенный. Это одно из древнейших культурных растений, неизвестное в диком виде. По-видимому, культура льна возникла независимо в северной Индии и в Средиземноморье. Известны три группы сортов: льны-долгунцы, льны-кудряши и промежуточные по своим признакам льны-межеумки. Масличные сорта (кудряши и межеумки) выращивают преимущественно к югу от 55° с. ш.; наибольшие посевные площади их в Индии. Прядильные сорта (долгунцы) размещены почти исключительно в Европе, главным образом в нечерноземных областях СССР.

С медицинскими целями используют семена (как сырье, содержащее слизь) и льняное масло – основу для получения некоторых препаратов, обладающих антисклеротическим действием. Из льняного масла получают олифу, используемую для технических нужд.

ПОРЯДОК БАЛЬЗАМИНОВЫЕ — BALSAMINALES

Единственное семейство этого порядка – бальзаминовые (Balsaminaceae) – интересно биологической особенностью представителей рода недотрога *(Impatiens)*. Зрелые плоды этих трав, довольно обычных во многих районах Европы, Азии и Америки, при прикосновении к ним с треском раскрываются и разбрасывают семена.

ПОРЯДОК ИСТОДОВЫЕ — POLYGALALES

Объединяет 6 главным образом тропических и субтропических семейств. К одному из них – семейству истодовые (Polygalaceae) – относятся несколько многолетних трав, корневища которых содержат тритерпеновые сапонины и применяются в медицине в качестве отхаркивающего средства.

ПОРЯДОК САНТАЛОВЫЕ — SANTALALES

Охватывает 9 преимущественно тропических и субтропических семейств. Одно из них – семейство ремнецветниковые (Loranthaceae), к которому относится вечнозеленое паразитное растение омела белая *(Viscum album)*, довольно обычно в южной полосе европейской части СССР и на Кавказе. Омела белая паразитирует на дубах, кленах, тополях, реже на ряде хвойных пород. В прошлом она использовалась в медицине.

ПОРЯДОК КРУШИНОВЫЕ — RHAMNALES

Порядок содержит единственное семейство – крушиновые.

Семейство крушиновые — Rhamnaceae

В семействе насчитывается 60 родов и свыше 900 видов. В СССР произрастает 27 видов, относящихся к 4 родам.

Среди крушиновых наиболее известен большой, широко распространенный род жостер *(Rhamnus)*, включающий 160 видов. Зизифус настоящий, или унаби *(Zizyphus jujuba)*, введен в культуру как плодовое дерево, а представитель рода палиурус – держидерево колючее *(Paliurus spina-christi)* – на Кавказе нередко образует почти непроходимые заросли.

Представители семейства – невысокие деревья, кустарники, кустарнички, часто вооруженные колючками. Листья простые, очередные или супротивные, с прилистниками. Цветки, собранные в цимоидные соцветия, правильные, обоеполые, реже раздельнополые (жостер слабительный – *Rhamnus cathartica*). Околоцветник обычно двойной, пяти-, реже четырехчленный, у однополых цветков лепестки могут отсутствовать. Цветоложе образует нектароносный диск. Тычинок 5 и 4, часто прирастающих основаниями нитей к лепесткам. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 3 или 4 плодолистиков. Завязь верхняя, разделена на 3 или 4 гнезда с одним или двумя семязачатками в каждом гнезде.

Пример формул цветков:

жостер слабительный: мужской – * ♂ $Ca_{(4)}Co_4A_4G_0$; женский – * ♀ $Ca_{(4)}Co_4A_0G_{(4)}$; крушина ольховидная (*Frangula alnus*, рис. 179) – * ☿ $Ca_{(5)}Co_5A_5G_{(3)}$.

Плоды – ценокарпии: ценокарпные костянки (пиренарии), содержащие 2–4 косточки или сухие схизокарпии, распадающиеся на отдельные доли. У конфетного дерева *(Hovenia dulcis)*, растущего в странах Восточной и Юго-Восточной Азии и культивируемого в ботанических садах Закавказья и Крыма, плоды сидят на мясистых, разрастающихся, сладких на вкус и яркоокрашенных плодоножках. Для семейства довольно характерны антраценпроизводные; найдены алкалоидоподобные пептиды, терпеноиды и тритерпеновые сапонины. Некоторые крушиновые дают съедобные сладкие плоды (или плодоножки, как у конфетного дерева).

В научной медицине в качестве слабительных средств используют препараты

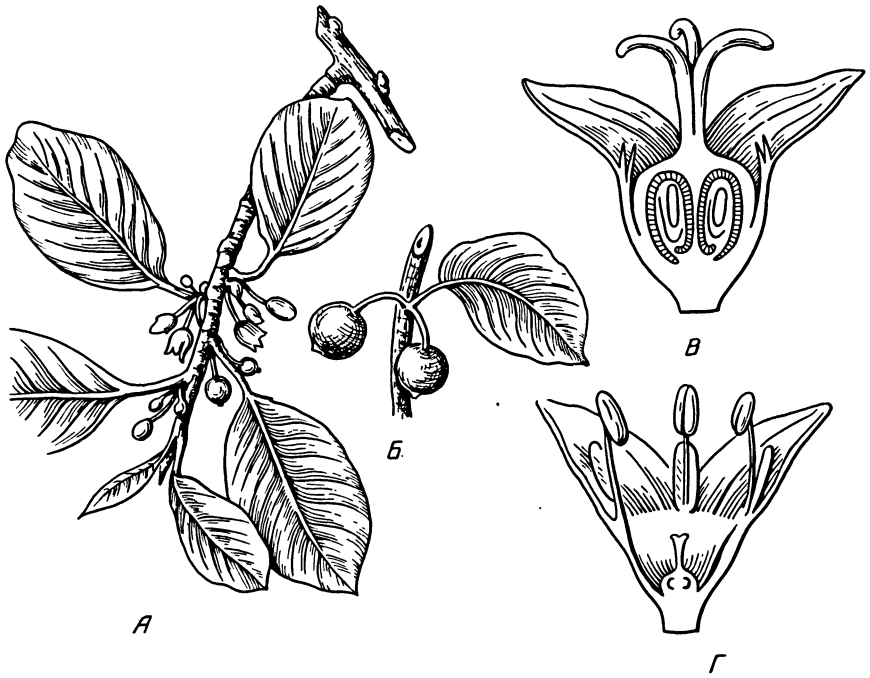


Рис. 179. Крушиновые. Крушина ломкая (*Frangula alnus*). *А* – цветущий побег; *Б* – ветка с плодами; *В* – пестичный цветок в разрезе; *Г* – тычиночный цветок в разрезе

из нескольких видов рода жостер и крушины ольховидной *(Frangula alnus)*. С этой же целью применяют кору североамериканского жостера Пурша *(Rh. purshiana)*, получившую название каскары. Используют также плоды отечественного вида – жостера слабительного (*Rh. cathartica)*.

ПОРЯДОК ЛОХОВЫЕ — ELAEAGNALES

Порядок включает только одно семейство.

Семейство лоховые — Elaeagnaceae

В этом маленьком семействе 3 рода и около 55 видов. В СССР 9 видов, относящихся к родам лох *(Elaeagnus)* и облепиха *(Hippophaë)*.

Представители семейства встречаются главным образом в северном полушарии, предпочитая селиться по долинам рек и ручьев. У видов всех трех родов на корнях имеются корневые клубеньки, в которых поселяются азотфиксирующие бактерии, что позволяет лоховым обитать на очень бедных почвах. Лоховые – небольшие, обычно колючие деревья или кустарники с характерным опушением из щитковидных чешуек и звездчатых волосков. Листья лоховых простые, цельные, очередные или супротивные, без прилистников.

Цветки правильные, одиночные или в пучках, нередко очень ароматные. Они обоеполые (у многих видов лоха) или раздельнополые и тогда обычно растения двудомные (облепиха крушиновая – *H. rhamnoides*). Околоцветник простой – только чашечка, которая у обоеполых и женских цветков более или менее трубчатая, а у мужских – почти плоская. У облепихи чашечка двухлопастная, а у видов лоха – четырехлопастная. Тычинок чаще всего 4, прикрепленных обычно к зеву трубки околоцветника. Имеется также хорошо развитый нектарный диск в виде специальных выростов, чередующихся с тычинками. Гинецей монокарпный (возможно, псевдомонокарпный), образованный одним плодолистиком. Завязь верхняя, с одним семязачатком. Столбик с головчатым рыльцем.

Примеры формул цветков:

облепиха крушиновая: мужской — * ♂ $Ca_{(2)}Co_0A_4G_0$; женский — * ♀ $Ca_{(2)}Co_0A_0G_1$; лох узколистный *(E. angustifolia)* — * ☿ $Ca_{(4)}Co_0A_4G_{\underline{1}}$.

Плод — монокарпий (может быть псевдомонокарпий): одноорешек или однокостянка. Семя одно, с прямым зародышем и без эндосперма или со слабо развитым эндоспермом.

Для семейства характерны полисахариды, выделяющиеся из трещин в коре в виде плотной камеди. Кроме того, найдены алкалоиды.

Лох узколистный *(E. angustifolia)* — обычный компонент насаждений, закрепляющих в южных районах европейской части СССР берега рек, дамб и каналов. Своеобразная серебристая листва лоха делает его ценным декоративным растением парков. Плоды лоха кое-где употребляют в пищу.

Среди лоховых наиболее ценна облепиха крушиновая, ареал которой простирается от Западной Европы до Китая. Плоды этого вида содержат целый комплекс витаминов (С, B_1, B_2, Е, Р), органические кислоты, значительные количества каротина. Масло, получаемое из плодов и семян облепихи, физиологически очень активно и широко применяется в медицине. Помимо медицинского применения, плоды облепихи, обладающие превосходным вкусом и ароматом, идут на изготовление варенья, соков и т. д.

ПОРЯДОК ВИНОГРАДНЫЕ — VITALES

Включает 2 очень близких семейства. Одно из них — виноградные (Vitaceae) — хорошо известно по нескольким культивируемым видам. Все виноградные — деревянистые лианы, усики которых — видоизмененные соцветия. Культивируется главным образом виноград обыкновенный *(Vitis vinifera)*, реже виноград Изабелла *(V. labrusca)* родом из Северной Америки. Многочисленные сорта винограда подразделяются на сорта для производства вина, столовые и так называемые кишмишные, используемые для изготовления изюма.

ПОРЯДОК АРАЛИЕВЫЕ — ARALES, ИЛИ APIALES

К порядку относятся 3 близких семейства. Из них два: аралиевые и зонтичные — имеют большой практический интерес и будут рассмотрены.

Семейство аралиевые — Araliaceae

Семейство объединяет около 850 видов, относящихся примерно к 70 родам. В СССР естественно произрастает 12 видов аралиевых, относящихся к 7 родам. Жителям нашей страны наиболее известны роды панакс *(Panax)*, к которому относится знаменитый «корень жизни» женьшень *(P. ginseng)*, и плющ *(Hedera)*. Подавляющее большинство аралиевых обитает в тропиках и субтропиках, центры их видового разнообразия — Индо-Малайзия и тропическая Америка.

Аралиевые — чаще всего небольшие деревья или кустарники, реже встречаются лианы (плющ) и многолетние травы (панакс). Листья большей частью с влагалищами, обычно очередные, пальчато- или перистосложные. После их опадания на стебле сохраняются рубцы характерной формы. Цветки относительно мелкие, правильные, обоеполые или раздельнополые, двудомные, в ботриоидных, часто очень крупных соцветиях. Соцветия устроены обычно по типу кисти или метелки из простых зонтиков либо редуцированы до единственного простого зонтика (у рода панакс). Околоцветник двойной, пяти- или четырехчленный. Чашечка из 5 или 4 чашелистиков, прирастающих к завязи. Лепестков 5, иногда меньше, свободных или частично срастающихся. Тычинки в количестве, равном числу лепестков, чередующиеся с ними и прикрепленные к краям особого железистого диска, окружающего верхушку завязи. Гинецей ценокарпный: 2—5 сросшихся плодолистиков образуют нижнюю дву-—пятигнездную завязь. В каждом из гнезд формируется по одному семязачатку. Столбиков обычно 5, иногда срастающихся в один.

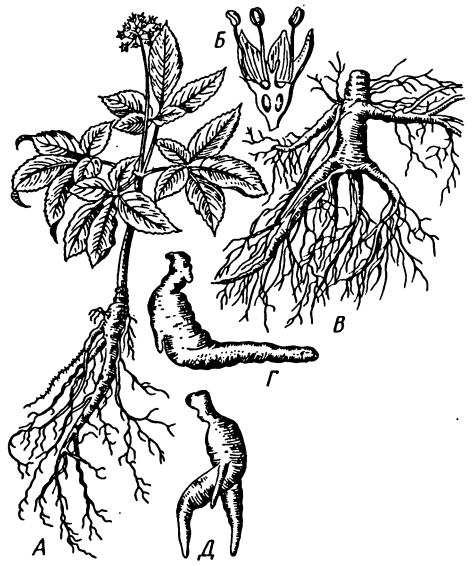


Рис. 180. Аралиевые. Женьшень (*Panax ginseng*). *А* – цветущее растение; *Б* – продольный срез цветка; *В*, *Г*, *Д* – различные формы корней

Примеры формул цветков:

плющ обыкновенный *(H. helix)* – * ♀ $Ca_{(5)}Co_5A_5G_{(5)}$; женьшень – * ♀ $Ca_{(5)}Co_5A_5G_{(2)}$ (рис. 180).

Плод – ценокарпий: ценокарпная костянка, содержащая 2–5 семян. Семена имеют обильный эндосперм и маленький зародыш.

Аралиевые – энтомофильные растения. У представителей семейства часто встречаются тритерпеновые сапонины, дитерпеноиды.

Экономическое значение аралиевых невелико, но среди них известны несколько ценных лекарственных растений. Наибольшей популярностью пользуется женьшень, естественно произрастающий в СССР в уссурийской тайге и занесенный в Красную книгу СССР. Женьшень культивируется для медицинских целей (используется многолетний корень) в ряде стран, в том числе и в СССР. Помимо женьшеня, в медицине применяются элеутерококк колючий *(Eleutherococcus senticosus)*, аралия маньчжурская и ряд других аралиевых. Препараты из них по действию близки к женьшеню. Плющ обыкновенный имеет много садовых форм и широко культивируется как декоративное растение открытого и закрытого грунта.

Семейство зонтичные — Umbelliferae, или Apiaceae

Большое семейство, насчитывающее около 300 родов и примерно 3000 видов. В СССР произрастает примерно 700 видов, относящихся к 135 родам.

Среди зонтичных много хорошо известных, используемых в пищу растений. Следует упомянуть морковь *(Daucus carota* рис. 181), сельдерей *(Apium graveolens)*, анис *(Pimpinella anisum)*, тмин *(Carum carvi)*, петрушку *(Petroselinum sativum)* и др. Хотя зонтичные встречаются по всему миру, подавляющее их большинство обитает в умереннотеплых и субтропических странах. Среди зонтичных преобладают многолетние травы, иногда достигающие 3 м высоты (некоторые виды дудника – *Angelica* и борщевика – *Heracleum*). Изредка встречаются однолетники, кустарники и виды, образующие плотные подушкообразные дерновины.

Стебли зонтичных часто с полыми междоузлиями в них, как и в семенах, нередко имеются секреторные каналы, содержащие эфирные масла и смолистые вещества. Листья зонтичных всегда простые, без прилистников, обычно сильно рассеченные на относительно узкие конечные доли, редко цельные (род володушка – *Bupleurum*), их основания часто расширены и образуют влагалище, охватывающее стебель. У подавляющего большинства представителей зонтичных сравнительно мелкие правильные обоеполые цветки, собранные в сложные зонтики. Изредка встречаются иные типы соцветий, например головка (род синеголовник – *Eryngium*). У основания первичных лучей сложного зонтика и зонтиков второго порядка часто имеются разного вида листочки, образующие общую и частную обвертки (в последнем случае – обверточка).

Строение цветков зонтичных довольно однообразно. Околоцветник всегда двой-

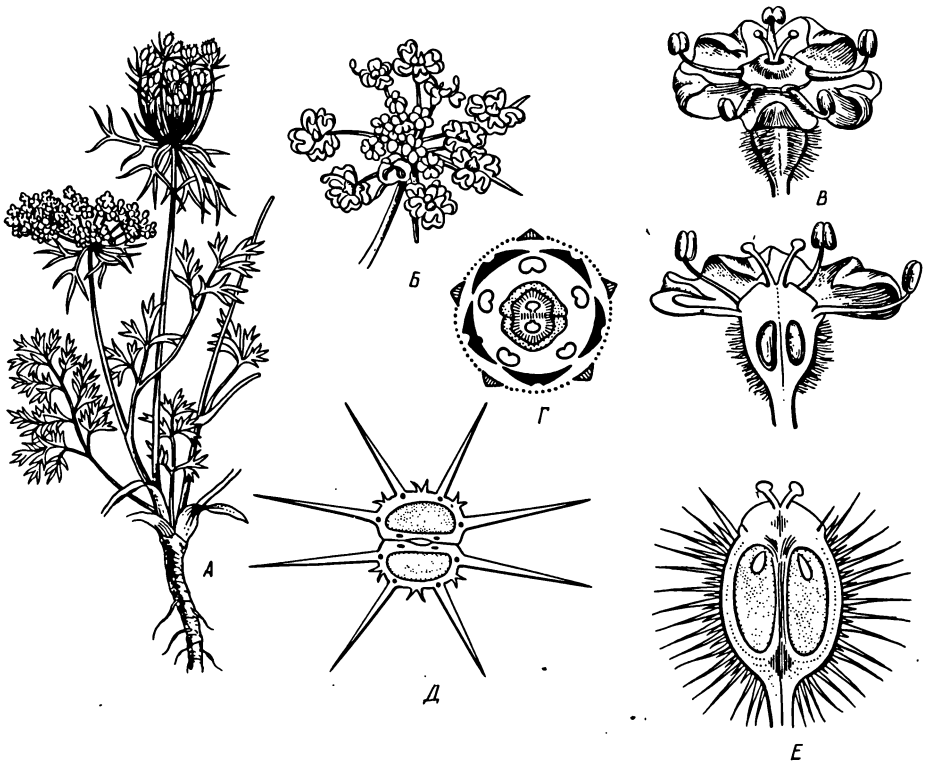


Рис. 181. Зонтичные. Морковь дикая (*Daucus carota*). *А* – общий вид; *Б* – отдельное парциальное соцветие (зонтичек); *В* – цветок (общий вид и продольный срез); *Г* – диаграмма цветка; *Д* – плод – вислоплодник (поперечный срез); *Е* – плод в разрезе

ной, пятичленный. Зубцы чашечки чаще всего короткие, малозаметные или совсем незаметные. Лепестки свободные; из узкого основания ноготка они расширяются, затем вновь суживаются близ верхушки и загибаются внутрь цветка. Тычинок всегда 5, чередующихся с лепестками, прикрепленных к железистому диску. Гинецей ценокарпный, сросшийся из двух плодолистиков, образующих нижнюю двугнездную завязь, каждое гнездо которой содержит один развитый семязачаток. На верхушке завязи располагается железистый диск, называемый подстолбием. От железистого диска отходят два столбика, заканчивающиеся малозаметными рыльцами.

Пример формулы цветка:

купырь лесной (*Anthriscus sylvestris* – $* ♀ Ca_5Co_5A_5G_{(\bar{2})}$.

Плод – особого строения ценокарпий, называемый вислоплодником. Он состоит из двух полуплодиков (мерикарпиев), которые при созревании плода, разделяясь, некоторое время остаются подвешенными (отсюда название вислоплодник) на вильчато разветвленной колонке, образованной брюшной частью плодолистиков и называемой *карпофором* или *столбочком*. Строению плода в систематике зонтичных придают большое значение, в связи с чем для описания строения их плодов разработана специальная терминология. Брюшную сторону мерикарпиев называют *спайкой* или *комиссурой*. На наружной (спинной) их стороне заметны 5 главных, или первичных, ребер, образованных проводящими пучками и окружающей их тканью. В промежутках между первичными ребрами, называемых ложбинками, иногда находятся вторичные ребра. В мезокарпии, т. е. среднем слое около-

плодника, имеются продольные эфирномасляные секреторные каналы, располагающиеся обычно под ложбинками и со стороны комиссуры. Семя одно, сросшееся с околоплодником, имеет маслянистый эндосперм и относительно небольшой зародыш.

Зонтичные – энтомофильные растения. Большинство цветков зонтичных протандрично. В разных частях растений семейства зонтичных часто содержатся эфирные масла, смолы, кумарины, фурокумарины, хромонокумарины, тритерпеноидные сапонины и ацетиленовые производные. Алкалоиды встречаются редко, например кониин в ядовитом зонтичном – болиголове пятнистом *(Conium maculatum)*.

Среди зонтичных много полезных растений. Это семейство дает основную массу приправ и пряностей жителям стран умеренного климата. Помимо ранее называвшихся, упомянем еще укроп *(Anethum graveolens)*, пастернак *(Pastinaca sativa)* и кориандр, или киндзу *(Coriandrum sativum)*.

Плоды ряда зонтичных (анис, фенхель, тмин, кориандр) входят в состав сборов, используемых в медицине в качестве отхаркивающих, противовоспалительных, желчегонных средств. Эти и ряд других зонтичных широко культивируются. Важной пряностью и средством народной медицины Востока является камеде-смола феруллы вонючей *(Ferula foetida)*, произрастающей в СССР в Средней Азии. Токсикологическое значение имеют болиголов и вех ядовитый, или цикута *(Cicuta virosa)*, иногда вызывающие смертельные отравления. Для болиголова характерны красноватые пятна на стебле, а особенность веха ядовитого – корневище, разделенное на полые камеры поперечными перегородками.

ПОРЯДОК ВОРСЯНКОВЫЕ — DIPSACALES

Порядок объединяет 7–8 семейств. Все они представлены на территории СССР, но подробно будут охарактеризованы только семейства жимолостные и валериановые, чьи представители имеют наибольшее практическое значение.

Семейство жимолостные — Caprifoliaceae

Семейство включает 14–15 родов и около 500 видов листопадных или вечнозеленых кустарников, небольших деревьев, кустарничков и трав. Распространены жимолостные довольно широко, но большинство видов произрастает в странах умеренного климата северного полушария и в горных районах тропиков. В СССР около 90 естественно произрастающих видов, относящихся к 7 родам.

Отечественные представители семейства – обитатели лесной зоны и горных районов Средней Азии, Кавказа и Дальнего Востока. Характерным спутником темнохвойных лесов северного полушария, т. е. лесов, образованных елью и пихтой, является маленький стелющийся кустарничек – линнея северная *(Linnaea borealis)*, получившая свое название от имени великого шведского натуралиста. Хорошо известна калина *(Viburnum opulus)* – небольшое деревце с пальчатолопастными листьями и с гроздьями красных плодов. К семейству жимолостных относится и обычное растение южных районов европейской части СССР и Закавказья – бузина черная *(Sambucus nigra)*.

Листья жимолостных простые или сложные (бузина), супротивные, с прилистниками или без них. Соцветия обычно цимоидные, но нередко упрощены до одиночных цветков, сидящих в пазухах листьев.

Цветки более или менее зигоморфные или почти актиноморфные. В большинстве они обоеполые, но у калины и ряда близких видов – двух типов. Цветки, занимающие центральную часть щитковидного соцветия, относительно мелкие, нормально развитые, т. е. имеющие тычинки и пестик, а краевые – крупные, яркие, стерильные. Околоцветник жимолостных двойной. Чашечка образует короткую трубку, срастающуюся с нижней завязью, и имеет пяти-, трехнадрезанный отгиб, отделенный от трубки перетяжкой. Венчик сростнолепестный, по форме трубчатый, колокольчатый или колесовидный. Подобно чашечке, он трех-, пятилопастный, нередко двугубый, иногда

с мешочковидным вздутием при основании трубки. Тычинок 5, реже 4 (жимолость — *Lonicera*) или 3 (бузина), прикрепленных к трубке венчика. Гинецей ценокарпный, образованный 3—5 сросшимися плодолистиками. Завязь нижняя, 1—5-гнездная, с одним — многими семязачатками в каждом гнезде. Иногда гинецей становится псевдомонокарпным, т. е. имеет одно гнездо с единственным семязачатком. Длинный столбик обычно заканчивается головчатым или лопастным рыльцем.

Пример формулы цветка:

калина — $\ast\ \varphi\ Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(\bar{3})\text{ или }(1)}$.

Плод — ценокарпий: ягода (жимолость), коробочка или ценокарпная костянка (бузина); иногда плод псевдомонокарпий: псевдомонокарпная костянка (калина). Обычно семена относительно небольшие, с прямым зародышем и обильным эндоспермом.

Среди жимолостных найдены виды, содержащие валериановую кислоту (родство с семейством валериановых), аукубин, сапонины, кумарины и цианогенные гликозиды. Многие виды жимолостных очень декоративны и широко культивируются в садах и парках. Наиболее популярна в цветоводстве стерильная форма калины обыкновенной, получившая название «бульденеж», или снежный шар. Съедобны плоды некоторых синеплодных жимолостей, растущих на Кавказе, в Сибири и на Дальнем Востоке. В медицине в качестве потогонного средства при простудных заболеваниях применяют высушенные цветки бузины черной. Кора калины обладает кровоостанавливающим действием, а ее плоды — средство, используемое в народной медицине при простудных заболеваниях.

Семейство валериановые — Valerianaceae

Небольшое семейство, насчитывающее 13 родов и свыше 400 видов преимущественно травянистых растений, из которых примерно половина приходится на род валериана (*Valeriana*). В СССР естественно произрастают 85 видов, относящихся к 5 родам.

Довольно полное представление об облике валериановых дает обычное растение нашей флоры — валериана лекарственная, или маун (*V. officinalis*, рис. 182), — высокий травянистый многолетник[1] с толстым коротким корневищем и придаточными корнями, имеющими характерный запах, что связано с присутствием в них изовалериановой кислоты и ее производных. Валерианы стран умеренного климата предпочитают селиться на освет-

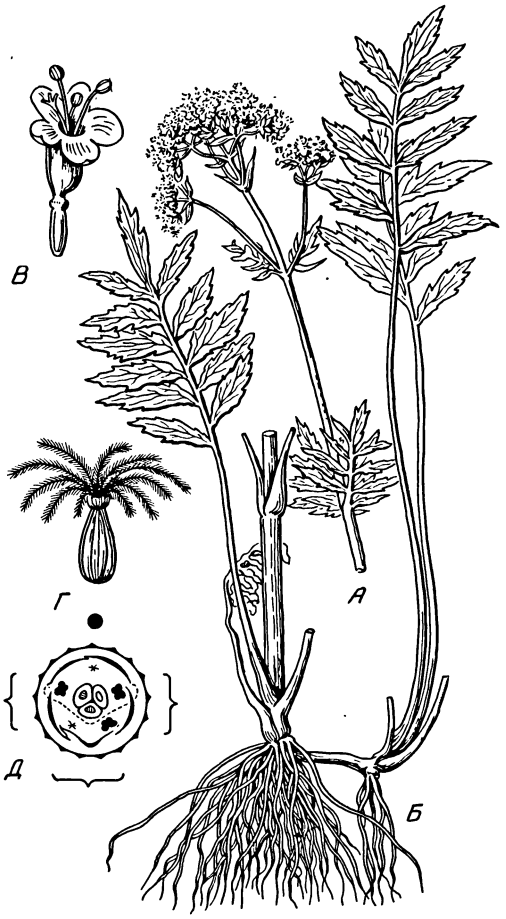


Рис. 182. Валериановые. Валериана лекарственная (*Valeriana officinalis*). *А* — побег с соцветиями; *Б* — прикорневая часть; *В* — цветок; *Г* — плод семянка, снабженная хохолком; *Д* — диаграмма цветка (видна его асимметричность)

[1] Корневая система валерианы лекарственной каждый год почти полностью отмирает и на следующий год заново формируется за счет спящих корневых почек.

ленных, достаточно увлажненных участках, по опушкам лесов, в зарослях кустарников, по берегам водоемов.

Листья валериановых простые, супротивные, без прилистников, нередко в той или иной степени рассеченные.

Цветки обоеполые и асимметричные, в цимоидных щитковидных соцветиях. Околоцветник в своей основе двойной, пятичленный, но чашечка, охватывающая нижнюю завязь, в ее свободной части обычно сильно редуцирована и превращена в надпестичное кольцо, которое при плодах разрастается. У валериан малозаметные зубцы чашечки превращаются в белый хохолок, способствующий расселению плодов с помощью ветра. Венчик валериановых трубчатый или воронковидный, сростнолепестный, с пятилопастным отгибом. В основании трубки венчика с одной стороны имеется мешковидное вздутие, внутри которого находятся волоски. Это вздутие, а также 3 или 4 асимметрично расположенные тычинки делают цветок полностью асимметричным. Нити тычинок прикреплены к трубке венчика и чередуются с его лопастями.

Гинецей в основе ценокарпный, образованный тремя сросшимися плодолистиками, из которых обычно нормально развивается только один, с единственным семязачатком. В силу этого сформировавшийся гинецей может считаться псевдомонокарпным. Завязь нижняя. Столбик один, простой, завершающийся трехлопастным рыльцем.

Пример формулы цветка:

валерианы лекарственная – $\uparrow \mathcal{Q}^{\mathcal{J}}_{+}\ Ca_0Co_{(5)}A_3G_{(\bar{3})\text{ или }(\bar{1})}$.

Плод – ценокарпий (патриния – *Patrinia*) или псевдомонокарпий (валериана): семянка, обычно снабженная хохолком из волосков (валериана) или разросшимся прицветным листом (патриния). Семена без эндосперма, с прямым зародышем. Валериановые – энтомофильные растения.

Многие валериановые содержат эфиры изовалериановой кислоты, алкалоиды и иридоиды; валепатриаты характерны для видов валерианы, но отсутствуют у патриний. Общеизвестно медицинское значение валерианы лекарственной, используемой еще со времен античности. Препараты ее применяют как успокаивающее средство. Сходным действием обладают некоторые виды патриний, нередко используемые в традиционных восточных медицинах. Некоторые валериановые содержат ароматические вещества и помимо медицинского применения издавна использовались в парфюмерии, например знаменитый индийский нард *(Nardostachys grandiflora = N. jatamansi)*, растущий в Гималаях и широко разводимый в культуре.

ПОДКЛАСС ЛАМИИДЫ — LAMIIDAE

Крупнейшая по числу видов и происходящая, по-видимому, от древних розид группа. К подклассу относятся многие высокоспециализированные представители отдела цветковых. Цветки ламиид всегда сростнолепестные и число частей их строго фиксировано. Подкласс объединяет 11 порядков.

ПОРЯДОК ГОРЕЧАВКОВЫЕ — GENTIANALES

Большой порядок, объединяющий 13 семейств.

Семейство логаниевые — Loganiaceae

Семейство объединяет примерно 12 родов и около 270 видов. На территории СССР дикорастущие представители семейства не встречаются. Логаниевые – растения преимущественно тропических и субтропических стран, где они обитают в подлеске или нижнем древесном ярусе и лишь немногие представители проникают в умеренные области. Наиболее известен род стрихнос *(Strychnos)* – 200 видов. Среди логаниевых – деревья, кустарники или лианы, реже травы. Многие виды стрихноса – лианы, снабженные крючковидно закрученными шипами – усиками, являющимися видоизмененными листьями.

Листья логаниевых простые, обычно кожистые, супротивные, часто с маленькими прилистниками. Цветки правильные, обоеполые, в цимоидных соцветиях или

крупные, одиночные, верхушечные. Околоцветник четырех- или пятичленный, двойной, чашечка сростнолистная, черепитчатая, т. е. чашелистики в бутоне налегают краями друг на друга, подобно черепице. Венчик трубчатый (или воронковидный), сростнолепестный. Тычинки обычно в одинаковом числе с лопастями венчика и, чередуясь с ними, прикреплены к трубке венчика или к зеву. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 2, реже 3 или 5 плодолистиков, образующих верхнюю двух- или трехгнездную завязь. Столбик обычно с головчатым или двухлопастным рыльцем.

Пример формулы цветка:

чилибуха *(Strychnos nux-vomica)* – ✳ ♀ $Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$.

Плод – ценокарпий: ягода (у рода стрихнос), реже коробочка. Семена иногда довольно крупные, с мощным эндоспермом и небольшим прямым зародышем. Логаниевые главным образом энтомофильные растения. Для семейства очень характерны растения-алкалоидоносы, нередко весьма ядовитые. Найдены иридоидные гликозиды.

Семена чилибухи, или рвотного ореха (Индия, Индокитай, Малайя), – главный источник алкалоида стрихнина, применяемого в научной медицине. Экстракты из коры нескольких южноамериканских видов, включая стрихнос ядоносный *(S. toxifera)*, используются индейцами как составная часть парализующего стрельного ядра кураре.

Семейство мареновые — Rubiaceae

Мареновые – одно из крупнейших семейств цветковых, в котором насчитывается почти 500 родов и 6500–7000 видов. В СССР естественно обитает около 260 видов, относящихся к 14 родам, из которых наиболее обычны виды подмаренников *(Galium)*.

Мареновые – космополитное семейство. Большая часть его видов распространена в тропиках и субтропиках, однако отдельные представители достигают Арктики и Антарктики. Мареновые заселяют различные местообитания, произрастают во влажных низинных и горных тропических лесах, иногда достигая верхнего полога леса. Обычны по берегам рек, опушкам, заболоченным лесам и даже болотам. Нередки мареновые и в областях с резко выраженным сухим климатом: в пустынях, полупустынях, саваннах и степях.

Большинство мареновых – деревья и кустарники, но в странах умеренного климата преобладают многолетние травы. Листья супротивные или мутовчатые, простые, чаще всего цельные, снабженные прилистниками. Иногда (виды марены – *Rubia*, подмаренника – *Galium*, рис. 183)

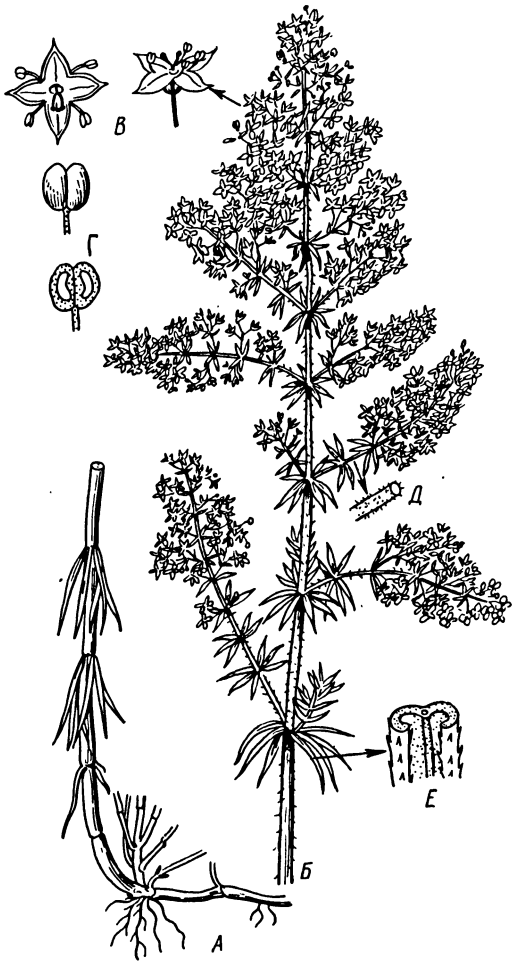


Рис. 183. Мареновые. Подмаренник настоящий (*Galium verum*). *А* – прикорневая часть стебля с корневищем; *Б* – репродуктивный побег; *В* – цветок; *Г* – плод схизокарпий (общий вид и продольный срез); *Д* – стебель; *Е* – лист (поперечный срез)

прилистники внешне неотличимы от листьев, что создает видимость мутовчатого листорасположения. Цветки правильные, обычно обоеполые, собранные в разнообразные цимоидные соцветия типа тирса, реже одиночные. Околоцветник двойной, чашечка и венчик из 4 или 5 срастающихся чашелистиков и лепестков. Чашечка нередко малозаметная, а венчик трубчатый или воронковидный, иногда достигающий значительной длины. Тычинки в одинаковом числе с лопастями венчика, чередуются с ними и прикреплены нитями к его трубке или зеву. Гинецей ценокарпный, сросшийся из двух плодолистиков. Завязь нижняя, двухгнездная, чаще всего со многими семязачатками в каждом гнезде. Столбик с головчатым или лопастным рыльцем. При основании столбика часто заметен нектарный диск.

Пример формулы цветка:

подмаренник настоящий *(G. verum)* — $* ♀ Ca_{(4)}Co_{(4)}A_4G_{(\bar{2})}$.

Плод — ценокарпий: коробочка, ягода, ценокарпная костянка, очень часты схизокарпии, т. е. сухие ценокарпии, распадающиеся продольно. Семена различны по величине и форме. Эндосперм имеется или отсутствует, зародыш прямой или согнутый. Опыление энтомофильное.

Многие мареновые алкалоидоносы, в них найдены также антрахиноны, антоцианины, аукубин, циклитолы, кумарины, танниды, иридоиды, ди- и тритерпеноидные гликозиды и другие биологически активные вещества.

Главнейшие хозяйственно важные растения семейства мареновых — кофейное дерево аравийское *(Coffea arabica)*, родина которого Эфиопия, и хинное дерево Леджера *(Cinchona ledgeriana)*, дико произрастающее в Южной Америке. Существует довольно много сортов кофейного дерева, семена которых различаются ароматом, содержанием алкалоида кофеина и т. д. Крупнейшими экспортерами кофе являются страны Южной Америки, прежде всего Бразилия. Хинная кора, получаемая от хинного дерева, — источник алкалоида хинина, широко используемого в медицине. Все виды хинного дерева происходят из Южной Америки, но крупнейшие его плантации находились в Индонезии.

Ценным лекарственным растением из этого же семейства считается рвотный корень, или ипекакуана *(Cephaelis ipecacuanha)*. Четковидные корни этого полукустарника из тропических лесов Бразилии, Колумбии и Центральной Америки содержат ряд алкалоидов и используются как превосходное отхаркивающее средство. В научной медицине СССР применяют корни марены красильной *(R. tinctorum)* как литолитическое средство.

Семейство кутровые — Apocynaceae

Кутровые — преимущественно тропическое семейство, включающее около 300 родов и 1500 видов. В СССР естественно произрастает чуть больше десятка видов, относящихся к 3 родам. В южных районах нашей страны широко культивируется крупный кустарник с мутовчато расположенными листьями и довольно большими яркими цветками — олеандр (*Nerium oleander*, рис. 184). Облик кутровых разнообразен. Чаще всего это кустарники или небольшие деревья, иногда лианы, реже травы и полукустарники. Отечественные виды, все сплошь травянистые или полукустарниковые растения, поселяются главным образом в степных или полупустынных районах южных областей европейской части СССР, Закавказья и Средней Азии. Большинство представителей содержит во всех органах белый латекс (млечный сок). Млечники их нечленистые. Листья кутровых простые, цельные, супротивные или мутовчатые, без прилистников.

Цветки правильные, обоеполые, в цимоидных соцветиях или одиночные. Околоцветник двойной, чаще всего пятичленный. Чашечка рассечена почти до основания и нередко у основания чашелистиков, с их внутренней стороны имеет железистые чешуйки. Лепестки, скрученные в бутоне, срастаются на большую часть их длины, образуя воронковидный, колокольчатый или блюдцевидный венчик. Характерной особенностью цветка кутровых следует считать придатки венчика, выставляющиеся из его зева.



Рис. 184. Кутровые. Олеандр (*Nerium oleander*)

Тычинок 5, они на очень коротких нитях, прикрепленных к трубке венчика. Их пыльники часто сближены между собой, нависая над рыльцем в виде конуса. Гинецей ценокарпный или почти апокарпный, образован 2 плодолистиками. Обычно плодолистики по всей или почти по всей длине свободны, но их столбики срастаются и заканчиваются наверху утолщенным рыльцем. Рыльце с боков обычно покрыто клейкими выделениями, воспринимающими пыльцу. Завязь верхняя.

Пример формулы цветка:

барвинок малый (*Vinca minor*) — * ♀ $Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$.

Плод кутровых — ценокарпий или почти апокарпий: двулистовка, плодики которой — листовки — срастаются лишь основаниями. Семена многочисленные, часто с хохолками из волосков, способствующих их распространению ветром.

Кутровые — насекомоопыляемые растения.

Представители семейства очень богаты индольными алкалоидами (свыше 500 соединений). В нескольких родах найдены сердечные гликозиды (кендырь — *Apocynum*, олеандр — *Nerium*, строфант — *Strophanthus*). Обнаружены цианогенные гликозиды, лейкоантоцианидины, сапонины, танниды, кумарины, фенолокислоты и тритерпеноиды.

Виды кутровых широко используются. Известнейшими декоративными растениями тропиков являются виды рода плюмерия (*Plumeria*). Очень декоративна тевтия перуанская (*Thevetia peruviana*), получившая название желтого олеандра. Американский вид кендырь коноплевый (*Apocynum cannabinum*) и близкие к нему отечественные виды дают хорошее волокно, используемое для изготовления грубых тканей и веревок.

Медицинское значение имеют виды рода раувольфия и прежде всего южноазиатская раувольфия змеиная (*Rauwolfia serpentina*). Из корней этого растения получают эффективные средства для лечения гипертонии. За рубежом препараты аналогичного действия вырабатывают из травы барвинка малого. Алкалоиды катарантуса розового (*Catharanthus roseus*) — средство для лечения лейкемии.

Сердечные гликозиды, содержащиеся в строфанте, кендыре и олеандре, широко используются в медицине.

Семейство ластовневые — Asclepiadaceae

Очень близкое к кутровым, преимущественно тропическое семейство, насчитывающее свыше 250 родов и около 3000 видов. Из них 39 видов произрастают в СССР. На Черноморском побережье Кавказа в зарослях кустарников и по опушкам лесов нередко встречается деревянистая лиана обвойник греческий (*Periploca graeca*), достигающая 10—12 м длины.

Ластовневые — многолетние травы (большинство отечественных представителей), лианы, а также кустарники и деревья. Многим из них свойствен белый латекс (млечный сок). Листья ластовневых простые, цельные, с маленькими прилистниками, супротивные или мутовчатые.

Цветки правильные, обоеполые, собраны в цимоидные соцветия. Околоцветник двойной, пятичленный. Чашечка почти до основания рассечена и, как правило, невелика. Лепестки срастаются на бо́льшую

часть их длины. Внутри венчика заметны несколько придатков, образующих одну или несколько «коронок», иногда срастающихся между собой. В ряде случаев эти придатки становятся вместилищами нектара. Очень своеобразно устроены андроцей и гинецей, где все приспособлено к высокоспециализированной энтомофилии. Своеобразна и пыльца, которая слипается в особые комочки — поллинии — и в таком виде переносится с цветка на цветок насекомыми-опылителями.

Гинецей из 2 сросшихся только на верхушке (в районе рыльца) плодолистиков, образующих верхнюю завязь.

Пример формулы цветка:

ластовень сирийский, или ваточник *(Asclepias syriaca)*, родом из Северной Америки — ✻ ♀ $Ca_{(5)}Co_{(5)}A_{(5)}G_{(2)}$.

Плод — вскрывающаяся двулистовка с многочисленными семенами, обычно снабженными хохолком из волосков, что способствует их распространению ветром.

В латексе ластовневых содержатся тритерпеноиды. Кроме того, у представителей семейства найдены алкалоиды и цианогенные гликозиды, сапонины и танниды.

Практическое значение ластовневых невелико. Помимо растений, имеющих декоративную ценность (ластовень), следует отметить несколько видов, имеющих медицинское применение. Наиболее известна марсдения кондуранго *(Marsdenia condurango)* — лиана из Южной Америки, дающая кору кондуранго, используемую при ряде заболеваний желудка. Другое лекарственное растение — обвойник греческий — содержит в коре сердечные гликозиды, которые ранее применялись в научной медицине. Ластовень сибирский *(Vincetoxicum sibiricum)* широко употребляется в традиционной тибетской медицине.

Семейство горечавковые — Gentianaceae

Горечавковые включают 1050 видов, объединенных в 83 рода. В СССР произрастают 135 видов горечавковых, относящихся к 12 родам. Наиболее крупный (400 видов) род семейства — горечавка (*Gentiana*), широко представлен во флоре нашей страны (рис. 185). Представление об облике отечественных горечавковых можно составить по двум растениям: горечавке желтой *(G. lutea)* — высокому травянистому многолетнику, естественно произрастающему в Закарпатье, и золототысячнику красному (*Centaurium erythraea*) — одно-, двулетнему невысокому (около 30 см) растению, встречающемуся в южной и средней полосах европейской части СССР и на Кавказе.

Распространены горечавковые очень широко. В умеренной зоне и в альпийском поясе господствуют травы, в тропиках и субтропиках — кустарники и лианы. Основное разнообразие видов — в северном полушарии. Горечавковые можно встретить в тундре, в степях, в лесах разных типов и широт, на лугах, по берегам водоемов, но особенно много их в горах, где в альпийском поясе горечавковые иногда создают аспект.

Листья у горечавковых супротивные (очередные у сверции — *Swertia*), простые, без прилистников. Цветки правильные, обоеполые, в тирсах или упрощенных цимоидных соцветиях. Околоцветник двойной, четырех-, пятичленный. Чашелистики сросшиеся, иногда лишь у самого основания, венчик сростнолепестный, трубчатый, воронковидный или колесовидный, в почке скрученный. Тычинки по числу лепестков, прирастают нитями к трубке венчика, чередуясь с его зубцами. Имеются разнообразные по форме нектарники. Гинецей ценокарпный, из 2 сросшихся плодолистиков, образующих верхнюю завязь. Столбик один, с головчатым или двухлопастным рыльцем.

Пример формулы цветка:

золототысячник красный — ✻ ♀ $Ca_{(5)}Co_{(5)}A_{(5)}G_{(2)}$.

Плод — ценокарпий: вскрывающаяся коробочка, редко ягода. Семена небольшие, многочисленные, имеющие эндосперм.

Горечавковые в большинстве перекрестноопыляемые растения, чему способствуют дихогамия и гетеростилия.



Рис. 185. Горечавковые. *А* – горечавка легочная (*Gentiana pneumonanthe*); *Б* – золототысячник красный (*C. erythraea*)

Представители семейства богаты иридоидными горькими гликозидами, флавонами, ксантонами, фенолокислотами, нередко алкалоидами. Очень обычен горький гликозид – генциопикрин.

Многие горечавковые издавна применяются как лекарственные растения. Классическим средством, возбуждающим аппетит, является корень горечавки желтой. Другим средством того же действия считается очень горькая трава золототысячника красного.

Семейство вахтовые — Menyanthaceae

Небольшое семейство водно-болотных многолетних корневищных трав, состоящее из 5 родов и около 50 видов. В СССР обитают только 4 вида, относящиеся к 3 родам. Семейство очень широко распространено по земному шару. Монотипный, т. е. содержащий только один вид, род вахта (вахта трехлистная – *Menyathes trifoliata*) встречается во всех внетропических областях северного полушария.

Листья простые, без прилистников, очередные, отходящие обычно от горизонтального корневища. У вахты трехлистной они трехраздельные. Соцветия цимоидные или же цветки одиночные. Цветки чаще обоеполые, правильные, довольно крупные, ярко окрашенные, всегда пятичленные. Околоцветник двойной; чашелистики срастаются лишь при основании, лепестки срастаются в короткую трубку. В бутоне они створчато сложены,

а не скручены, как у горечавковых. Тычинок 5, они спаяны основаниями с трубкой венчика и чередуются с его лопастями. Имеются 5 нектарников. Гинецей ценокарпный, из 2 сросшихся плодолистиков, образующих верхнюю одногнездную завязь. Столбик с лопастным рыльцем на верхушке.

Пример формулы цветка:

вахта трехлистная — $\ast\ \varphi\ Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$.

Плод — ценокарпий: вскрывающаяся коробочка. Семена многочисленные, с эндоспермом и маленьким зародышем.

В вахтовых обнаружены горькие гликозиды и близкие к ним по строению алкалоиды. В отличие от горечавковых вахтовые никогда не содержат генциопикрина. Медицинское значение имеет вахта трехлистная, водные извлечения из листьев которой увеличивают секрецию желудочного сока и оказывают желчегонное действие.

ПОРЯДОК МАСЛИНОВЫЕ — OLEALES

К этому порядку относится единственное семейство маслиновые (Oleaceae). Наиболее известный представитель семейства — маслина европейская *(Olea europaea)* — невысокое дерево, с глубокой древности культивируемое в Средиземноморье (рис. 186б). Из плодов маслины европейской прессованием получают важный пищевой продукт — оливковое масло, лучшие сорта которого известны под названием прованского. После повторных отжимов с подогревом получают техническое «деревянное» масло, имеющее зеленоватый цвет, используемое в технике. Оливковое масло применяется также в медицине в качестве растворителя.

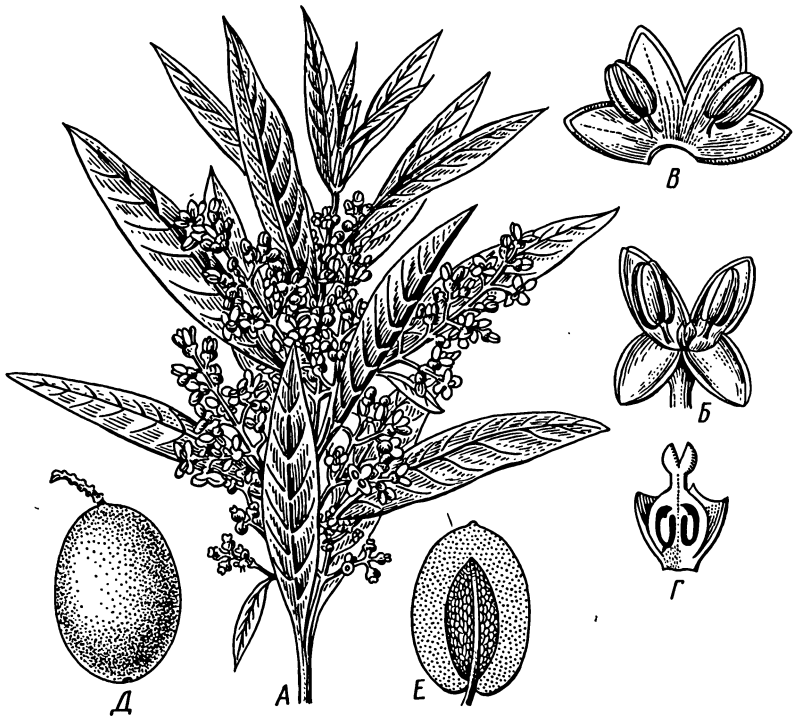


Рис. 186. Маслиновые. Маслина европейская (*Olea europaea*). *А* — цветущий побег; *Б* — цветок; *В* — венчик; *Г* — продольный разрез пестика; *Д* — плод; *Е* — продольный разрез плода

ПОРЯДОК ПАСЛЕНОВЫЕ — SOLANALES

Порядок объединяет 5 очень близких семейств, из которых только одно — пасленовые — имеет хозяйственное значение.

Семейство пасленовые — Solanaceae

Пасленовые — одно из важнейших семейств мировой флоры — насчитывают около 90 родов и не менее 2900 видов. В СССР естественно произрастают и культивируются 74 вида, относящихся к 15 родам. Облик пасленовых легко представить, вспомнив обычный картофель *(Solanum tuberosum)*, а также повсеместно распространенный двулетний травянистый сорняк белену черную *(Hyoscyamus niger)*, и довольно часто встречающийся лазящий полукустарник паслен сладко-горький *(Solanum dulcamara)*. Паслен — наиболее известный род пасленовых, включающий свыше 1700 видов, основная масса которых обитает в Южной Америке. Распространены пасленовые довольно широко, но наибольшая концентрация видов отмечена для Центральной и Южной Америки и Австралии. В СССР пасленовые не играют существенной роли в создании растительного покрова, но ряд видов довольно обычен по опушкам лесов и в зарослях невысоких кустарников.

Пасленовые — в основном многолетние травы или полукустарники, реже кустарники или даже небольшие деревья (в тропиках). Листья их простые, цельные или разнообразно рассеченные, как правило, очередные, всегда без прилистников. Правильные или слегка неправильные обоеполые цветки собраны в цимоидные соцветия, которые иногда редуцированы до единственного цветка (дурман). Сами цветки довольно крупные, с двойным пятичленным околоцветником. Чашелистики срастаются в пятизубчатую чашечку различной формы, а срастающиеся лепестки образуют трубчатый, колокольчатый или колесовидный венчик. Андроцей состоит из 5 тычинок, прикрепленных к трубке венчика и чередующихся с лопастями венчика. Гинецей ценокарпный, образован двумя срастающимися плодолистиками. Завязь верхняя, двугнездная или (в результате развития поперечных перегородок) четырехгнездная. Столбик один, с головчатым или двулопастным рыльцем. Семязачатки многочисленные.

Пример формулы цветка:

паслен дольчатый *(S. laciniatum)* — $* ♂ ♀ Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$.

Плод пасленовых — ценокарпий: обычно ягода, реже коробочка. Семена содержат обильный эндосперм. Пасленовые — перекрестноопыляющиеся энтомофильные растения, иногда (у картофеля) наблюдается самоопыление.

Семейство богато алкалоидоносами. Помимо алкалоидов, найдены стероидные сапонины, витанолиды, кумарины, флавоноиды, каротиноиды. Изредка встречаются антрахиноны.

Пасленовые — растения исключительной практической ценности. Семейство дало человечеству ряд важнейших пищевых и лекарственных растений. Первое место, несомненно, принадлежит картофелю, ежегодная продукция которого к середине XX в. приближалась к 300 млн. т, причем примерно третья часть приходилась на СССР. Родина культурного картофеля — Анды (Южная Америка), где до сих пор растет вероятный его дикий прародитель паслен андийский *(S. andigenum)*, отличающийся от обычного европейского картофеля лишь более длинными междоузлиями и некоторыми особенностями строения цветков.

Другое важное культурное растение из рода паслен — баклажан *(S. melongena)*. В диком виде он произрастает в Индии и Бирме, достигая в тропиках при многолетней культуре 4—6 м высоты. К пасленам очень близок томат, один из видов которого *(Lycopersicon esculentum)*, родом из Перу, возделывается сейчас по всей Земле от тропиков до умеренной зоны.

Из лекарственных растений укажем прежде всего на белладонну, или красавку *(Atropa belladonna)*, — источник широко применяемого в медицине алкалоида атропина. Кроме белладонны в научной



Рис. 187. Пасленовые. Дурман обыкновенный (*Datura stramonium*). *А* – побег с цветком и плодом; *Б* – плод; *В* – диаграмма цветка; *Г* – тычинка; *Д* – пестик; *Е* – завязь на поперечном срезе

медицине применяют препараты из видов дурмана (рис. 187) и белены, а также близкого к белладонне рода скополии *(Scopolia)*. Все эти растения ядовиты и иногда вызывают отравления. Виды рода никотиана *(Nicotiana)*, содержащие алкалоид никотин, – источники табака и махорки. Они происходят из Америки и завезены в Европу в конце XV – начале XVI в. В культуре наиболее обычен табак настоящий *(N. tabacum)*, значительно реже выращивается табак-махорка *(N. rustica)*. Листья махорки могут использоваться также для получения лимонной кислоты и препарата никотина – сульфата, используемого для борьбы с насекомыми – вредителями сельскохозяйственной продукции. Известно несколько декоративных пасленовых, из которых в СССР наиболее обычна южноамериканская петуния гибридная *(Petunia hybrida)*.

ПОРЯДОК ВЬЮНКОВЫЕ — CONVOLVULALES

В порядке только 2 семейства: вьюнковые (Convolvulaceae) и паразитное семейство повиликовых (Cuscutaceae). Вьюнковые растут в различных климатических зонах. Несколько видов рода вьюнок *(Convolvulus)* – злостные, трудноискореняемые корнеотпрысковые сорняки. К этому же семейству относится одно из ценнейших пищевых растений тропиков – батат, или сладкий картофель *(Ipomoea batatas)*. Другой вид ипомеи – ипомея слабительная *(I. purga)* – родом из влажных горных лесов Восточной Мексики – сильнейшее слабительное средство.

ПОРЯДОК СИНЮХОВЫЕ — POLEMONIALES

Порядок объединяет 2 семейства, представители семейства синюховых встречаются в СССР.

Семейство синюховые — Polemoniaceae

Синюховые – относительно небольшое семейство, включающее 17 родов и около 300 видов. Оно преимущественно американское и в СССР представлено только 24 видами, большинство которых относится к роду синюха *(Polemonium)*. Естественно произрастающее в СССР растение – синюха голубая *(P. caeruleum)* – многолетняя трава, довольно обычная по берегам рек, сырым лугам и зарослям кустарников, встречающаяся по всей лесной и лесостепной зоне к западу от Байкала.

Отечественные виды синюховых – многолетние корневищные травы с очередными или супротивными, обычно перисторассеченными листьями и верхушечными цимоидными соцветиями. Цветки довольно крупные, почти правильные, околоцветники двойные, пятичленные. Чашелистики и лепестки срастаются почти

до половины или более. Нити 5 тычинок прикреплены к трубке венчика и чередуются с его лопастями. Гинецей ценокарпный, из $\overline{3}$ плодолистиков, образующих верхнюю трехгнездную завязь. При основании завязи имеется диск, выделяющий нектар. Столбик один, на верхушке с трехраздельным рыльцем.

Пример формулы цветка:

синюха голубая — $\ast\ ♀\ Co_{(5)}Ca_{(5)}A_5G_{(3)}$.

Плоды — ценокарпии: вскрывающиеся коробочки, несущие многочисленные семена. Семена с эндоспермом и прямым или слегка изогнутым зародышем. Опыление энтомофильное.

У представителей семейства найдены тритерпеновые сапонины. Корни и корневища синюхи голубой используют в медицине как отхаркивающее средство. Флоксы *(Phlox)* — известные декоративные растения, происходящие из Северной Америки.

ПОРЯДОК БУРАЧНИКОВЫЕ — BORAGINALES

Этот порядок объединяет 7 семейств. Одно из них — семейство бурачниковые — широко представлено во флоре СССР.

Семейство бурачниковые — Boraginaceae

Семейство объединяет 100 родов и до 2500 видов. В СССР насчитывается около 450 видов бурачниковых, относящихся к 56 родам.

Виды незабудок *(Myosotis)*, очень обычные по увлажненным местам вдоль водоемов и речек, дают хорошее представление об облике мезофильных представителей этого семейства. Для широколиственных лесов характерна медуница неясная *(Pulmonaria obscura)* — одно из наиболее рано цветущих растений лесной зоны, способное расти под снегом (рис. 188). Однако многие бурачниковые — ксерофиты, т. е. приспособились к засушливым условиям существования. Травянистые представители бурачниковых обычны во флоре стран умеренного и субтропического климата и особенно



Рис. 188. Бурачниковые. Медуница (*Pulmonaria obscura*): *А* — цветущее растение; *Б* — прикорневые листья; *В* — цветок

многочисленны в районе Средиземноморья. В тропиках они относительно редки.

Листья бурачниковых простые, цельные, очередные, без прилистников, нередко содержат цистолиты. Они, как и стебли, покрыты характерными жесткими щетинистыми волосками, располагающимися на многоклеточных выростах эпидермы.

Парциальные соцветия цимоидные, устроенные обычно по типу завитка, но вся цветоносная часть побега представляет собой тирс. Цветки почти всегда правильные и обоеполые. Лишь у рода синяк (*Echium*) цветок явственно зигоморфный. Околоцветник двойной, четырех-, пятичленный. Чашечка сростнолистная, пятилопастная или пятизубчатая; при плодах она большей частью разрастается и иногда опадает вместе с ними. Венчик сростнолепестный, воронковидный или трубчатый, с пятилопастным или пятизубчатым отгибом. Его лепестки в бутонах черепитчато сложены или скручены. Окраска венчика различна, причем часто меняется на протяжении периода цветения у одного и того же растения. Чаще всего первоначально розовый вен-

чик позднее становится голубым, а желтый или белый – красноватым. Считается, что это связано с особенностями опыления, но достоверного объяснения пока нет. В зеве венчика часто развиваются чешуйки и пучки волосков, что считается приспособлением к насекомоопылению. Андроцей из 5 тычинок, прикрепленных нитями к трубке венчика. Гинецей – ценокарпный, сросшийся из двух плодолистиков, которые на ранних этапах развития разделяются продольно перегородкой, вследствие чего завязь оказывается четырехгнездной и четырехлопастной. Каждое гнездо содержит один семязачаток. Цельный, с маленьким головчатым или двухлопастным рыльцем столбик «выходит» из углубления между четырьмя лопастями завязи. Завязь верхняя, при основании окружена кольцевым диском, выделяющим нектар.

Пример формулы цветка:

окопник лекарственный *(Symphytum officinale)* – $* ♀ Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$.

У большинства отечественных бурачниковых плод ценобий, т. е. сухой дробный ценокарпий, распадающийся на 4 доли (эрема). Доли дробного плода очень часто покрыты крючковидными щетинками, что способствует их распространению животными и человеком. Реже плоды разносятся ветром, водой и т. д.

Представители семейства содержат нафтахиноны, фенолокислоты, танниды, пиролизидиновые алкалоиды, алантоин. Гормональной активностью обладают некоторые вещества, содержащиеся в корнях видов рода воробейник *(Lithospermum)*.

Хозяйственное значение бурачниковых невелико. Это прежде всего декоративные виды гелиотропов *(Heliotropium)* и незабудок. Алканна красильная *(Alkanna lechmanii = A. tinctoria)* дает безвредную растительную краску алканин, которую в Западной Европе иногда используют для окраски некоторых пищевых продуктов. Многие бурачниковые – неплохие медоносы. В народной медицине применяют ряд видов из родов чернокорень *(Cynoglossum)*, воробейник и бурачник *(Borago)*, но в научной медицине они пока не употребляются.

ПОРЯДОК НОРИЧНИКОВЫЕ — SCHOPHULARIALES

Порядок норичниковые – одна из наиболее специализированных и процветающих групп двудольных, объединяет 7 семейств. Часть этих семейств будет охарактеризована, для некоторых других укажем некоторых известных представителей. К семейству бигнониевые (Bignoniaceae), например, относится широко культивируемое в садах и парках южных районов нашей страны американское дерево – катальпа бигнониевидная *(Catalpa bignonioides)* с ее стручковидными плодами-коробочками, достигающими 30 см длины.

Среди педалиевых наиболее известен кунжут индийский *(Sesamum indicum)* – одно из лучших масличных растений тропиков Старого Света.

Семейство норичниковые — Scrophulariaceae

Большое семейство, насчитывающее не менее 250 родов и приблизительно 3000 видов. В СССР известно 47 родов и 680 видов этого семейства. Представление об облике норичниковых легко составить, вспомнив известнейшее культивируемое декоративное растение – львиный зев большой *(Antirrhinum majus)* родом из юго-западной Европы с его крупными резко неправильными двугубыми цветками.

Листья норичниковых простые, как правило, цельные, без прилистников, очередные, супротивные или мутовчатые. Соцветия цимоидные или ботриоидные. Цветки обоеполые, более или менее неправильные. Околоцветник двойной, чаще всего пятичленный. Чашечка правильная или двугубая, обычно пятизубчатая или пятилопастная, реже из 5 свободных чашелистиков (наперстянка – *Digitalis*). Один чашелистик нередко значительно меньше других. Венчик сростнолепестный, различный по форме: двугубый трубчатый, наперстковидный или почти колесовидный с относительно короткой трубкой (коровяк). В двугубом венчике верхняя губа образована 2, а нижняя – 3 лепестками. В нижней части трубки венчика иногда заметны мешковидный вырост (львиный зев) или шпора (льнян-

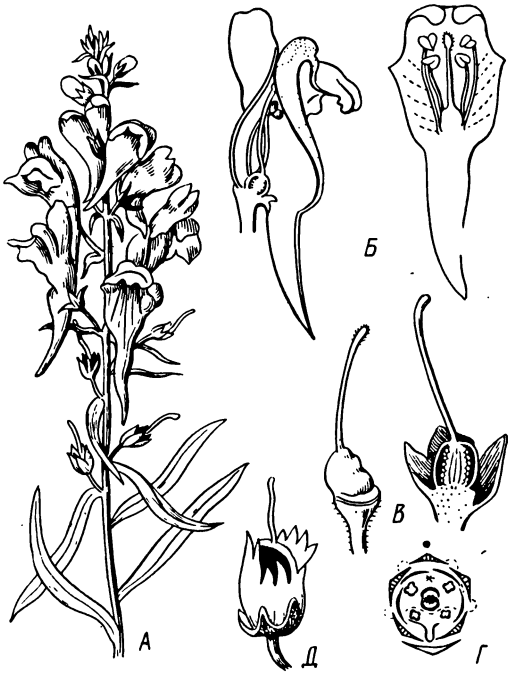


Рис. 189. Норичниковые. Льнянка обыкновенная (*Linaria vulgaris*). *А* – репродуктивный побег; *Б* – цветок (продольный срез); *В* – пестик (общий вид и продольный срез); *Г* – диаграмма цветка (неразвившаяся тычинка обозначена звездочкой); *Д* – плод (коробочка)

ка, рис. 189). Тычинок чаще 4, прикрепленных к трубке венчика. Две из них, как правило, длиннее других. Реже тычинок 5 (коровяк) или 5-я тычинка превращена в стаминодий (норичник – *Scrophularia*). Иногда (вероника – *Veronica*) цветки имеют только 2 тычинки. Гинецей норичниковых ценокарпный, образован 2 сросшимися плодолистиками. Завязь двугнездная, верхняя, с многочисленными семязачатками. Столбик простой, заканчивается головчатым или двухлопастным рыльцем. Нектар выделяется особым подпестичным диском, являющимся выростом оснований плодолистиков.

Примеры формул цветков:

львиный зев большой – ↑ ♀ $Ca_{(5)}Co_{(2+3)}A_4G_{(2)}$; коровяк медвежий *(Verbascum thapsus)* – ↑ ♀ $Ca_{(5)}Co_{(5)}A_5G_{(2)}$; вероника дубравная *(V. chamaedrys)* – ↑ ♀ $Ca_{(4)}Co_{(4)}A_2G_{(2)}$.

Плод – ценокарпий: вскрывающаяся различным образом коробочка. Семена небольшие, с прямым или согнутым зародышем и эндоспермом. Для норичниковых характерна энтомофилия.

Некоторые норичниковые содержат сердечные гликозиды из группы карденолидов. Найдены также стероидные и тритерпеновые сапонины, цианогенные гликозиды (в льнянках), нафтахиноны и антрахиноны, ауроны и иридоиды. Алкалоиды редки.

Практическое значение норичниковых в целом невелико, однако из видов наперстянок получают важнейшие кардиотонические средства. Красивоцветущие виды львиного зева, наперстянки и др. – хорошо известные декоративные растения закрытого и открытого грунта.

Семейство подорожниковые — Plantaginaceae

Небольшое семейство, объединяющее 265 видов, относящихся к 3 родам. В СССР встречаются 45 видов из 2 родов.

Наш обычный подорожник большой (*Plantago major*) с его розеткой прикорневых листьев и невзрачными цветками, густо сидящими на цветочной стрелке, дает хорошее представление об облике многих видов этого семейства. В главнейшем роде семейства – *Plantago* насчитывается примерно 260 видов. Будучи сорняками, ряд видов подорожниковых широко расселился по земному шару.

Все подорожниковые – многолетние или однолетние травы, изредка кустарнички. Листья без прилистников, обычно очередные, реже супротивные, очень часто собранные в прикорневую розетку. Небольшие обоеполые актиноморфные цветки собраны в верхушечные колосовидные соцветия или головки. Околоцветник двойной, чаще всего четырехчленный. Чашечка четырехлопастная или четырехраздельная. Венчик сростнолепестный, четырехлопастный, окрашенный или пленчатый. Тычинок обычно 4, прикрепленных к трубке венчика. Гинецей ценокарпный, из 2 плодолистиков, образующих верхнюю двугнездную или одногнездную завязь. Семязачатки немного-

численные, сидящие на осевых плацентах. Столбик с небольшим головчатым рыльцем.

Пример формулы цветка:

подорожник ланцетный *(P. lanceolata)* — $*\,♀\ Ca_{(4)}Co_{(4)}A_4G_{(2)}$.

Плод — ценокарпий: коробочка, вскрывающаяся крышечкой. Семена с маленьким прямым зародышем и мясистым эндоспермом, ладьевидные.

Подорожники — чаще ветроопыляемые растения, но иногда встречаются преимущественно насекомоопыляемые виды. Семена, выпадающие из вскрывшихся плодов, разносятся ветром. При увлажнении за счет слизи, находящейся в наружных клетках спермодермы, они прилипают к различным движущимся предметам, лапам животных, ногам людей и таким образом расселяются.

В подорожниках найдены полисахариды в виде слизи, фенолокислоты, иридоиды, флавоноиды и сахара.

Подорожники находят довольно широкое применение в народной и научной медицине. Чаще всего препараты из подорожников большого и блошного *(P. psyllium)*, распространенного от Западного Средиземноморья до Индии, используют в качестве ранозаживляющих, противовоспалительных и противоязвенных средств.

ПОРЯДОК ГУБОЦВЕТНЫЕ — LAMIALES

Высокоспециализированный порядок, объединяющий 3 семейства: вербеновые (Verbenaceae), губоцветные (Labiatae) и болотниковые (Callitrichaceae). Ниже будет охарактеризовано только одно, важное в хозяйственном отношении семейство губоцветных.

Семейство губоцветные — Labiatae, или Lamiaceae

Известно около 3500 видов губоцветных, объединяемых в 200 родов. В СССР число видов достигает около 1000, относящихся к 69 родам. Представители семейства легко узнаются в природе по характерному двугубому венчику, супротивным листьям и четырехгранным стеблям. Многие губоцветные хорошо известны жителям стран умеренного климата. Упомянем мяту *(Mentha)*, виды которой обычны по влажным местообитаниям. Виды огромного рода шалфей *(Salvia)*, насчитывающего 700 видов, напротив, связаны с относительно сухими местообитаниями (рис. 190). Наилучшее представление об облике отечественных представителей губоцветных можно составить, вспомнив широко распространенный сорняк — глухую крапиву, или яснотку белую *(Lamium album)*, листья которой, не имеющие прилистников, похожи на листья крапивы двудомной из семейства крапивных.

Губоцветные распространены очень широко, но Средиземноморье — главнейший центр их разнообразия. Здесь они составляют основной компонент растительных сообществ этого региона. Основная масса губоцветных — травы, полукустарники и кустарнички. Очень часто неодревесневшие части растений покрыты волосками и головчатыми железками, содержащими ароматические эфирные масла. Вид и строение этих железок под микроскопом весьма характерны и нередко служат для распознавания губоцветных в сырье. Околоцветник всегда двойной. Чашечка пятизубчатая, двугубая, правильная или неправильная. Венчик обычно двугубый. Крупная средняя доля нижней губы — своеобразная посадочная площадка для насекомых-опылителей. Немногие губоцветные, к числу которых относится мята, имеют почти правильный венчик. Тычинок обычно 4, прикрепленных к трубке венчика. Пара задних тычинок, как правило, короче передней пары. Иногда задние тычинки редуцированы (стаминодии), и тогда их число в цветке равно 2 (шалфей). Ниже места прикрепления тычинок, в трубке венчика, обычно имеется волосистое кольцо, защищающее запасы нектара от нежелательных визитеров.

Гинецей губоцветных весьма однообразен по строению. Он ценокарпный, образован 2 плодолистиками, каждый из которых затем делится пополам продольной перегородкой, при этом верхняя завязь становится четырехгнездной и четырехло-



Рис. 190. Губоцветные (яснотковые). Шалфей луговой (*Salvia pratensis*). *А* – прикорневая часть; *Б* – общий вид; *В* – цветок на продольном срезе; *Г* – тычинка с шарнирным приспособлением для опыления; *Д* – чашечка; *Е* – диаграмма цветка; *Ж* – продольный срез через нижнюю часть цветка яснотки пятнистой (*Lamium maculatum*):
1 – чашечка, *2* – венчик, *3* – столбик, *4* – лопасть завязи, *5* – семязачаток, *6* – нектарник

пастной. В каждом гнезде имеется по одному семязачатку. Столбик один с двухлопастным рыльцем отходит от оснований лопастей завязи. При основании завязи заметен окружающий ее нектароносный диск.

Примеры формул цветков:

яснотка белая (глухая крапива) – ↑♀ $Ca_{(5)}Co_{(2+3)}A_4\underline{G}_{(2)}$; шалфей лекарственный *(S. officinalis)* – ↑♀ $Ca_{(5)}Co_{(2+3)}A_2G_{(2)}$.

Плод губоцветных – ценокарпий: ценобий, распадающийся на 4 доли (эрема). Обычно плоды заключены в разрастающуюся чашечку, что способствует их распространению ветром. Семена чаще без эндосперма.

Большинство губоцветных – перекрестноопыляемые энтомофилы, поэтому строение их цветка приспособлено к опылению пчелами, шмелями или бабочками. Механизм опыления различен. Наиболее совершенный тип опыления отмечен у шалфеев. Суть его состоит в том, что насекомое, добывающее нектар, толкает головой часть тычинки, превращенную в рычажок. Под действием толчка вторая часть тычинки, несущая пыльник, наклоняется, ударяя насекомое по спинке, на которую высыпается некоторое количество пыльцы.

Семейство очень богато эфирно-масличными растениями. Помимо эфирных масел, найдены ди- и тритерпеноиды, сапонины, полифенолы и танниды, иридоиды, хиноны, кумарины и гормоны линьки насекомых. Алкалоиды редки и для всего семейства губоцветных не характерны.

Практическое значение губоцветных весьма велико. Многие виды культивируют в качестве декоративных растений открытого грунта. Упомянем очень обычный шалфей блестящий *(S. splendens)*

с его огненно-красными цветками, часто разводимый на клумбах. Значительное число губоцветных используется для получения эфирных масел, применяемых в парфюмерии и пищевой промышленности. Важнейшей культурой является мята перечная *(M. piperita)* — гибридный вид, содержащий в составе эфирного масла ценный терпеноид ментол. Кроме пищевой промышленности ментол находит употребление в составе многих лекарственных препаратов. В медицине применяют шалфей лекарственный; его эфирное масло обладает бактерицидным действием. В средние века он особенно высоко ценился, о чем свидетельствует стих: Cur moritur homo cui Salvia crescit in hortis (зачем умирать человеку, если шалфей растет в саду).

Из других представителей губоцветных, имеющих лекарственное значение, назовем пустырник сердечный *(Leonurus cardiaca)*, из травы которого получают препараты седативного действия. Гипотензивное средство — корни шлемника байкальского *(Scutellaria baicalensis)*. Цветки зайцегуба опьяняющего *(Lagochilus inebrians)*, растущего в Средней Азии, обладают кровоостанавливающим действием.

Эфирные масла лаванды узколистной *(Lavandula angustifolia = L. vera)* и филиппинского губоцветного пачули *(Pagostemon cablin)* — важный компонент ряда духов и одеколонов.

ПОДКЛАСС АСТЕРИДЫ — ASTERIDAE

Один из самых крупных по числу представителей подкласс покрытосеменных, к которому относятся 5 порядков, представляющих собой наиболее специализированные группы. Произошли астериды от вымерших примитивных розид. Наиболее известны представители порядков колокольчиковые (Campanulales) и астровые (Asterales).

ПОРЯДОК АСТРОВЫЕ ASTERALES

Монотипный, т. е. включающий только одно семейство, порядок сложноцветные — вершина эволюции энтомофильной линии развития двудольных.

Семейство сложноцветные Asteraceae или Compositae

Огромное семейство, уступающее по числу видов лишь орхидным. Известно не менее 20 000 видов, объединяемых примерно в 1200 родов. В СССР обитает и отчасти культивируется около 3900 видов, относящихся к 250 родам.

Облик сложноцветных можно легко представить, вспомнив общеизвестное растение — подсолнечник однолетний *(Helianthus annuus)* и виды ромашек. Сложноцветные примечательны цветками, собранными в соцветие корзинку, характерный вид которой позволяет узнавать их в природе без особых затруднений.

Сложноцветные селятся везде, где вообще возможно существование высших растений. Они встречаются в любых местообитаниях и редки только во влажных тропических лесах. Почти нигде не являясь доминантами растительных сообществ, сложноцветные тем не менее очень часто составляют существенную часть растительного покрова. Большинство сложноцветных — многолетние или однолетние травы, но в тропиках встречаются лианы, стеблевые или листовые суккуленты, кустарники и небольшие деревья до 10—15 м высотой. Листья сложноцветных без прилистников, простые, цельные или различным образом рассеченные, очень редко сложные. Листорасположение обычно очередное, реже супротивное. У многих представителей семейства имеются млечники, содержащие латекс (роды латук — *Lactuca*, осот — *Sonchus*, рис. 191, одуванчик — *Taraxacum* и др.).

Цветки сложноцветных собраны в очень характерные соцветия — корзинки. В подавляющем большинстве случаев отдельные корзинки представляют собой парциальную часть сложных агрегатных соцветий — колосьев, кистей, метелок или чаще цимоидов. Изредка (мордовник — *Echinops*) встречается даже головка корзинок, но в этом случае сами корзинки содержат только один-единственный цветок. Корзинка является ботриоидным соцветием, на что указывает последовательность распускания цветков — от периферии к центру. Основу корзинки состав-



Рис. 191. Сложноцветные. Осот полевой (*Sonchus arvensis*). *А* – репродуктивный побег; *Б* – схема соцветия; *В* – цветок

ляет расширенное окончание оси цветоноса, так называемое ложе соцветия, или общее цветоложе. Форма ложа соцветия разнообразная, как разнообразны и размеры корзинок, варьирующие от нескольких миллиметров до нескольких десятков сантиметров (у культурных форм подсолнечника). Цветоложе может быть выпуклым, вогнутым или плоским, ячеистым, ямчатым, гладким или несущим щетинистые или пленчатые выросты – прицветники. Снаружи ложе соцветия окружено обверткой, состоящей из более или менее сильно видоизмененных верховых листьев. Листочки обвертки располагаются в один, два или несколько рядов.

Число цветков в корзинке варьирует от нескольких сотен и даже тысяч (подсолнечник) до немногих или одного. Цветки сложноцветных, как правило, невелики, внешне могут существенно различаться между собой, но все они возникли от цветков единого типа строения. Они имеют двойной околоцветник, но чашечка чаще всего видоизменена и превращена в хохолок, состоящий из различного числа щетинок, волосков или пленок. Иногда чашечка полностью редуцирована. Венчик всегда сростнолепестный, но очень различный по форме. Очень часто он бывает актиноморфным, трубчатым, с пяти-, редко четырехлопастным или зубчатым отгибом. Цветки, имеющие такого рода венчик, называют *трубчатыми*. Краевые цветки в корзинках многих сложноцветных зигоморфного типа. Их венчик представляет собой цельную пластинку, сросшуюся из 3 лепестков, на что указывают либо три небольших зубца на ее верхушке, либо три продольные жилки. Такие цветки получили название *ложноязычковых*. Они обычно не имеют развитых тычинок и функционально являются женскими. Ложноязычковые цветки возникли из труб-

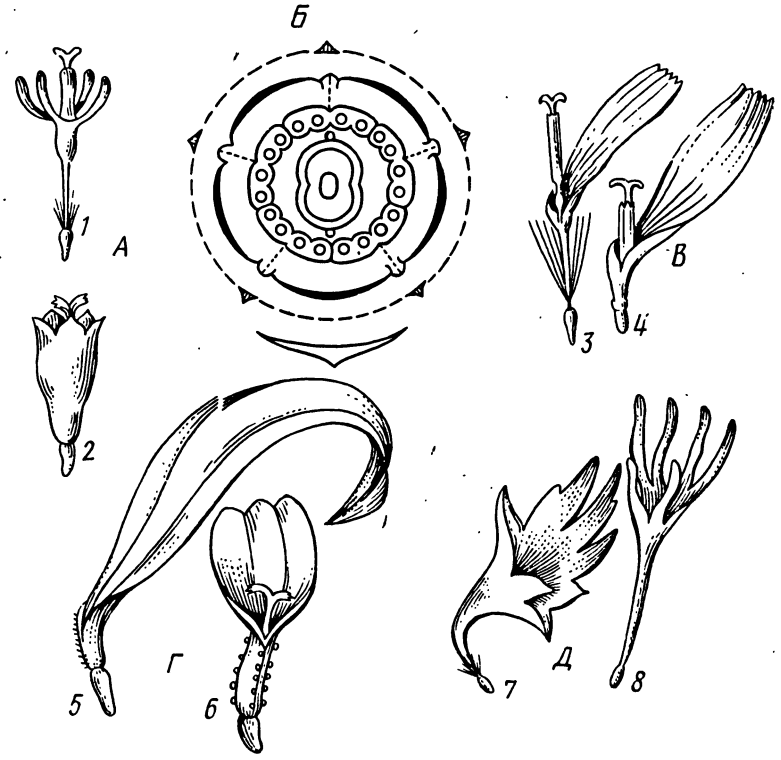


Рис. 192. Сложноцветные (астровые). Цветки различных типов. *А* – трубчатые; *Б* – диаграмма трубчатого цветка; *В* – язычковые; *Г* – краевые, ложноязычковые; *Д* – краевые, воронковидные:
1, *7* – василек синий (*Centaurea cyanus*), *2* – полынь горькая (*Artemisia absinthium*), *3* – одуванчик лекарственный (*Taraxacum officinale*), *4* – цикорий обыкновенный (*Cichorium inthybus*), *5* – подсолнечник однолетний (*Helianthus annuus*), *6* – тысячелистник обыкновенный (*Achillea millefolium*), *8* – василек луговой (*Centaurea jacea*)

чатых; переходным типом считаются цветки с двугубым венчиком, сохранившиеся у некоторых тропических сложноцветных. Биологический смысл возникновения подобных цветков очевиден. Они призваны привлекать насекомых-опылителей своей яркой контрастной окраской и крупными размерами (рис. 192).

Аналогичную сигнальную функцию выполняют своеобразные краевые цветки василька *(Centaurea)*, получившие название *воронковидных*. Они бесплодные, обычно увеличенные в размерах, и число зубцов их ярко окрашенного венчика варьирует от 6 до 9. Сложноцветные, имеющие трубчатые цветки, принято выделять в особое подсемейство астровые (Asteroideae, или Tubuliflorae).

Другое подсемейство – латуковые (Lactucoideae, или Liguliflorae) характеризуется только *язычковыми*, реже двугубыми цветками. Венчик язычковых цветков резко неправильный и образован 5 лепестками, сросшимися в одну пластинку. Нередко на верхушке пластинки венчика заметны пять зубцов либо видны пять жилок, указывающих на число сросшихся лепестков. Язычковые цветки возникли из правильных трубчатых.

Андроцей обоеполых трубчатых и язычковых цветков состоит из 5 тычинок. Нити тычинок свободные, прикреплены к трубке венчика, а пыльники слипаются между собой боковыми сторонами и образуют пыльниковую трубку, через которую проходит столбик. Гинецей псевдомонокарпный, сросшийся из 2 плодолистиков, образующих нижнюю одногнездную завязь с единственным семязачатком, прикрепленным к дну завя-

зи. Столбик заканчивается двухлопастным рыльцем. Цветки, как и неодревесневшие части многих сложноцветных, нередко покрыты эфирномасляными железками характерного строения.

Примеры формул цветков:

одуванчик обыкновенный *(T. officinale)* — язычковый цветок: ↑☌ $Ca_0Co_{(5)}A_{(5)}G_{(\bar{2})}$; ромашка лекарственная *(Chamomilla recutita)* — трубчатый цветок: ✳ ☌ $Ca_0Co_{(5)}A_{(5)}G_{(\bar{2})}$; краевой ложноязычковый: ↑ ♀ $Ca_0Co_{(0+3)}A_0G_{(\bar{2})}$; подсолнечник однолетний — трубчатый цветок, как и у ромашки; краевой ложноязычковый цветок: $Ca_0Co_{(0+3)\text{ или }(3)}A_0G_0$.

Плоды сложноцветных — псевдомонокарпии: сухие невскрывающиеся односемянные семянки. Очень часто они снабжены разнообразного вида паппусом, хохолком из волосков. Семена без эндосперма, с прямым зародышем.

Подавляющее большинство сложноцветных — насекомоопыляемые растения. Насекомых привлекает прежде всего нектар, выделяющийся при основании столбика, а также пыльца. Помимо нормального полового процесса, у сложноцветных довольно часто наблюдается апомиксис (одуванчик, род ястребинка — *Hieracium*), чем отчасти объясняется видовое многообразие этих родов. Интересно отметить, что не нуждающийся в опылении одуванчик тем не менее привлекает многочисленных насекомых, собирающих обильную пыльцу. Это своего рода «отвлекающий маневр», направленный на то, чтобы снизить шансы успешного опыления соседствующих с одуванчиком растений и тем самым уменьшить возможную конкуренцию.

Огромное семейство сложноцветных чрезвычайно богато продуктами вторичного метаболизма. У них часто встречаются производные сесквитерпенов, особенно их лактоны. Известно довольно много сложноцветных-алкалоидоносов; выделены тритерпеновые сапонины, кумарины, флавоноиды. Виды подсемейства латуковых, содержащие латекс, бедны эфирными маслами. Напротив, эфирные масла обычны в подсемействе астровых, не содержащих латекс, а некоторые сложноцветные содержат инулин — полисахарид, заменяющий у этого семейства крахмал.

Среди сложноцветных много полезных растений, находящих разнообразное хозяйственное использование. Из пищевых растений следует отметить прежде всего подсолнечник однолетний — южноамериканское растение, с середины прошлого века ставшее в России основной высокорентабельной масличной культурой. В качестве овощного растения в Западной Европе широко используют артишок *(Cynara scolimus)*, разводимый ради мясистого съедобного «цветоложа». Находят применение в качестве пищевых два вида цикория *(Cichorium)*, топинамбур, или земляная груша *(Helianthus tuberosus)*, полынь-эстрагон *(Artemisia dracunculus)*, употребляемая как пряность, и др. Некоторые виды сложноцветных имеют техническое применение. Древним красильным растением, известным в Египте еще за 3000 лет до н. э., является сафлор красильный *(Carthamus tinctorius)*. Кок-сагыз *(Taraxacum kok-saghyz)* и тау-сагыз *(Scorzonera tau-saghyz)* — растения из Средней Азии, содержащие латекс, использовали некоторое время в СССР для получения природного каучука. Многие сложноцветные культивируют в качестве декоративных растений. Среди них — гербера *(Gerbera)*, астра *(Aster)*, хризантемы *(Callistephus)*, георгины *(Dahlia)*, бархатцы *(Tagetes)*, рудбекия *(Rudbeckia)* и др.

Несколько видов сложноцветных зарекомендовали себя в научной медицине как ценные лекарственные растения. Прежде всего это ромашка аптечная *(Chamomilla recutita)*, препараты из которой обладают бактерицидным и противовоспалительным действием; полынь горькая *(Artemisia absinthium)* — средство, стимулирующее аппетит, листья мать-и-мачехи *(Tussilago farfara)* — отхаркивающее средство. В качестве глистогонного используют нераспустившиеся корзинки полыни цитварной *(Artemisia cina)* — эндемичного вида немногих районов Южного Казахстана и Северного Таджикистана. Классическим желчегонным средством научной медицины считаются со-

цветия бессмертника песчаного *(Helichrysum arenarium)*. Находят применение в медицине также соцветия ноготков *(Calendula officinalis)*, пижмы обыкновенной *(Tanacetum vulgare)*, арники горной *(Arnica montana)*, корни одуванчика *(Taraxacum officinale)*, трава череды трехраздельной *(Bidens tripartita)* и тысячелистника *(Achillea millefolium)*.

КЛАСС ЛИЛИОПСИДЫ, ИЛИ ОДНОДОЛЬНЫЕ — LILIOPSIDA ИЛИ MONOCOTYLEDONES

Класс однодольные включает 4 подкласса, 104 семейства, 3000 родов и около 63 000 видов. Считается, что древнейшие однодольные произошли от примитивных двудольных.

ПОДКЛАСС АЛИСМАТИДЫ — ALISMATIDAE

Представители этого самого маленького подкласса однодольных, объединяющего всего около 485 видов, относящихся к 18 семействам, родственны примитивным двудольным, в частности представителям порядка Nymphaeales. Некоторые из них сохранили примитивный признак – апокарпный гинецей. Все представители этого подкласса – водные или болотные травы. Многие алисматиды широко расселились по земному шару и довольно хорошо известны. Упомянем сусак зонтичный *(Butomus umbellatus)* из

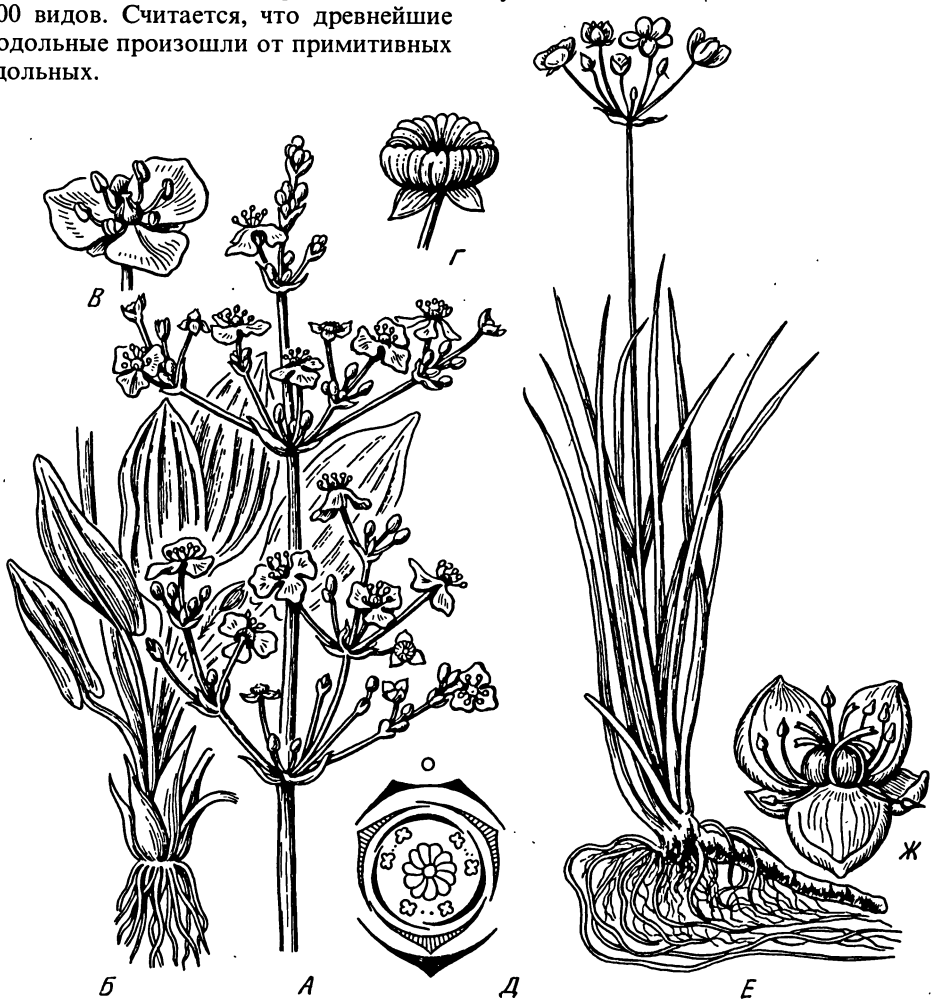


Рис. 193. Частуховые и сусаковые. Частуха обыкновенная (*Alysma plantago-aquatica*). *А* – соцветие; *Б* – прикорневая часть; *В* – цветок; *Г* – плод (апокарпий); *Д* – диаграмма цветка. Сусак зонтичный (*Butomus umbellatus*); *Е* – общий вид; *Ж* – цветок

семейства сусаковых (Butomaceae), широко встречающийся в неглубоких водоемах почти на всей территории СССР (рис. 193). Повсеместно распространены также частуха обыкновенная *(Alisma plantago-aquatica)* и стрелолист обыкновенный *(Sagittaria sagittifolia)* – оба вида из семейства частуховых – Alismataceae. Еще один представитель алисматид – водяная чума, или элодея канадская *(Elodea canadensis)*, заполняет многие неглубокие водоемы Европы, вытесняя прочую водную растительность. Виды рдестов *(Potamogeton)* из семейства рдестовых – обычнейшие обитатели медленно текущих рек, речек и неглубоких озер. Некоторые представители подкласса находят применение лишь в народной медицине.

ПОДКЛАСС ЛИЛИИДЫ — LILIIDAE

Лилииды – крупнейший подкласс однодольных, объединяющий $^{9}/_{10}$ общего числа видов этого класса. К лилиидам относятся 21 порядок и около 74 семейств. Сюда входят все важнейшие семейства однодольных, за исключением пальм и аронниковых. В целом лилииды более эволюционно продвинуты, чем представители предыдущего подкласса. В отличие от алисматид лилииды – преимущественно сухопутные растения, хотя среди них встречаются иногда и обитатели влажных мест и водоемов. Систематика подкласса разработана недостаточно и находится в стадии усиленного изучения, поэтому интересующиеся ею могут столкнуться с фактом значительного расхождения в расположении, объеме и числе семейств у разных авторов.

ПОРЯДОК ЛИЛЕЙНЫЕ — LILIALES

Этот порядок объединяет 9 семейств. Наиболее обычны в нашей флоре представители семейств лилейных (Liliaceae) и ирисовых (Iridaceae). Из других упомянем небольшое семейство мелантиевых (Melanthiaceae), к которому относятся роды чемерица *(Veratrum)* и безвременник *(Colchicum)*. Для ирисовых характерны мясистые корневища или луковицы, завязь у них нижняя. Наиболее известен род ирис, или касатик *(Iris)*, ряд видов которого культивируется на клумбах. Рыльца цветков шафрана посевного *(Crocus sativus)* используют в качестве красящей добавки в пищевой промышленности.

Семейство лилейные — Liliaceae (s. str.)

Семейство содержит 10 родов и около 470 видов. В СССР естественно и отчасти в культуре произрастает около 230 видов, относящихся к 7 родам. Классическим примером лилейных являются широко культивируемые тюльпаны *(Tulipa)* – гибриды нескольких дикорастущих видов. Представители семейства распространены главным образом в умеренных областях Западной и Восточной Азии и в Гималаях.

Лилейные – многолетние травянистые луковичные растения. Все лилейные гео-



Рис. 194. Лилейные. Гусиный лук желтый (*Gagea lutea*)

фиты, многие из них эфемероиды. Цветоносные стебли могут быть облиственными или безлистными. Строение луковиц весьма разнообразно, но всегда имеются отходящие от них втягивающие контрактильные корни. Цветки, разнообразные по величине и форме, актиноморфные, обоеполые, собранные чаще всего в кисти. Околоцветник венчиковидный, из 6 свободных или сросшихся листочков, расположенных в два круга. Тычинок 6, также расположенных в два круга. Гинецей ценокарпный, состоит из 3 плодолистиков. Завязь верхняя, обычно с многочисленными семязачатками, рыльце трехлопастное.

Пример формулы цветка:

гусиный лук желтый (*Gagea lutea*, рис. 194) – $* ♀ P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$.

Плод лилейных – вскрывающаяся коробочка. Цветки опыляются насекомыми, которых чаще всего привлекает нектар. Представители лилейных в принятом здесь объеме мало исследованы химически. Найдены полисахариды в виде слизей и алкалоиды. Среди лилейных много декоративных растений. Наиболее известны тюльпаны и виды лилий *(Lilium)*.

ПОРЯДОК АМАРИЛЛИСОВЫЕ — AMARYLLIDALES

В порядок включают до 15 семейств. В СССР встречаются главным образом представители семейств асфоделовых (Asphodelaceae), гиацинтовых (Hyacinthaceae), луковых (Alliaceae) и амариллисовых (Amaryllidaceae). Кроме того, в Крыму и Закавказье из семейства агавовых (Agavaceae) культивируются виды родов агава *(Agave)* и юкка *(Yucca)*.

Из асфоделовых назовем обычнейший комнатный листовой суккулент родом из Африки – алое древовидное *(Aloë arborescens)*, широко используемое как лекарственное в народной и научной медицине. В хозяйственном отношении наиболее важны виды семейства луковых.

Семейство луковые — Alliaceae

К семейству относится 32 рода и примерно 750 видов. В СССР естественно произрастают и культивируются 313 видов, относящихся к 2 родам, из которых 310 принадлежат роду лук *(Allium)*. Наибольшего разнообразия луковые достигают в северном полушарии. Все луковые – травянистые луковичные или корневищные многолетники, иногда эфемероиды. Листья представителей семейства обычно прикорневые, бесчерешковые, узкие, линейные, иногда дудчатые или трубчатые вследствие разрушения внутренней паренхимы. Цветки до цветения заключены в пленочный чехол и образуют цимозное зонтиковидное соцветие, которое располагается на верхушке безлистного побега, часто именуемого цветочной стрелкой. Околоцветник шестичленный, доли его свободные или при основании спаянные, располагаются в два круга. Листочки околоцветника окрашенные, и тогда он венчиковидный, или пленчатые и невзрачные, и тогда он чашечковидный. Тычинок 6, обычно срастающихся с околоцветником. Гинецей ценокарпный, из 3 сросшихся между собой плодолистиков, образующих верхнюю трех- или одногнездную завязь с несколькими или многими семязачатками. Столбик один, рыльце цельное.

Пример формулы цветка:

лук репчатый (*A. cepa*, рис. 195) – $* ♀ P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$.

Плод – ценокарпий: чаще всего вскрывающаяся коробочка. Семена мелкие, с обильным эндоспермом и маленьким зародышем. В цветках луковых имеются щелевидные нектарники, располагающиеся в стенках плодолистиков. Они нередко выделяют обильный нектар, привлекающий разнообразных насекомых, способствующих перекрестному опылению. Для луковых довольно характерно так называемое «живорождение». Суть его заключается в том, что в соцветиях при основании цветоножек образуются небольшие луковички. Эти луковички, опадая и укореняясь, дают нормально развитые растения. Подобное «живорожде-

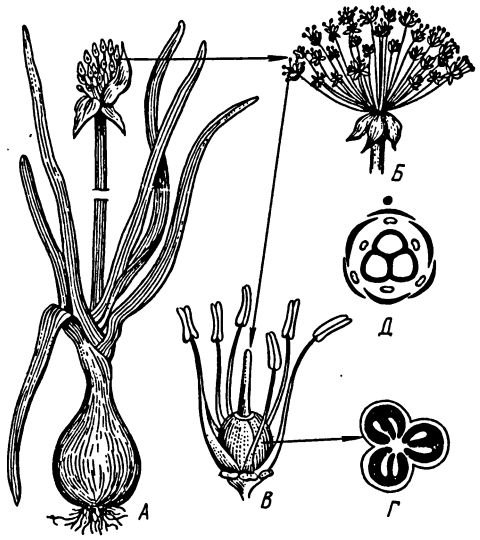


Рис. 195. Луковые. Лук репчатый (*Allium cepa*). *А* – общий вид; *Б* – соцветие простой зонтик; *В* – цветок с удаленным околоцветником; *Г* – завязь (поперечный срез); *Д* – диаграмма цветка

ние» очень обычно, например для чеснока *(Allium sativum)*, который почти не размножается семенами.

Многие луковые содержат серосодержащие соединения – диаллилдисульфид и диаллилтрисульфид, определяющие специфический луковый или чесночный вкус и запах. Кроме того, в луковых найдены стероидные сапонины.

Луки как культурные растения сопутствуют человеку с глубокой древности. Популярность лука и чеснока как ценных пищевых и лекарственных растений общеизвестна. В СССР наиболее широко культивируются лук репчатый и чеснок, происходящие из Средней Азии. В мировом сельском хозяйстве широко возделываются лук-батун *(A. fistulosum)* родом из Китая, лук-порей *(A. porrum)* и шнитт-лук *(A. schoenoprasum)*, родина которых – Западная Европа. Во многих местах Кавказа и Сибири население широко использует в пищу дикорастущие виды лука победного *(A. victorialis)* и лука медвежьего *(A. ursinum)*, называемых в народе черемшой или колбой.

Все луки, помимо отличных вкусовых качеств, хорошие витаминоносы, содержащие главным образом витамин С. Известны также их бактерицидные свойства, используемые в современной медицине.

Семейство амариллисовые — Amaryllidaceae

Амариллисовые по преимуществу тропическое и субтропическое семейство, в котором насчитываются около 65 родов и примерно 900 видов. В СССР естественно произрастают и широко культивируются 37 видов, относящихся к 7 родам. В СССР они сосредоточены преимущественно в горах Средней Азии, Кавказа и Крыма.

Жителям северных стран наиболее известны нарциссы *(Narcissus)*, 2–3 вида которых обычны в культуре и являются излюбленными декоративными растениями.

Все амариллисовые – луковичные или корневищные многолетние травы, нередко ведущие себя как эфемероиды. Их листья плоские, линейные, собраны в прикорневой розетке. Цветки обоеполые, актиноморфные или зигоморфные, на длинных безлистных цветоносах, собранные в зонтиковидные соцветия. Доли околоцветника обычно венчиковидные, ярко окрашенные, трехчленные, располагающиеся в 2 круга, свободные или срастающиеся в трубку. Для цветка многих амариллисовых характерны особые выросты в виде трубки или небольшой оборочки над зевом околоцветника. Эти выросты получили название короны, или привенчика. Они возникают из разросшихся оснований тычиночных нитей либо из долей околоцветника.

Тычинок обычно 6; располагаются они чаще всего в два круга. Нити тычинок нередко прирастают к трубке околоцветника. Гинецей ценокарпный, из 3 сросшихся плодолистиков, завязь трехгнездная, нижняя, с несколькими или многими семязачатками. Столбик нитевидный, с головчатым или трехлопастным рыльцем.

Пример формулы цветка:

галантус снежный (*Galanthus nivalis*, рис. 196) – $* \, ♀ \, P_{3+3}A_{3+3}G_{(3)}$.

Плод амариллисовых – ценокарпий: вскрывающаяся коробочка или ягода. Семена с эндоспермом и маленьким пря-



Рис. 196. Амариллисовые. Подснежник белый (*Galanthus nivalis*)

мым зародышем. В некоторых случаях (у галантуса и белоцветника – *Leucojum*) семена имеют особые придатки, охотно поедаемые муравьями, которые способствуют распространению этих растений.

У многих представителей семейства найдены алкалоиды. Чаще всего амариллисовые используют в качестве красивоцветущих декоративных растений открытого и закрытого грунта (нарциссы, галантусы, кливии). В последние десятилетия в медицине для получения некоторых медицинских препаратов стали применять алкалоидоносные виды унгернии *(Ungernia)*, галантуса и нарцисса.

ПОРЯДОК СПАРЖЕВЫЕ — ASPARAGALES

Порядок включает 8 небольших семейств, среди которых наиболее важны ландышевые (Convallariaceae), иглицевые (Ruscaceae) и спаржевые (Asparagaceae).

Семейство ландышевые — Convallariaceae

В семействе 23 рода, объединяющие 230 видов. В СССР естественно произрастают 33 вида и 7 родов. Представление об облике представителей семейства можно составить, вспомнив обычнейшее растение лесов европейской части СССР – ландыш майский *(Convallaria majalis*, рис. 197*)*. Распространены ландышевые главным образом в северном полушарии.

Это многолетние корневищные травы, обычно не имеющие развитых сосудов в надземной части. Листья с дуговидным жилкованием отходят непосредственно от корневища или расположены по всему стеблю.

Цветки обычно некрупные, в кистевидных соцветиях. Околоцветник венчиковидный или чашечковидный, обычно трехчленный, реже двух- или четырехчленный. Доли околоцветника более или менее сросшиеся или почти свободные. Тычинок обычно 6, реже 4. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 3, реже 2 плодолистиков. Завязь верхняя, с числом гнезд, равным числу плодолистиков. Столбик один, разделенный на верхушке на несколько рылец, число рылец соответствует числу плодолистиков.

Примеры формул цветков:

купена душистая *(Polygonatum odoratum)* – $*\,♂\,♀\ P_{(3+3)}A_6G_{(3)}$; майник двулистный *(Maianthemum bifolium)* – $*\,♂\,♀\ P_{(2+2)}A_4G_{(2)}$; ландыш майский – $*\,♂\,♀\ P_{(3+3)}A_{3+3}G_{(3)}$.

Плод ландышевых – ценокарпий: чаще всего это сочная ягода с немногими семенами. Семена с эндоспермом. Часто на семенах заметны ариллусоподобные образования, привлекающие муравьев. Опыление перекрестное, осуществляемое насекомыми. Плоды поедают птицы или другие животные, способствуя тем самым распространению семян.

У ряда ландышевых найдены сердечные гликозиды из группы карденолидов, а также стероидные сапонины. Общеизвестно медицинское применение ландыша майского, препараты из которого относят

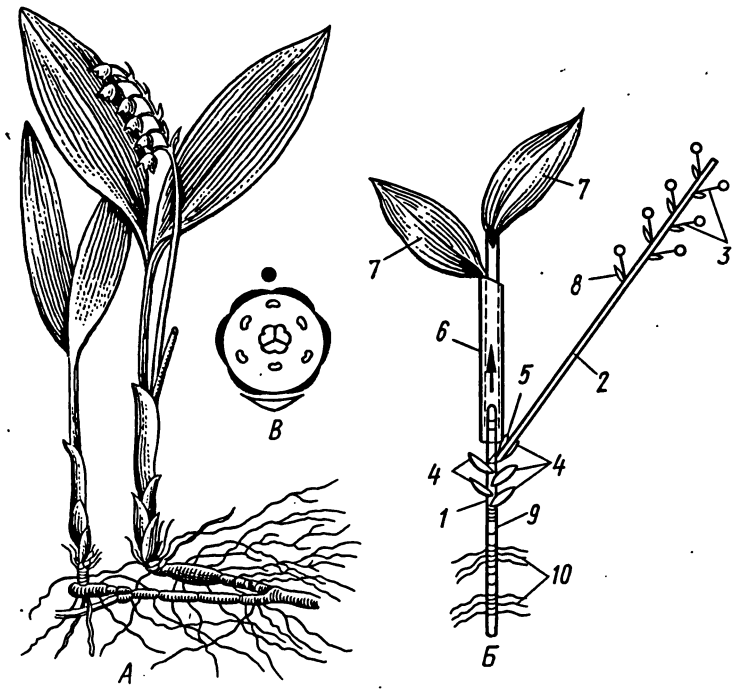


Рис. 197. Ландышевые. Ландыш майский (*Convallaria majalis*). *А* – общий вид; *Б* – схема строения; *В* – диаграмма цветка:

1 – главная ось (всегда вегетативная), *2* – ось второго порядка (репродуктивный побег), *3* – оси третьего порядка, заканчивающиеся цветком (цветоножки), *4* – низовые чешуевидные листья, *5* – предлист бокового побега, *6* – замкнутые влагалища зеленых листьев (*7*), формирующие ложный стебель, *8* – прицветник, *9* – корневище, *10* – придаточные корни

к числу популярнейших кардиотонических (сердечных) средств.

Семейство спаржевые – Asparagaceae

В семействе 2 рода и примерно 300 видов. В СССР естественно произрастает 31 вид, относящийся к одному роду аспарагус *(Asparagus)*.

Распространены спаржевые в Европе, Азии и Африке, главным образом в странах с засушливым климатом. Это многолетние корневищные травы. Листья спаржевых редуцированы до мелких пленчатых чешуй, а мелкие веточки превращены в филлокладии. Цветки спаржевых раздельнополые и растения двудомные. Плод – ягода.

Некоторые африканские виды спаржи – обычные комнатные растения. Белые и сочные молодые побеги спаржи лекарственной *(A. officinalis)* в Западной Европе употребляют в пищу как деликатесный овощ.

ПОРЯДОК ДИОСКОРЕЙНЫЕ – DIOSCOREALES

В порядок включают 5 семейств. Одно из них – триллиевые (Trilliaceae) – содержит род парис, или вороний глаз *(Paris)*. Вороний глаз четырехлистный *(P. quadrifolia)* – довольно обычное, но ядовитое растение влажных хвойных лесов. Свое название род получил из-за характерного плода – сочной черной ягоды.

Семейство диоскорейные – Dioscoreaceae

К семейству относятся 5 родов и 650 видов, большая часть которых входит в род диоскорея *(Dioscorea)*. Представители семейства обитают преимущественно в тропиках и субтропиках. В СССР встречается только 3 вида, 2 из них относятся к роду диоскорея, а один –

к роду тамус *(Tamus)*. Отечественные диоскорейные произрастают на Кавказе, в Крыму и на Дальнем Востоке.

Все виды диоскорейных — многолетние травянистые и кустарниковые, часто вьющиеся или лазящие растения, большей частью с мощными подземными или полуподземными клубнями, реже с корневищами. Листья очередные, нередко сердцевидные при основании, иногда лопастные. В пазухах листьев некоторых тропических диоскорейных образуются воздушные клубни, представляющие собой видоизмененные побеги. Цветки в цимоидных соцветиях, мелкие, раздельнополые, и тогда растения двудомные, реже цветки обоеполые (рис. 198).

Околоцветник из 6 сросшихся в короткую трубку долей, расположенных в два круга. Тычинок в мужских и обоеполых цветках 6, расположенных в два круга и прикрепленных к трубке околоцветника. Гинецей ценокарпный, сросшийся из 3 плодолистиков, образующих трехгнездную нижнюю завязь. На верхушке завязи в женских и обоеполых цветках располагается короткий столбик, заканчивающийся трехлопастным рыльцем.

Пример формулы цветков:

диоскорея кавказская *(D. caucasica)* — ✻ ♂ $P_{(3+3)}A_{3+3}G_0$; ✻ ♀ $P_{(3+3)}A_{\text{стаминодии}}G_{(3)}$.

Плоды диоскорейных — ценокарпии: крылатые вскрывающиеся коробочки, содержащие обычно крылатые семена. У видов рода тамус плод — ягода.

Наиболее обычная группа соединений, сосредоточенная в подземных частях диоскореи и тамуса, — стероидные сапонины. С этим связано их использование в медицине, поскольку извлекаемые из клубней диоскорей сапонины служат основой для полусинтетического получения разного рода гормонов стероидного строения. За рубежом для этих целей используют несколько мексиканских, а также китайских видов. В СССР нашли применение прежде всего корневища диоскореи нипонской *(D. nipponica)*, произрастающей на Дальнем Востоке и являющейся источником антисклеротического препарата. Аналогично использовались корневища диоскореи кавказской *(D. caucasica)*, заросли которой были почти уничтожены в результате нерациональной заготовки.

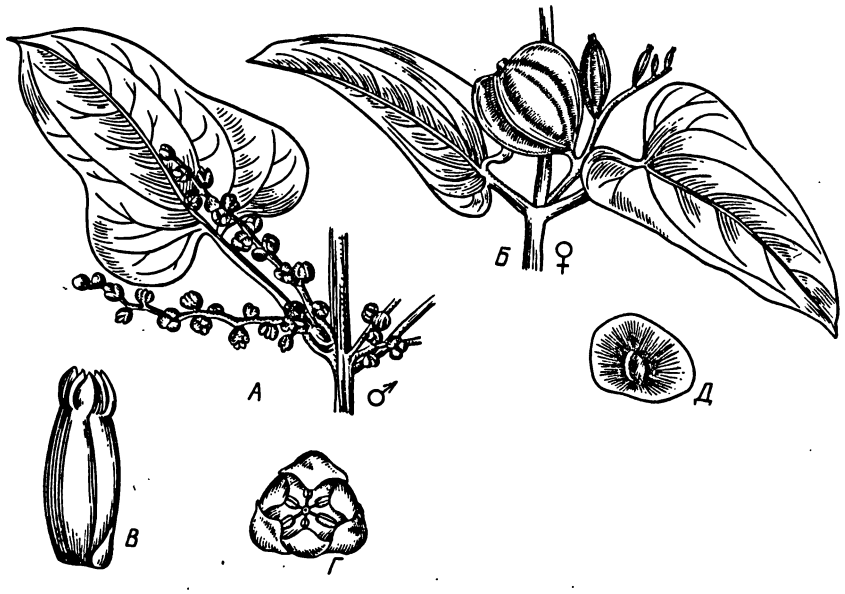


Рис. 198. Диоскорейные. Диоскорея батат, или ямс (*Dioscorea batatas*). *А* — репродуктивные побеги мужского и *Б* — женского растений; *В* — пестичный цветок; *Г* — тычиночный цветок; *Д* — семя

Делаются попытки получить биологически активные соединения диоскорей методом культуры тканей. Подземные клубни ряда видов диоскорей — так называемый ямс — богаты крахмалом и не содержат сапонинов, это один из древнейших видов пищи населения тропических стран.

ПОРЯДОК ОРХИДНЫЕ – ORCHIDALES

К порядку относится единственное семейство орхидные. Орхидные считаются вершиной энтомофильной ветви эволюции однодольных.

Семейство орхидные — Orchidaceae

Крупнейшее семейство цветковых растений, объединяющее около 750 родов и примерно 25 000 видов. В СССР естественно произрастают около 180 видов, принадлежащих к 47 родам.

Мир орхидных — совершенно особый мир экзотических растений, не имеющий себе подобных среди цветковых (рис. 199). Самое общее представление об этом уникальном во многих отношениях семействе можно составить, вспомнив воспроизводимые во многих книгах рисунки орхидей, относящихся к роду башмачок *(Cypripedium)* с их характерным крупным цветком, напоминающим туфельку. Крупнейший род орхидных — род дендробиум *(Dendrobium)*, насчитывающий 1400 видов, обитает в тропиках стран Азии и Африки.

Орхидные — космополиты. Они встречаются почти во всех пригодных для обитания высших растений областях Земли, однако 90% их видового состава сосредоточено в тропиках. Растут орхидные повсюду: от болот и водоемов до сухих степей и даже пустынь. Орхидные — травы разнообразного вида и разных размеров — от нескольких сантиметров до нескольких метров (лианы до 30—40 м), обладающие симподиальным, реже моноподиальным ростом. Все многообразие орхидных можно свести к двум основным экологическим типам: эпифитам и наземным орхидеям. Эпифиты — растения тропиков. Очень часто у орхидей побеги с укороченными междоузлиями луковицеобразно утолщаются. Такие утолщения получили название псевдобульб. Корни наземных орхидей благодаря накоплению полисахаридов нередко утолщаются и превращаются в клубнекорни. Клубнекорни бывают округлыми или пальчатыми. В медицине некоторые из них использовались под названием клубней салепа. Листья у орхидных простые, обычно очередные, располагающиеся двухрядно. Соцветия чаще всего колосо-

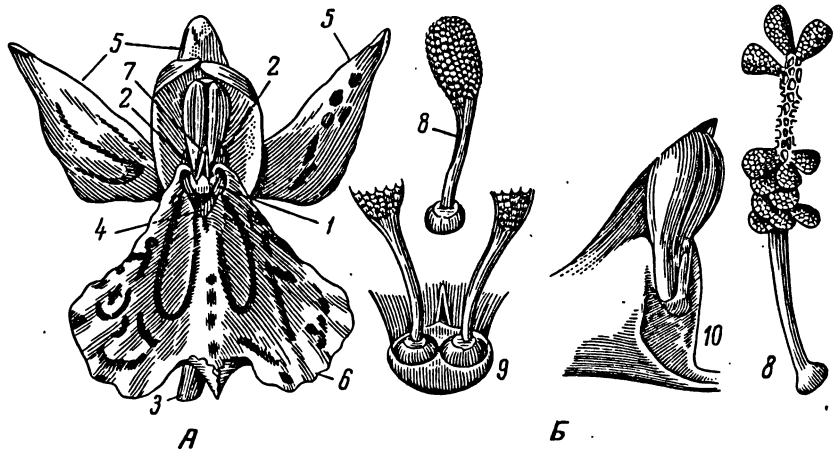


Рис. 199. Орхидные. Строение цветка однотычиночных орхидных. *А* — пальчатокоренник (ятрышник) пятнистый (*Dactylorhiza maculata*); *Б* — ятрышник мужской (*Orchis mascula*):

1 — рыльце, *2* — стаминодий, *3* — шпорец, *4* — вход в шпорец, *5* — доли наружного круга околоцветника, *6* — губа, *7* — клювик, *8* — поллинарий, *9* — вскрытая сумочка с подушечками-прилипальцами, *10* — колонка-гиностемий (вид сбоку)

видные, кистевидные или метелковидные, но иногда развивается только один крупный цветок. У тропических орхидей длина соцветий может достигать нескольких метров.

Цветок – наиболее характерная часть орхидей, позволяющая легко определить их систематическое положение. По внешнему виду обоеполые цветки орхидных необычайно разнообразны, но почти всегда устроены по одному и тому же типу, сходному с типом цветков лилейных. Околоцветник резко неправильный (зигоморфный), а 6 долей его располагаются в два круга. Наружные доли часто менее яркие и более или менее одинаковые. Их иногда называют чашелистиками. Внутренние доли лепестковидные, ярко окрашенные и различаются по величине и форме. Средняя доля обычно образует так называемую губу, которая у видов рода башмачок напоминает туфельку. Нередко этот же лепесток в задней своей части вытянут в виде шпоры.

У небольшой части орхидных имеются 3 тычинки, одна из которых располагается на наружном круге, а 2 – на внутреннем. В цветках остальных развита только одна тычинка наружного круга. Нить этой тычинки объединена со столбиком и рыльцем в единую колонку, или гиностемий. Колонка – характернейший диагностический признак орхидных. Пыльца объединена в общую массу, так называемый *поллинарий*. Поллинарии легко извлекаются из пыльцевого гнезда и приклеиваются к телу собирающего нектар насекомого особым приспособлением – прилипальцем.

Гинецей орхидных ценокарпный, образованный 3 сросшимися плодолистиками. Завязь нижняя, одно- или трехгнездная. В процессе развития цветка завязь скручивается (ресупинация) и к концу бутонизации цветок разворачивается на 180°. В силу этого губа оказывается расположенной в удобном для посадки насекомых положении.

Пример формулы цветка:

пальчатокоренник пятнистый, или ятрышник пятнистый *(Dactylorhiza maculata)* – $\uparrow ♀ P_{3+3}A_1G_{(\bar{3})}$.

Плоды орхидных – ценокарпии: вскрывающиеся сухие или мясистые коробочки. Семена многочисленные, очень мелкие, с зародышем, нередко состоящим всего из нескольких клеток. Семена разносятся ветром, но для их прорастания необходима встреча с грибом-симбионтом. Без симбиоза с грибом, гифы которого доставляют прорастающему семени необходимые органические питательные вещества, дальнейшее развитие орхидеи не происходит. У орхидных наблюдается строго перекрестное опыление, осуществляемое насекомыми. Процесс опыления сложен и очень специализирован. У ятрышников насекомых привлекает нектар, скапливающийся в шпоре цветка. Насекомое садится на губу, просовывает голову в полость, ведущую в шпорец, и натыкается на пыльцевые гнезда единственной тычинки. При этом поллинарии крепко приклеиваются прилипальцами к голове насекомого. Когда насекомое извлекает голову из цветка, оно вытаскивает приклеившиеся поллинарии, которые первоначально располагаются вертикально. Во время полета насекомого, примерно через 30 с, поллинарии подсыхают и изгибаются вперед под углом 90°. При посещении следующего цветка изогнувшиеся поллинарии попадают точно на липкое рыльце пестика, приклеиваются и остаются на нем.

В корнеклубнях орхидных сосредоточены полисахариды. Мясистые плоды центральноамериканской лианы – ванили плосколистной *(Vanilla planifolia)* содержат ароматичное вещество фенольной природы – ванилин. У многих орхидных обнаружены алкалоиды необычного строения. Найдены также фенолокислоты, танниды, флавоноиды, кумарины и терпеноиды.

Орхидеи – своеобразные «аристократы» среди растений. Культура их трудна, но во многих странах красивоцветущие виды из родов дендробиум *(Dendrobium)*, цимбидиум *(Cymbidium)*, ванда *(Vanda)* и других разводятся на промышленной основе и высоко ценятся любителями. В начале XX в. была открыта возможность выращивания орхидей путем заражения их грибом от материнского растения. В настоящее время широко ис-

пользуются приемы размножения орхидных с помощью культуры тканей. Крупнейшие экспортеры культивируемых орхидей – Сингапур и Гавайские острова.

Высушенные и ферментированные плоды ванили плосколистной под названием «палочек ванили» употребляют как пряность в пищевой промышленности. Округлые или пальчатые клубни салепа заготавливались главным образом от растений из родов ятрышник *(Orchis)*, пальчатокоренник *(Dactylorhiza)* и кокушник *(Gymnadenia)* и использовались в медицине в качестве общеукрепляющего и обволакивающего средства.

ПОРЯДОК ИМБИРНЫЕ – ZINGIBERALES

Порядок объединяет 8 почти исключительно тропических семейств, ряд представителей которых имеет большое хозяйственное значение. Упомянем прежде всего банан *(Musa × paradisiaca)* – гибридный вид из семейства банановых (Musaceae), во множестве сортов культивируемый в тропиках. Большое значение имеет имбирь *(Zingiber officinale)* – травянистый многолетник из тропической Азии, корневище которого – источник известной одноименной пряности (семейство имбирные – Zingiberaceae). Другой вид того же семейства – элеттария кардамомум *(Elettaria cardamomum)*, происходящая из Индии и Цейлона, дает еще одну важную пряность – кардамон, представляющую собой зрелые плоды-коробочки с семенами. Виды куркумы *(Curcuma)* используются как красители и в косметике. Все упомянутые виды, исключая банан, применяются в восточных традиционных медицинах. Корневища маранты тростниковой *(Marantha arundinacea)* из семейства марантовых (Maranthaceae), родина которой Южная Америка, дают крахмал аррорут, употребляемый в научной медицине западноевропейских стран и в пищевой промышленности.

ПОРЯДОК ОСОКОВЫЕ – CYPERALES

К порядку относится только одно семейство.

Семейство осоковые – Cyperaceae

Осоковые – обширное семейство, включающее около 120 родов и 5600 видов. В СССР обитает около 560 видов, относящихся к 22 родам. Некоторые осоковые хорошо известны. К числу их относятся камыш озерный *(Scirpus lacustris)* – высокое (до 2,5 м) растение с почти безлистными стеблями, часто образующее обширные заросли в озерах и прудах, и многочисленные (до 1500) виды осок *(Carex)*, распространенные по всему земному шару. Многие осоковые, встречаясь в массовом количестве, играют существенную роль в формировании растительного покрова заболоченных территорий всех климатических поясов.

Подавляющее большинство осоковых – многолетние корневищные травы, не имеющие вторичного роста, но иногда достигающие 1,5–4 м высоты. Многие осоковые богаты кремнеземом, жестки и поэтому малоценны как корма. Стебли их чаще трехгранные, но могут быть и округлыми. Листья осоковых, как правило, узкие, с длинными, охватывающими цветоносный побег влагалищами. Листовые влагалища замкнутые, переходящие в линейную или узколанцетную, часто трехгранную, шероховатую от мелких крепких, обращенных вниз зубчиков пластинку. В месте перехода влагалища в пластинку у осок имеется небольшой вырост – так называемый язычок (см. рис. 204).

Мелкие невзрачные обоеполые или однополые цветки осоковых собраны в колоски. Они в свою очередь образуют колосовидные, метельчатые, зонтиковидные или кистевидные соцветия. У видов осок женские цветки редуцированы до одного и заключены в так называемый мешочек. Он представляет собой прицветник, срастающийся краями в колбовидное образование, открытое сверху. Околоцветник, если имеется, состоит из 6 или 3 чешуй, часто видоизменен и превращен в щетинки или волоски. Тычинок в обоеполых и мужских цветках обычно 3; они имеют длинные поникающие нити. Гинецей псевдомонокарпный, образованный 3, реже 2 сросшимися плодолистиками, формирующими верхнюю

завязь с одним семязачатком. Столбик обычно длинный, с 2—3 довольно длинными рыльцами.

Примеры формул цветков:

осока пузырчатая *(C. vesicaria)* — $\ast\ \sigma\ P_0A_3G_0$; $\ast\ \varphi\ P_0A_0G_{(3)\ или\ (1)}$; камыш озерный — $\ast\ \varphi\ P_6A_3G_{(3)\ или\ (1)}$.

Плод осоковых псевдомонокарпный. Перикарпий его часто склерифицирован, поэтому его следует считать орехом. Нередко трехгранные или шаровидные орехи заключены в разросшийся мешочек. Семя одно, с обильным крахмалистым или маслянистым эндоспермом и небольшим зародышем. Почти все осоковые — ветроопыляемые растения (анемофилы). Плоды чаще всего распространяются при помощи ветра (анемохория), чему способствуют волоски при плодах или разросшиеся мешочки. Иногда агенты распространения плодов — вода или животные.



Рис. 200. Осоковые. Пушица влагалищная (*Eryophorum vaginatum*). *А* — общий вид, *Б* — обоеполый цветок

Семейство осоковых химически изучено недостаточно. Известно, что в клубнях сыти съедобной, или чуфы *(Cyperus esculentus)*, возделываемой в Средиземноморье, содержатся крахмал, сахар и жирное масло. Используется как пищевое растение. Имеются также сведения о наличии у ряда осоковых эфирных масел, таннидов, фенолокарбоновых кислот, сесквитерпеноидов и флавоноидов. Из осоки парвской *(Carex brevicollis)* был выделен алкалоид бревиколлин, который некоторое время применялся в научной медицине в качестве маточного средства. Сейчас осоки медицинского значения не имеют. Некоторые виды их используются в качестве кормовых растений невысокого качества. Многие осоковые, например пушица (*Eriophorum*, рис. 200), обильно встречающиеся на болотах, — существеннейшие торфообразователи. Из нильского папируса *(Cyperus papyrus)* много веков получали материал, заменявший бумагу.

ПОРЯДОК ЗЛАКИ — POALES

Порядок включает единственное семейство злаков. Наряду с орхидными и сложноцветными злаки — одна из вершин морфологической эволюции цветковых растений.

Семейство злаки — Gramineae, или Poaceae

Злаки играют выдающуюся роль в жизни человека и занимают господствующее положение при формировании ряда типов травянистой растительности — лугов, степей, прерий и пампасов, а также саванн. Известны примерно 900 родов и до 11 000 видов злаков. В СССР естественно произрастает и культивируется свыше 1500 видов злаков, относящихся

к 198 родам. Облик злаков достаточно характерен и они узнаются без особых затруднений.

Злаки — космополитное семейство, одинаково хорошо представленное как в тропиках, так и в странах умеренного и холодного климата. Все виды семейства не способны ко вторичному росту, но у представителей подсемейства бамбуковых мощные стебли одревесневаются, достигая у тропических видов 25—30 и даже 40 м высоты. Среди злаков много однолетников, но преобладают многолетние виды. Ветвление осуществляется близ основания, где находится так называемая *зона кущения*. Особенности ветвления в зоне кущения определяют жизненную форму того или иного злака. Стебель почти всех представителей семейства — соломина, членистая в узлах и чаще всего полая в междоузлиях. Листья злаков очередные, разделены на охватывающее стебель незамкнутое или замкнутое листовое влагалище и линейную шиловидную или ланцетную пластинку с параллельным жилкованием. При основании пластинки листа очень часто располагается перепончатый вырост, называемый язычком или *лигулой*. На корневищах листья видоизменены и представляют собой более или менее кожистые чешуи. Влагалища служат защитой для междоузлий, довольно долго сохраняющих способность к вставочному, или интеркалярному, росту. Отмершие влагалища нижних листьев предохраняют основания побегов от чрезмерного испарения или перегрева. Лигула препятствует проникновению воды, а с нею — грибков и бактерий внутрь влагалища.

Цветки злаков обычно обоеполые. Раздельнополые цветки, например у кукурузы, встречаются редко. Они собраны в сложные ботриоидные соцветия различного типа — метелки, кисти или колосья. Основой всех этих соцветий являются очень характерные для всего семейства элементарные соцветия — *колоски*. Каждый такой колосок может содержать от одного до многих цветков. Типичный многоцветковый колосок состоит из оси, близ основания которой располагаются две чешуи, не несущие в пазухах цветков. Это так называемые верхняя и нижняя колосковые чешуи. Нередко на верхушках они заканчиваются щетинистыми выростами — остями. *Колосковые чешуи* — это видоизмененные листья, причем их расширенная часть соответствует влагалищам листьев, а ость — их пластинкам. Выше колосковых чешуй на оси располагаются цветки. Их число имеет важное систематическое значение. Каждый цветок сидит на собственной короткой оси, которая по отношению к оси колоска может считаться осью второго порядка. Оси цветков выходят из пазух нижних цветковых чешуй. Выше основания нижней цветковой чешуи с противоположной стороны оси цветка находится верхняя цветковая чешуя. Она имеет два продольных ребра — киля и более или менее заметную выемку на верхушке. *Цветковые чешуи* считаются видоизмененными листьями.

Выше верхней цветковой чешуи на оси цветка располагаются две маленькие бесцветные чешуйки, называемые *лодикулами*. Полагают, что это остатки околоцветника. Большинство злаков имеет 3 свободные тычинки, но у некоторых групп (рис и бамбуки) 6 тычинок. Относительно строения гинецея единого мнения нет. Принято считать, что в его основе лежат 3 сросшихся плодолистика, образующие одногнездную верхнюю завязь с одним семязачатком, т. е. гинецей у злаков псевдомонокарпный. Столбик заканчивается двумя перистыми рыльцами. Иногда, например у бамбуков, рылец 3 (рис. 201, 202).

Пример формул цветков:

рис *(Oryza sativa)* — $\uparrow ♀ P_2A_{3+3}G_{(3)\text{ или }(1)}$;
овес *(Avena sativa)* — $\uparrow ♀ P_2A_3G_{(3)\text{ или }(1)}$.

Плод злаков — псевдомонокарпий: зерновка, у которой пленчатый околоплодник плотно прилегает к семени и иногда слипается со спермодермой (семенной кожурой). Редко (у некоторых тропических бамбуков) зерновка с сочным или одревеневающим перикарпием. Большую часть единственного семени составляет эндосперм. Зародыш сравнительно небольшой. Большинство злаков ветроопыляемые растения. Опыление пе-



Рис. 201. Злаки. Теоретическая диаграмма цветка злака (редуцированные члены цветка показаны точками):
1 – ось колоска, *2* – нижняя цветковая чешуя, *3* – цветковые чешуи, *4* – лодикулы, *5* – тычинки

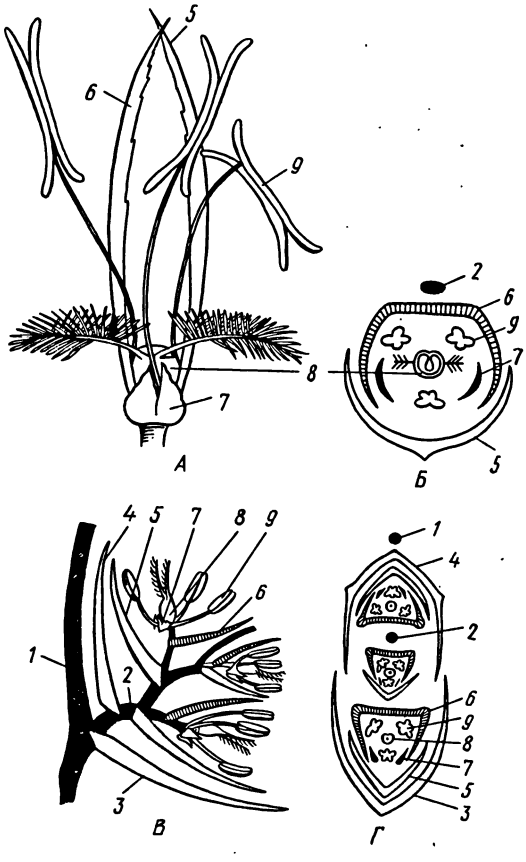


Рис. 202. Цветок и колосок злака (схема). *А* – цветок; *Б* – диаграмма цветка; *В* – трехцветковый колосок; *Г* – диаграмма колоска:
1, *2* – ось колоска, *3* – нижняя колосковая чешуя, *4* – верхняя колосковая чешуя, *5* – нижняя цветковая чешуя, *6* – верхняя цветковая чешуя, *7* – лодикулы, *8* – гинецей, *9* – андроцей

рекрестное. Обычно вегетативное размножение с помощью ползучих корневищ или укореняющихся побегов.

Говоря о химическом составе злаков, прежде всего следует отметить крахмал, накапливающийся в зерновках. В злаках обнаружены сапонины, цианогенные гликозиды, фенолокислоты, кумарины, флавоноиды и терпеноиды, изредка встречаются алкалоиды.

К злакам принадлежат три главные «хлеба» человечества: рис *(Oryza sativa)*, ежегодные сборы которого в настоящее время приблизились к 500 млн. т, культурные виды пшеницы *(Triticum)*, урожаи которых превышают 400 млн. т, и кукуруза *(Zea mays)*, дающая ежегодно около 150 млн. т зерновой продукции.

Родина риса – однолетнего тропического злака – восточная часть Индии, примыкающая к дельте Ганга. В настоящее время ареал культурного риса охватывает всю тропическую зону и достигает ряда районов умеренного климата (в СССР – на Кубани, в устье Волги и Южном Казахстане). Возникновение культуры однолетнего злака пшеницы связывают с Передней Азией. В северном полушарии северная граница возделывания пшеницы в некоторых местах достигает 65° с. ш. Маис, или кукуруза, – древний хлеб американских индейцев – в конце XV в. вышел за пределы Америки и распространился по всей зоне тропиков и субтропиков, глубоко заходя в зону умеренного климата (примерно до 50° с. ш.).

Второстепенными хлебными растениями являются ячмень *(Hordeum vulgare)*, из которого получают перловую крупу и ячменную муку; овес, считающийся преимущественно фуражной культурой; рожь *(Secale cereale)*, сорго *(Sorghum vulgare)* и просо *(Panicum miliaceum)*. Огромное значение в жизни человечества играет также сахарный тростник *(Saccharum officinarum)*, дающий более половины мирового производства сахара. Кроме того, злаки – важные кормовые растения. Они являются основными компонентами естественных сенокосов и пастбищ. Лучшие по своим кормовым качествам виды злаков введены в культуру. Техническое значение имеют многие бамбуки, разнооб-

разно используемые в местах их массового произрастания. В СССР довольно широко применяется тростник обыкновенный *(Phragmites australis)*, часто неверно называемый камышом.

В медицине важную роль при производстве разнообразных лекарственных форм играет крахмал злаков, главным образом пшеницы, риса и кукурузы. В качестве лекарственных употребляют столбики с рыльцами цветков кукурузы (желчегонное средство).

ПОДКЛАСС АРЕЦИДЫ – ARECIDAE

Относительно небольшая, очень своеобразная и древняя группа однодольных, к которой относится примерно десятая часть видов этого класса. Арециды, подобно алисматидам и лилиидам, очевидно, произошли от вымершей многолетней корневищной травы, не имевшей сосудов.

ПОРЯДОК ПАЛЬМЫ ARECALES

Включает единственное семейство пальмы.

Семейство пальмы – Arecaceae, или Palmae

Пальмы – семейство древовидных однодольных. Характерная форма роста, присущая пальмам, выделяет их среди всех других растений. Они обладают самыми крупными в растительном мире листьями, а также одними из самых крупных соцветий, плодов и семян. В семействе насчитывается около 210 родов, включающих около 3000 видов. В СССР пальмы естественно не произрастают, но около 10 видов культивируется на Черноморском побережье Кавказа и на Южном берегу Крыма.

Пальмы – характерный элемент флоры тропических стран и важнейший компонент многих тропических экосистем. Неветвящиеся стволы пальм иногда достигают 60 м высоты, но некоторые виды с похожими на бамбук тонкими стеблями имеют не более 0,5 м высоты. Известны также лазящие пальмы. Стебли пальм снаружи гладкие или покрыты остатками листовых влагалищ и черешков, имеют узкий коровой слой и многочисленные (иногда до 50 000 на поперечном срезе) проводящие пучки, рассеянные в паренхиме. Значительная толщина стебля достигается за счет его своеобразного первичного роста, а также благодаря делению и растяжению паренхимы и волокон, окружающих проводящие пучки.

Листья у пальм обычно очередные, ясно расчлененные на черешок и пластинку. Пластинка листа всегда складчатая, веерная или перистая. И перистые, и веерные листья закладываются как цельные, но во время роста листа цельная пластинка расщепляется на отдельные сегменты. Замечено, что крона пальмы имеет строго определенное число листьев, характерное для каждого вида. Многочисленные, обычно мелкие цветки собраны, как правило, в крупные, сильно разветвленные соцветия. У индо-цейлонской «пальмы тени» *(Corypha umbraculifera)* они достигают 6–9 м длины.

Цветки раздельнополые, реже обоеполые. Раздельнополые цветки чаще всего отвечают формулам:

* ♂ $P_{3+3}A_{3+3}G_0$; * ♀ $P_{3+3}A_0G_{(3)\text{ или }(1)}$.

Плоды пальм – ценокарпии или псевдомонокарпии. Обычно они односемянные, но иногда 2-, 3-, 10-семянные. Пальмы – насекомо- или ветроопыляемые растения. Сочные и ярко окрашенные плоды многих пальм приспособлены к распространению их животными, а иногда, как у кокосовой пальмы *(Cocos nucifera)*, – морскими течениями.

По значению в жизни человека пальмы уступают лишь злакам, бобовым и пасленовым. Пальмы дают пальмовые масла, съедобные плоды и семена, крахмал из стеблей (так называемое саго), сахар, древесину для строительства, разнообразное техническое сырье и т. д. Важнейший представитель семейства пальм – кокосовая пальма, широко распространенная вдоль всех тропических побережий. Семена бетелевой пальмы *(Areca catechu)*, содержащие вяжущие вещества и алкалоиды, входят в состав широко распространенной в тропической Азии жвачки «бетель». Финиковая пальма *(Phoenix dac-*

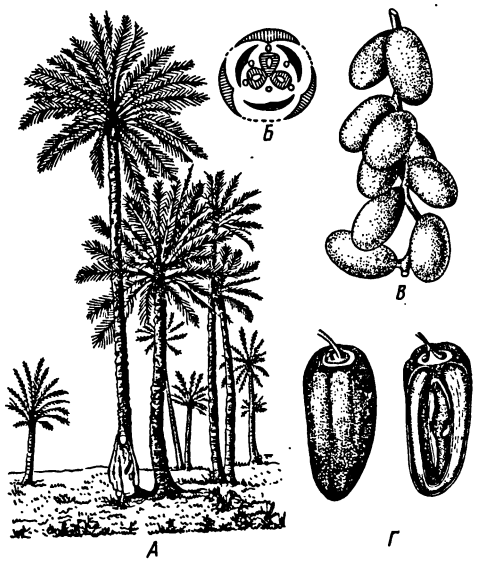


Рис. 203. Пальмы (арековые). Финиковая пальма (*Phoenix dactylifera*). *А* — общий вид растения; *Б* — диаграмма цветка; *В* — часть ветви с плодами; *Г* — плод (общий вид и продольный срез)

tylifera) — древнейшее культурное растение засушливых субтропических областей Северной Африки и Западной Азии. Финики (плоды этой пальмы) — важный продукт питания миллионов людей — содержат около 70% сахара (рис. 203).

ПОРЯДОК АРОННИКОВЫЕ – ARALES

К порядку относятся 2 семейства. Семейство аронниковые, или ароидные, будет рассмотрено подробно. К небольшому семейству рясковых (Lemnaceae) относятся самые маленькие в мире цветковые растения, величина которых редко превышает 1 см (часто 2—3 мм). Все растение рясковых обычно превращено в плавающую пластинку, по сходству с листом называемую листецом. Размножение вегетативное, цветение наблюдается крайне редко. Обитают рясковые почти по всему миру в стоячих и малопроточных мелких водоемах. Считаются отличным кормом для ряда сельскохозяйственных животных. Используются в народной медицине.

Семейство аронниковые (ароидные) — Araceae

Крупное семейство, насчитывающее около 110 родов и около 2500 видов, обитающих преимущественно в тропиках и субтропиках обоих полушарий. В СССР встречаются лишь 7 родов, насчитывающих 16 видов. Некоторые из них, например белокрыльник *(Calla palustris)* и аир болотный *(Acorus calamus)*, распространены весьма широко по низовым болотам и по неглубоким местам в озерах, ручьях и речках. Представители семейства — болотные, редко водные травы с хорошо развитыми корневищами или клубнями. Тропические аронниковые часто являются лианами (монстера) или эпифитами. У эпифитов обильно развиваются придаточные воздушные корни, всасывающие атмосферную влагу с помощью особых гигроскопических мертвых клеток. Многие представители семейства имеют млечники, содержащие латекс. Листья аронниковых очередные, обычно черешковые, иногда в прикорневой розетке, разных размеров и строения (например, крупные пальчаторассеченные продырявленные листья у монстеры деликатесной и линейные листья у аира обыкновенного).

Соцветия — всегда початки. На утолщенной оси цветки размещены плотно; мужские цветки обычно занимают верхнюю часть соцветия, женские — нижнюю. При основании соцветия нередко располагается ярко окрашенное покрывало, представляющее собой видоизмененный кроющий лист. Иногда покрывало образует трубку, в которой скапливается секрет специфического запаха, привлекающий падальных насекомых. Цветки правильные, лишенные околоцветника или с 4—6-членным невзрачным околоцветником. Тычинок в мужских и обоеполых цветках 4—6, они свободные или сросшиеся. Гинецей ценокарпный или псевдомонокарпный, из 2—3 плодолистиков, образующих одно-, трехгнездную верхнюю завязь. Столбик короткий, толстый, переходящий в расширенное рыльце.

Пример формулы цветка:

аир обыкновенный — $*\,♀\,P_{3+3}A_6G_{(3)}$.

При созревании цветков в початке образуется соплодие, отдельные плоды которого – ценокарпные или псевдомонокарпные ягоды. Опыление осуществляется различными насекомыми.

Многие ароннико́вые – ядовитые растения, что связано с присутствием в них аминов и цианогенных гликозидов. Найдены также сапонины, танниды, фенолокислоты, терпеноиды и эфирные масла. Алкалоиды относительно редки.

Главнейшее практическое значение имеет таро *(Colocasia antiquorum)* – древняя земледельческая культура Юго-Восточной Азии и Океании. Клубни таро содержат большое количество крахмала и являются эквивалентом картофеля.

Медицинское значение имеет аир, из корневища которого получают ряд лекарственных препаратов, применяемых при заболеваниях желудочно-кишечного тракта. Корневище криптокорины спиральной *(Cryptocoryne spiralis)*, известное под названием «индийской ипекакуаны», используется как рвотное средство.

III. РАСТЕНИЯ, ПРОСТРАНСТВО И СРЕДА

Глава XVI
ОСНОВЫ БОТАНИЧЕСКОЙ ГЕОГРАФИИ. ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Под ботанической географией понимают науку о закономерностях и особенностях распространения растений и растительности по поверхности Земли.

Ботаническая география чаще всего рассматривается как раздел ботаники или же как близкая к ботанике биологическая наука. Главные предметы ее изучения — растения и растительные сообщества, анализируемые не сами по себе, а относительно их положения в пространстве. Теоретически ботаническая география изучает все группы растений, но чаще всего специалисты в этой области знаний ограничивают сферу своей деятельности сосудистыми растениями. Поэтому все основные закономерности ботанической географии установлены на основе исследования именно этой группы. Ботаническая география тесно соприкасается с экологией и географией. Из экологии и географии взяты два важнейших понятия: *местообитание* и *местонахождение*.

Ботаническая география делится на ряд разделов, которые часто рассматриваются как самостоятельные биологические науки. Будут рассмотрены три: флористическая география, или география растений (включая историческую географию растений); геоботаника (включая географию растительности) и экология растений. Все эти разделы достаточно тесно связаны друг с другом. Флористическая география изучает особенности распространения ботанических таксонов (видов, родов и др.) в пространстве; геоботаника занимается исследованием растительных сообществ и их распространением по поверхности Земли, а интересы экологии растений сосредоточены на выяснении отношений организмов с окружающей средой, в том числе и друг с другом.

Первая концепция ботанической географии как науки была разработана немецким исследователем К. Вильденовым и изложена им в одном из трудов, опубликованных в конце XVIII в. Однако основоположником большинства разделов ботанической географии по праву считается А. Гумбольдт (1769—1859). Знаменитое его путешествие в Америку совместно с французским ботаником Э. Бонпланом, где он провел 5 лет (1799—1804), и путешествия по России от Урала и Алтая до границы с Китаем позволили ему накопить обширные материалы, касающиеся распространения растений по поверхности Земли. Эти наблюдения он обобщил в ряде своих трудов, увидевших свет в начале XIX в., в которых затронуты практически все главнейшие вопросы ботанической географии.

Следующий шаг в разработке основных положений ботанической географии, и прежде всего флористической географии, сделал датский ботаник И. Скоу (1789—1852) в своем труде «Основы общей географии растений», опубликованном в 1823 г. Им собраны обширные для своего времени данные о систематическом составе различных флор и о распределении по поверхности земного шара представителей разных систематических групп. Скоу первый осуществил флористическое районирование суши земного шара, выделив 25 «царств», часть из которых в свою очередь подразделил на «провинции» — термины, до сих пор принятые в ботанической географии. В своем делении Скоу, как и последующие авторы,

учитывал степень эндемизма таксонов разных рангов.

Исключительное значение для развития ботанической географии имел классический труд А. Декандоля (1806–1893) «География растений». В этом труде, опубликованном в 1855 г., изложены учение об ареалах, их анализ в зависимости от условий внешней среды, в частности от климата, приведены сравнительные данные о богатстве флор различных регионов и т. д. Эта работа А. Декандоля занимает исключительное положение в литературе по географии растений и не потеряла своего значения до настоящего времени. А. Декандоль является также одним из основоположников учения о происхождении культурных растений.

Большую роль в развитии современных взглядов на характер ареала и генезис флор сыграли идеи Ч. Дарвина, изложенные в его книге «Происхождение видов» (1859). Прямыми последователями Дарвина, развивавшими его идеи в области географии растений, были англичанин Дж. Гукер и американский ботаник Эса Грей. Однако решающими оказались работы выдающегося немецкого ботанико-географа и систематика А. Энглера (1844–1930), главный труд которого в этой области «Опыт истории развития растительного мира с третичного периода», вышедший в 1879–1882 гг., посвящен истории развития растительного мира. Труды Энглера положили начало направлению, позднее получившему название исторической географии растений. Для развития ботанической географии на рубеже XIX и XX столетий существенную роль сыграли также работы датского ботаника Е. Варминга (1841–1924) и немецких ботаников Г. Гризебаха (1814–1879) и А. Шимпера (1856–1901), благодаря которым оформились как самостоятельные разделы экология растений и геоботаника.

ГЕОГРАФИЯ РАСТЕНИЙ, ИЛИ ФИТОГЕОГРАФИЯ

География растений слагается из трех основных разделов: учение об ареалах, или хорология (от греч. «хорос» – пространство), учение о флорах, т. е. флористика[1], и историческая география растений.

Фитогеография изучает особенности распространения растений по поверхности земли и устанавливает закономерности этого распространения. Иначе говоря, речь идет о распространении их в пространственной перспективе. Главнейшими понятиями географии растений являются понятия флоры и ареала.

Кроме того, используется чисто географическое понятие *«местонахождение»*, применяемое здесь к растительным объектам.

Учение об ареалах, или хорология

Понятия ареал и местонахождение тесно связаны между собой. Под *местонахождением* – понятием, заимствованным из географии, подразумевается конкретный пункт, где найдено или наблюдалось отдельное растение (можно говорить и о местонахождении фитоценоза, но это уже рабочее понятие геоботаники). Документом, подтверждающим нахождение в конкретном пункте определенного растения, служит прежде всего гербарный образец с указанием места его сбора. Поэтому работы по географии растений часто выполняются систематиками. Существует ряд методик составления ареалов, но в любом случае исследования базируются на коллекциях, хранящихся в ботанических учреждениях, или документированных в записях ботанических экспедиций.

Пункты местонахождений отдельных растений, относящихся к изучаемому виду, могут быть нанесены на карту в виде точек, которые и определяют область его распространения, или ареал.

Ареалом (от лат. «ареа» – площадь, пространство) называют часть земной поверхности или акватории (если речь идет о водных растениях), в пределах которой встречается тот или иной таксон.

Выяснение ареалов видов – важнейшая часть работы фитогеографа. Однако можно говорить об ареалах более мелких и более крупных систематических единиц, например об ареалах подвидов, родов или семейств. Разумеется, карты ареалов более крупных, чем вид систематических единиц, составляют с учетом областей

[1] Не следует использовать иногда встречающийся в учебной и научной литературе термин флорология, так как он объединяет корни слов двух разных языков – латинского и греческого.

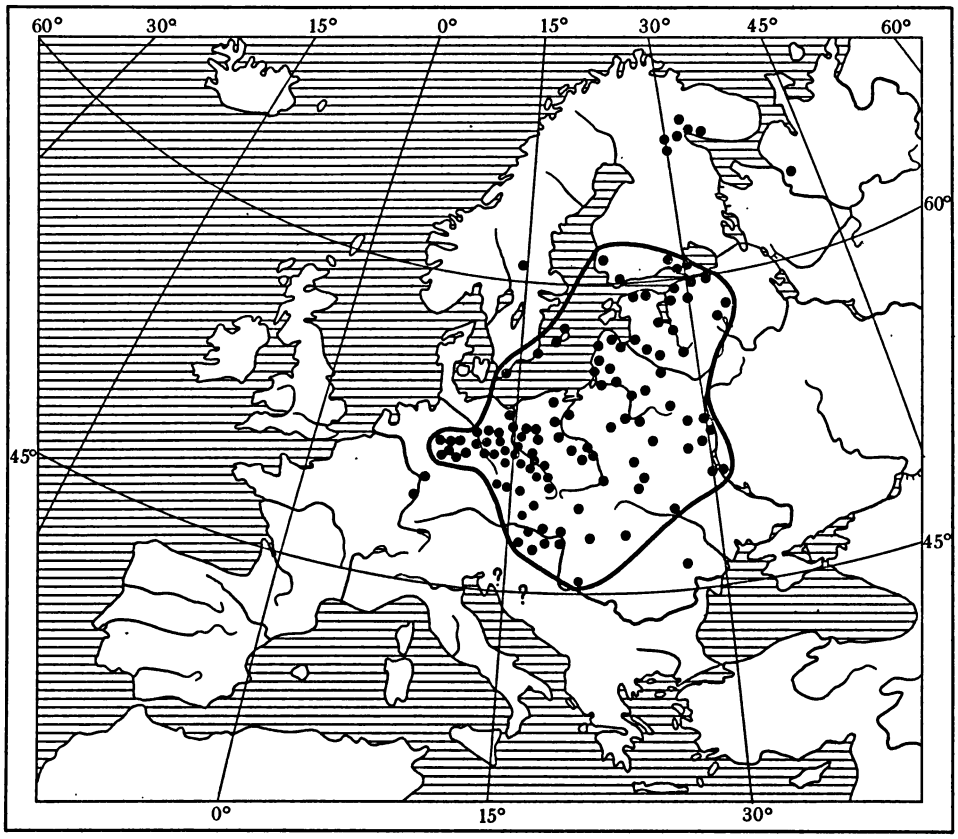


Рис. 204. Распространение качима (*Gypsophila fastigiata*, сем. гвоздичные). Пример точечно-контурной карты ареала. Отдельные отдаленные местонахождения лежат за пределами основной части ареала

распространения всех входящих в них видов.

Карты с нанесенными на них точками-местонахождениями получили названия точечных карт ареалов. Если соединить контурной линией все периферийные точки-местонахождения, то такую карту ареала называют точечно-контурной (рис. 204). Если распространение вида в пределах ареала не имеет существенного значения в окончательном варианте карты, территорию ареала обводят контурной линией и заштриховывают. Такая карта ареала называется контурно-штриховой (рис. 205).

Как уже сказано, ареал конкретных таксонов определяют, картируя известные местонахождения отдельных растений. Это очень удобно в отношении сравнительно небольших по площади ареалов или ареалов редких растений. Составление точечных карт ареалов для обильно встречающихся видов или видов, распространенных на обширных территориях, достаточно трудоемкая работа. Поэтому в последнее время распространение получили так называемые точечно-решетчатые карты, составленные с помощью сеточного метода. На таких картах вся область вначале покрывается условной сеткой, где каждый прямоугольник сетки соответствует определенной площади территории, а затем в каждом прямоугольнике, в котором встречается данный вид, независимо от числа известных местонахождений, ставят одну точку. Ареалы таксонов выше вида обычно картируют с помощью штриховки или тушевки соответствующих участков карты.

Для картирования ареалов используют карты различного масштаба. Наиболее крупный масштаб публикуемых карт 1 : 2 500 000. Однако чаще используют карты более мелкого масштаба. В частности, в «Атласе ареалов и ресурсов лекарственных растений СССР» (1976), масштаб большинства точечно-штриховых карт 1 : 17 000 000, что достаточно удоб-

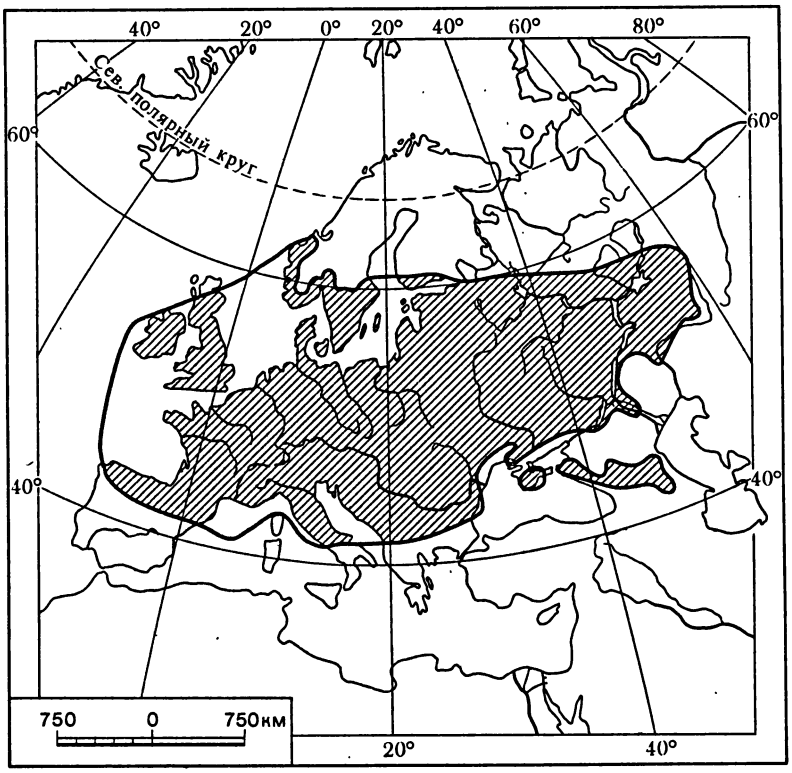


Рис. 205. Распространение дуба обыкновенного (*Quercus robur*, сем. буковые). Пример контурно-штриховой карты ареала

но. Помимо упомянутого «Атласа», имеется еще книга «Ареалы лекарственных и родственных им растений СССР» (1983). За рубежом известностью пользуются карты ареалов, составленные для растений центральноевропейской флоры Г. Мейзелем и его учениками в 1940–1960 гг. С 1926 по 1940 г. в Германии отдельными выпусками издавались «Ареалы растений».

Работы по картированию ареалов имеют важное научное и практическое значение. На анализе ареалов основаны все построения флористики и отчасти исторической географии растений. Ресурсоведческие исследования полезных растений и рациональное планирование их заготовок также не могут быть осуществлены без достоверных данных о распространении нужных видов. Особый научный и практический интерес представляет картирование ареалов редких и исчезающих растений. Вышедшие в последние годы красные книги СССР, союзных республик и т. д., как правило, приводят ареалы видов, подлежащих охране, что следует рассматривать как начальный этап работы по их охране и рациональному использованию.

По характеру распределения местонахождений ареалы растений могут быть сплошными (т. е. замкнутыми) или разорванными (дизъюнктивными). В первом случае известные местонахождения более или менее равномерно распределяются по всей площади распространения вида; во втором – ареал распадается на две или несколько относительно самостоятельных изолированных частей.

Среди сплошных ареалов наиболее обычны: опоясывающие, т. е. вытянутые вдоль суши земного шара по широте; циркумполярные, охватывающие полярную северную окраину суши кольцом; меридиональные, т. е. вытянутые в меридиональном направлении. Нередки также лучистые и бахромчатые ареалы – неправильной, асимметричной формы с многочисленными выступами в разных направлениях. Таковы, как правило, ареалы активно

расселяющихся видов. Разрывы между отдельными частями дизъюнктивного ареала называют *дизъюнкциями*. Между абсолютно сплошными ареалами и ареалами строго дизъюнктивными существуют разнообразные переходы. Образование дизъюнкций и формирование дизъюнктивных ареалов обусловлено по большей части историческими причинами. Существуют различные типы дизъюнкций. Анализ особенностей дизъюнкций широко используется для реконструкций палеоареалов, т. е. древних ареалов вымерших таксонов в исторической географии растений.

В тех случаях, когда отдельные местонахождения оказываются удаленными от основной части ареала, говорят о *периферических форпостах* ареала. Небольшие, удаленные от главного ареала фрагменты получили название *эксклавов*. Причины существования периферических форпостов и эксклавов различны. В некоторых случаях они связаны с заносами диаспор, т. е. любых единиц распространения растений, с помощью ветра, птиц, морских течений и человека и указывают на расширение ареала. В других случаях эксклавы — это остатки когда-то более широкого, но сократившегося ареала.

Интересный пример эксклава — распространение эпифитного рода рипсалис *(Rhipsalis)* из семейства кактусовых. Как известно, ареал кактусовых строго ограничен Америкой. Но род рипсалис обнаружен и в тропической Африке. Предполагается, что семена представителей этого рода могли быть перенесены через океан птицами.

Ареалы близких видов чаще всего изолированы и как бы замещают друг друга. Это явление замещения одного близкого вида другим получило название викаризма, а сами замещающие виды называют викарирующими или викарными. Многие ботаники предлагают называть их подвидами одного общего вида.

Величина ареалов может быть самой различной. Таксоны, местонахождения представителей которых обнаруживаются на всех континентах, получили названия *космополитов*, а их ареал — *космополитным*. Среди сосудистых растений космополитных видов немного. Классическим примером растения-космополита считается орляк обыкновенный *(Pteridium aquilinum)*, ареал которого занимает более половины земной поверхности. Однако известно, что даже в пределах своего ареала орляк встречается далеко не повсеместно. Так, он избегает слишком сырые или слишком сухие участки и предпочитает кислые почвы.

Большинство космополитов относится к водным растениям или растениям влажных местообитаний. Это обстоятельство легко объясняется относительно высокой однородностью среды и сравнительно легкими способами расселения водных растений. Несомненно, широкому расселению таких растений способствуют водоплавающие птицы, разносящие семена и части их вегетативных органов. Из числа водных растений следует указать тростник обыкновенный *(Phragmites australis = Ph. communis)*, частуху подорожниковую *(Alisma plantago-aquatica)* и ряску малую *(Lemna minor)*. Очень широко распространено насекомоядное растение сфагновых болот росянка круглолистная *(Drosera rotundifolia)*.

Космополитами иногда являются сорные растения, широко распространенные благодаря деятельности человека. Мокрица, или звездчатка средняя *(Stellaria media)*, одуванчик *(Taraxacum officinale)*, виды крапивы *(Urtica urens* и *U. dioica)*, мятлик однолетний *(Poa annua)* ныне встречаются почти на всех континентах.

Широко распространенные виды нередко называют *эврихорами* (от греч. «эврис» — широкий, «хорос» — пространство), а виды, ограниченные в распространении, — *стенохорами* («стенос» — узкий). Естественно, что все космополиты — эврихоры, но не все эврихоры — космополиты, так как некоторые из них встречаются повсеместно лишь на одном из континентов. В природе количественно преобладают *мезохоры* (от греч. «мезос» — средний) и стенохоры. К этим двум группам относится около 70% всех видов. Иногда наблюдается крайняя степень стенохории, когда ареал ограничен немногими или даже одним известным местонахождением. Так, эльдарская сосна *(Pinus eldarica)* встречается на Кавказе на площади всего около 400 га. К 1959 г. сохранилось лишь 700 деревьев этого вида. Еще более редкий вид мегадения Бардунова *(Megadenia bardunovii)* из се-

мейства крестоцветных рос в Восточных Саянах на площади не более 1 га[1]. Такие растения нуждаются в особых мерах охраны и в большинстве своем занесены в Красную книгу СССР или красные книги союзных республик.

Количество видов-стенохоров резко возрастает в горных местностях. Значительное число стенохоров характерно для флор тропиков, что связано с особенностями видообразования. Стенохорный ареал могут иметь не только виды, но также роды и даже семейства. Например, семейство медузагиновые (Medusagynaceae) из порядка чайных, представленное единственным родом и единственным видом, известно только на одном из Сейшельских островов (о. Маэ), где в 1974 г. было найдено всего лишь 6 его цветущих и плодоносящих деревьев.

Число местонахождений и их распределение в тех или иных частях ареала неодинаково. Иногда ту часть ареала, где сосредоточена основная масса местонахождений вида, называют его *центром*. Близ границ ареала сплошной характер распределения местонахождений, как правило, нарушается, что объясняется чаще всего экологическими причинами. Популяции на границах ареала могут отличаться морфологически и даже генетически от популяций, обитающих в центре ареала.

Найти ареалы, полностью совпадающие по форме, размерам и насыщенности местонахождениями, практически невозможно. Существуют различные типы ареалов. Современные особенности ареалов, с одной стороны, отражают прошлую историю формирования и развития вида на фоне геологических и географических изменений территории его обитания, а с другой — нынешние его отношения со средой обитания.

Современная динамика ареалов определяется факторами окружающей среды, биологическими особенностями вида и соответствием этих особенностей условиям его существования. Главнейшими биологическими особенностями вида, обусловливающими расширение ареала, следует считать способность к активному расселению диаспор и экологическую пластичность вида.

[1] В настоящее время вид исчез, по-видимому, в результате прокладки шоссе.

Учение о флорах

Флорой (от лат. «флора» — богиня цветов и весны) называют совокупность видов растений, обитающих на определенной территории.

Можно поэтому говорить о флоре отдельного района, области, страны или какого-либо физико-географического региона (например, флора Кавказа, флора СССР, флора Австралии и т. п.). Нередко под флорой подразумевают также список растений, отмеченных на данной территории. Понятие «флора» теоретически охватывает все растения определенной территории, но на практике чаще распространяется только на сосудистые растения. Если речь идет о флоре мхов, то говорят о бриофлоре, если о флоре водорослей — альгофлоре и т. п.

Объем флоры определяется богатством видового состава и величиной пространства, где эта флора обитает. Основу большинства флор составляют виды, находящиеся в относительном равновесии с современными условиями существования. Виды, находящиеся в равновесии с условиями существования в основных местообитаниях территории флоры, активно цветущие, плодоносящие, иначе говоря, процветающие, представляют консервативные элементы флоры, ее основное ядро. Исключением из этого правила нередко являются реликты (см. с. 323).

Флоры отдельных регионов очень неравноценны по их видовому составу и богатству. Это связано с историей их формирования в прошлом и современными условиями обитания, главным образом с климатом, почвами и конкуренцией видов. Богатство флоры отражает количество слагающих ее видов. Чем обширнее видовой состав, тем больше таксонов высшего, чем вид, ранга включает флора.

Наиболее богаты видами флоры тропических стран. По мере удаления от экваториальной области число видов быстро уменьшается. По приблизительным подсчетам, на территории Индонезии обитает не менее 45 тыс. видов сосудистых растений, а флора террито-

рий, примыкающих к Амазонке и ее притокам (Южная Америка), составляет примерно 40 тыс. видов. На небольшой территории Вьетнама встречается 10 тыс. видов растений, а на огромной территории СССР — только 20 тыс. В Гренландии растет примерно 400 видов, на Шпицбергене 130, а в Антарктиде найдены лишь 2 вида покрытосеменных.

Равнинные флоры в среднем менее богаты, чем аналогичные флоры горных стран, что связано с бóльшей выровненностью физико-географических условий на равнинах. Число видов в пределах равнины резко снижается с увеличением сухости. Сравнение видового богатства — начальный этап работы при сопоставлении любых флор.

На составе флоры, помимо ныне действующих условий среды, отражаются и условия среды минувших эпох. В основе изучения флоры лежит выявление ее видового состава, т. е. ее инвентаризация. Степень изученности разных флор неодинакова. Это связано со степенью доступности того или иного региона, богатством флоры, сезонностью развития растительности и т. д. Ряд флор изучен очень полно и их дальнейшее исследование почти ничего не прибавляет к уже известному списку видов. Это свойственно флорам ряда небольших стран Западной Европы. Напротив, при изучении относительно малоизвестных тропических флор ежегодно выявляются сотни новых видов.

Инвентаризация флоры осуществляется на основе гербарных материалов, собранных во время экспедиционных обследований, а также с учетом полевых экспедиционных наблюдений. Один из путей первичного изучения флоры — метод так называемых конкретных флор, разработанный А. И. Толмачевым. Под *конкретной флорой* подразумевается совокупность видов, встречающихся на более или менее однородном, географически ограниченном участке земной поверхности. Площади такой конкретной флоры, используемые для ее изучения, различны и зависят от степени расчлененности рельефа. При изучении конкретной флоры выявляются и обследуются все основные местообитания, характерные для территории ее распространения.

Знание видового состава флоры позволяет анализировать ее с разных точек зрения. Выше уже говорилось о возможности сравнения флор по их видовому богатству. Показателен также систематический анализ флоры, позволяющий составить так называемые *флористические спектры*. Примеры двух таких спектров для стран умеренного и тропического климата даны в табл. 5 (указаны 10 главнейших семейств).

Таблица 5. **Флористические спектры стран умеренного и тропического климата (по А. И. Толмачеву)**

Флора Башкирской АССР (1528 видов)		Флора Филиппин (8099) видов)	
главнейшие семейства	численность видов, %	главнейшие семейства	численность видов, %
Asteraceae	11,8	Orchidaceae	10,0
Poaceae	8,6	Rubiaceae	6,6
Cyperaceae	6,7	Euphorbiaceae	5,0
Rosaceae	5,9	Fabaceae	4,2
Fabaceae	5,3	Poaceae	3,1
Brassicaceae	5,0	Melastomataceae	2,9
Caryophyllaceae	4,8	Myrtaceae	2,5
Scrophulariaçeae	3,6	Moraceae	2,3
Lamiaceae	3,5	Urticaceae	2,2
Apiaceae	3,0	Cyperaceae	2,1

Судя по приведенным спектрам, в странах умеренного климата, как правило, преобладают сложноцветные, бобовые, розоцветные, злаки, осоковые и крестоцветные. В засушливых областях очень обычны различные маревые. Тропические флоры богаты представителями орхидных (влажные и отчасти муссонные тропические леса), молочайных, мареновых, бобовых, злаков и осоковых. В саваннах на первое место выступают злаки.

Помимо выяснения систематической структуры флоры, осуществляется ее ботанико-географический анализ, заключающийся в выявлении основных составляющих элементов.

Виды, чей современный ареал ограничен территорией данной флоры, называются ее географическими элементами. Виды одной флоры, обнаруживающие сходное в географическом смысле происхождение, именуются генетическими элементами.

Географические элементы устанавливают на основе изучения современного ареала видов, а генетические – с привлечением данных из области палеоботаники, геологии, палеогеографии и т. д. Понятие «географические элементы флоры» тесно связано с понятием «типа ареалов».

Флора СССР включает разнообразные географические элементы. Наиболее обычны арктические, бореальные, среднеевропейские и ирано-туранские элементы.

1. Арктические элементы – виды, весь ареал которых или основная его часть ограничена Крайним Севером, главным образом безлесной арктической тундрой. Некоторые из этих растений проникают на юг в зону хвойных лесов. В этом случае говорят о субарктических элементах. Примеры таких элементов – морошка *(Rubus chamaemorus)* и береза карликовая *(Betula nana)*. Нередко, отсутствуя в зоне лесов, арктические элементы появляются в более южных районах – в альпийском поясе гор Европы и Сибири. Такого типа виды относят к аркто-альпийским элементам.

2. Бореальные элементы – распространены преимущественно в зоне хвойных лесов (тайги), протянувшейся через всю Северную Европу и Сибирь. Классическими примерами бореальных видов считаются ель, сосна, маленький кустарничек из семейства жимолостных линнея северная *(Linnaea borealis)* и др.

3. Среднеевропейские элементы – группа видов, центры ареалов которых располагаются в Средней Европе и своими восточными частями заходят на территорию европейской части СССР. Среди них – медуница лекарственная *(Pulmonaria officinalis)* из семейства бурачниковых и петров крест *(Lathraea squamaria)* из семейства норичниковых.

4. Ирано-туранские элементы – объединяют группу видов, ареалы которых ограничены преимущественно низменностью Средней Азии. Характерными туранскими элементами являются многие виды пустынных и полупустынных полыней, в том числе полынь цитварная *(Artemisia cina)*.

Помимо перечисленных, во флоре СССР существует еще целый ряд географических элементов меньшего значения: средиземноморские, атлантические, маньчжурские, понтийские, центральноазиатские и т. д.

При ботанико-географическом анализе флоры горных массивов учитывают распределение видов по вертикали.

При генетическом анализе флоры все ее элементы делят на автохтонные (виды, возникшие на данной территории) и аллохтонные – виды, первоначально появившиеся за пределами территории флоры и проникшие туда в результате последующего расселения (миграции).

Каждая флора объединяет элементы, различные не только по своему географическому распространению и происхождению, но и по возрасту. Выяснение возраста того или иного элемента флоры, т. е. примерного времени его возникновения (для автохтонных) или проникновения на территорию данной флоры (для аллохтонных элементов), осуществляется путем возрастного анализа флоры. Наиболее убедительными доказательствами служат палеоботанические находки, но чаще вопрос решается косвенно, на основе вероятного филогенетического родства нынеживущих видов, характера их биологии, геологических данных и т. п.

Одна из задач возрастного анализа – выявление реликтовых элементов флоры, или реликтов. Под *реликтовыми элементами* чаще всего подразумеваются виды [1], входящие в состав ныне существующей флоры, но являющиеся остатками флор минувших геологических эпох. Как правило, реликты находятся в некотором несоответствии с современными условиями существования. Часть реликтов находится на грани вымирания. В тех случаях, когда возраст реликта поддается точной датировке, делают более точные указания: реликты плейстоценовые, третичные, меловые и т. д. Многие реликты занимают весьма изолированное систематическое положение. Классическим примером реликта служит голосеменное растение гинкго двухлопастный *(Ginkgo biloba)*. Его предки известны начиная с триасового периода (мезозой). Местонахождения гинкго, датируемые третичным

[1] Существуют также реликтовые популяции, сообщества и т. п.

периодом, найдены даже на Аляске, в Гренландии и на Шпицбергене. Однако в четвертичном периоде в результате резкого похолодания, вызванного наступлением ледников, род гинкго оказался на грани полного исчезновения и ныне в естественных условиях сохранился только на небольшой территории в Восточном Китае.

Таким образом, любая флора – это исторически сложившийся флористический комплекс, включающий элементы разного возраста, разного происхождения и отличающийся от других флор своим систематическим составом. Флористический комплекс – динамичное образование, изменяющееся во времени. Отдельные его элементы расселяются или, напротив, сокращают свой ареал. В состав флоры могут вторгаться элементы соседних флор.

Изучение флор и их анализ имеют большое научное и практическое значение. Знание их особенностей и состава необходимо для поисков диких сородичей культурных растений, которые могут служить исходной формой для селекции сельскохозяйственных культур. Без соответствующих знаний невозможна постановка ресурсоведческих исследований, организация рационального планирования заготовок растительных объектов и научно обоснованная охрана окружающей среды.

Флористическое районирование земного шара

Попытка флористического районирования суши земного шара[1] была предпринята еще в первой половине XIX в. В основу флористического районирования могут быть положены различные принципы. В частности, возможно выделение отдельных районов в зависимости от богатства видов, особенностей систематического состава, по господствующим типам растительности (лесные, тундровые флоры и т. д.), в связи с определенными элементами рельефа (например, флоры равнин, горные, высокогорные и т. д.). Однако чаще всего территорию суши земного шара подразделяют на серию взаимно подчиненных областей, или *фитохорионов* (от греч. слов «фитон» – растение и «хорос» – пространство), выявляемых на основе сходства и различия систематического состава их флор. Впервые границы флористических областей на этой основе провел немецкий систематик и ботанико-географ О. Друде в 1890 г. Позднее, по мере накопления новых данных, они неоднократно уточнялись. Существенное значение при определении границ фитохорионов имеет анализ ареалов и выявление географических и генетических элементов данной флоры. Там, где меняется состав основных элементов флоры, одна флора заменяется другой.

В работе по флористическому районированию широко оперируют также понятием эндемизм. *Эндемизм* – это явление приуроченности отдельных видов, родов, семейств и т. д. к определенной, относительно ограниченной территории. Степень эндемизма весьма различна для разных территорий. Высокоэндемичны флоры изолированных океанических островов. Так, для флоры Гавайских островов указывается 82% эндемиков, для флоры Галапагосских островов – более 50, Новой Зеландии – 82%. Из материковых флор наиболее эндемична флора Австралии – континента, давно изолированного от других значительных участков суши. Здесь из 12 тыс. видов более 9 тыс. эндемиков. Понятие эндемизма основывается на понятии эндемика. *Эндемиками*, или эндемами, называют виды, роды, семейства или другие таксоны, ограниченные в своем распространении определенной территорией. Все эндемики – стенохоры или мезохоры, т. е. таксоны, имеющие более или менее ограниченный ареал. Среди эндемиков ботаники склонны различать *палеоэндемики* и *неоэндемики*. Палеоэндемики имеют древнее происхождение. Это, как правило, изолированные в систематическом отношении таксоны. Количество палеоэндемиков в значительной степени определяет своеобразие и древность флоры. К неоэндемикам чаще всего относят виды, роды или другие таксоны, возникшие относи-

[1] Флористическое районирование акватории Мирового океана не разработано.

тельно недавно и еще не успевшие широко расселиться. Особенно много неоэндемиков в горных массивах. Большое число неоэндемиков указывает на активно идущие видообразовательные процессы и относительную молодость основного ядра флоры. Центры современного разнообразия тех или иных таксонов нередко связаны с обилием неоэндемиков.

Сравнительное изучение флор земного шара позволило разделить его сушу на естественные флористические области. К настоящему времени разработана система соподчиненных категорий разного ранга. Крупнейшие категории этой классификации – флористические царства. Они в свою очередь подразделяются на флористические области, области – на провинции, провинции – на округа.

Для царств характерны эндемичные семейства и очень высок родовой и видовой эндемизм. Области, как правило, эндемичных семейств не имеют, но степень родового и видового эндемизма очень высока. Во флорах провинций и округов преобладают эндемичные виды. Большинство современных исследователей подразделяют флору суши земного шара на 6 царств (рис. 206).

Это голарктическое царство, или голарктис; палеотропическое, или палеотропис; неотропическое, или неотропис, австралийское флористическое царство, голантарктическое царство и капское царство.

Голарктическое царство, куда входит вся территория СССР, – самое крупное по занимаемой площади. Оно охватывает всю Европу, внетропическую Северную Африку, всю внетропическую Азию и почти всю Северную Америку, т. е. практически всю внетропическую сушу северного полушария (отсюда название голарктис от греч. «голос» – весь, «арктос» – север). В составе голарктической флоры более 30 эндемичных семейств. Очень богато представлены магнолиевые, лютиковые, гвоздичные, барбарисовые, березовые, маревые, ивовые, крестоцветные, вересковые, розоцветные, зонтичные и т. д. Одновременно во флоре голарктиса почти или полностью отсутствуют представители ряда семейств голосеменных и покрытосеменных, например саговниковые, араукариевые, банановые, диптерокарповые, пальмы, кактусовые и т. д.

Большая часть территории СССР относится к циркумбореальной области голарктиса. Флора самых восточных районов нашей страны входит в состав Восточноазиатской области. Средняя Азия и Казахстан принадлежат к ирано-туранской флористической области, а Крым и Кавказ – к Средиземноморской.

Историческая география растений

Этот раздел географии растений занимается изучением развития и распространения флор прошлых геологических эпох. Познание их истории необходимо для понимания происхождения современных флор и предсказания путей их дальнейшего развития. В исторической географии растений широко используются реконструкция ареалов ископаемых видов, реконструкция обликов растительных сообществ и ископаемых флор в целом. Такого рода реконструкции осуществляются преимущественно на основе данных палеоботаники, интерпретируемых с учетом исторических изменений поверхности нашей планеты. Помимо палеоботанических данных, привлекаются сведения о современном распространении таксонов. Особый интерес представляет изучение реликтов и палеоэндемиков. Одна из существенных задач исторической географии растений – объяснение ныне существующих дизъюнкций, особенно трансокеанических, при которых один и тот же таксон или два близкородственных таксона обитают на разных материках, разделенных океаном.

В конце XIX – начале XX в. современные дизъюнкции объясняли с помощью теории так называемых мостов суши, якобы существовавших между материками. Указывалось на возможный перенос растений птицами по цепи океанических островов и т. п. Однако в последние десятилетия в геологии безусловную поддержку получила теория тектоники плит, дополненная совсем недавно теорией экзотических блоков. Это стало возможным благодаря разработке метода палеомагнетизма. Суть этих достаточно сложных и широко дискутируемых теорий состоит в следующем. Согласно теории тектоники плит вся поверхность Земли разделена на несколько крупных кусков или плит, которые относительно жестки. Материки представляют собой наиболее возвышенную и древнюю часть плит. Плиты перемещаются друг относительно друга, как бы плавая на располагающейся под ними мантии. В соответствии с этим материки либо обра-

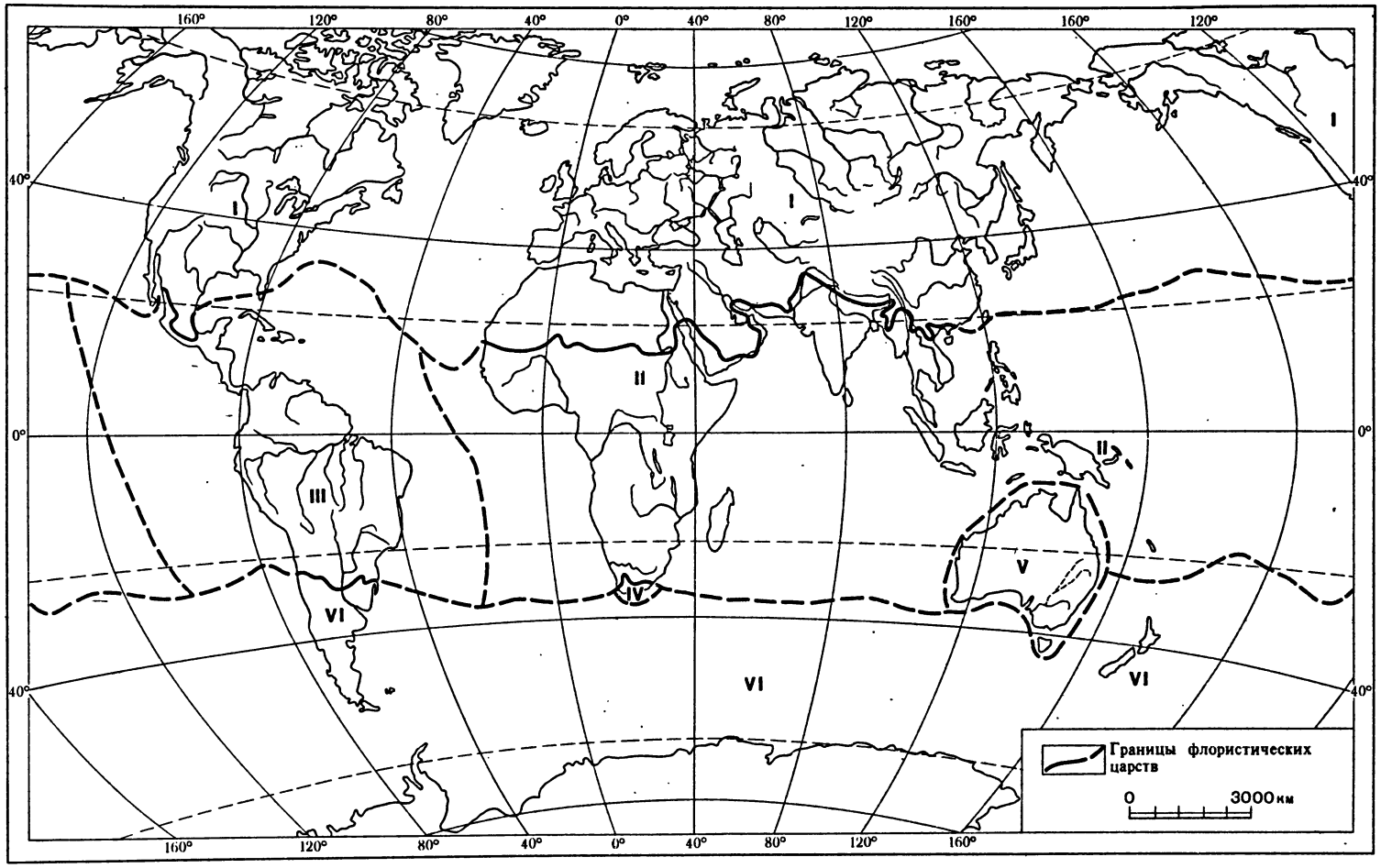


Рис. 206. Флористические царства Земли.

I – голарктическое царство, *II* – палеотропическое царство, *III* – неотропическое царство, *IV* – капское царство, *V* – австралийское царство, *VI* – голантарктическое царство

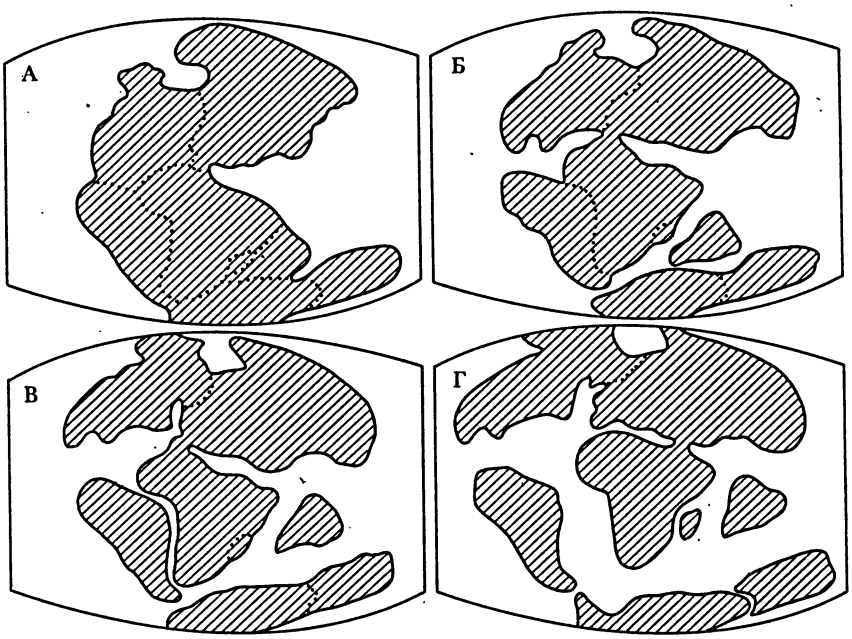


Рис. 207. Разделение единого древнего массива суши Пангеи. *А* – конец перми, около 230 млн. лет назад; *Б* – конец триаса, около 195 млн. лет назад; *В* – конец юры, около 140 млн. лет назад; *Г* – конец мела, около 70 млн. лет назад

зуют отдельные изолированные массы, либо сталкиваются, создавая единый суперконтинент. Экзотические блоки по своему происхождению не являются древнейшими участками суши и возникли в результате подъема участков плит, находящихся под поверхностью океана. Эти блоки припаивались к различным континентам, образуя дополнительные связи между ними и дополнительные территории для расселения растений.

Согласно палеомагнитным данным в начале фанерозоя, т. е. примерно 600 млн. лет назад, континенты были изолированными массами, сосредоточенными в области экватора и окруженными единым океаном – Панталассой. В последующие 350 млн. лет в результате движения континентов вначале возникли два конгломерата: Лауразия и Гондвана, слившиеся затем в единый суперконтинент Пангею (рис. 207), к которой оказались припаянными различные экзотические блоки. Примерно 200 млн. лет назад Пангея вновь начала распадаться на отдельные континенты, увлекающие за собой и экзотические блоки. В конечном итоге возникла современная картина разошедшихся континентов и единые в прошлом ареалы многих таксонов оказались разорванными. Степень эндемизма флор современных континентов связана с давностью их отчленения от Пангеи. В частности, очень рано отделилась Австралия, чем в значительной мере определяется своеобразие ее флоры.

Глава XVII

ЭЛЕМЕНТЫ ЭКОЛОГИИ РАСТЕНИЙ

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Термин *экология* (от греч. «ойкос» – дом и «логос» – учение) был предложен в 1866 г. Э. Геккелем. Теперь под экологией понимают науку о среде обитания и ее влиянии на организмы. Значение экологии на современном этапе развития общества чрезвычайно велико. Это обусловлено демографическим взрывом и увеличением антропогенного воздействия человека на природу. Экология ныне само-

стоятельная наука, но на стыке экологии и ботаники возникла пограничная область знаний – экология растений.

Экология растений изучает влияние среды обитания на растительные объекты и в значительной степени связана с общей экологией. Экология растений – научная основа организации ресурсоведческих исследований и необходима при решении вопросов охраны природы. Объектами исследования в экологии растений служат либо отдельные растения (аутэкология), либо популяции (дэмэкология), либо растительные сообщества (синэкология).

В экологии растений используются разнообразные, по преимуществу количественные методы. Часть их взята из физиологии растений в тех случаях, когда речь идет об изучении реакций отдельного организма на те или иные факторы среды. Обычно используют установки, называемые климатронами, позволяющие создать строго определенные, контролируемые условия среды. Популяции и сообщества изучаются непосредственно в природе. Здесь осуществляются как многолетние, так и однократные наблюдения за состоянием сообщества или популяции и их реакциями на изменения условий среды обитания.

Главнейшими понятиями общей экологии и экологии растений являются биосфера, экосистема и среда обитания.

Биосфера – одна из земных оболочек, в которой благодаря живым организмам трансформируется солнечная энергия, образуются органические вещества биогенного происхождения и совершаются биогеохимические превращения веществ. Нормальное существование человека как биологического вида вне биосферы невозможно.

Растительный покров Земли составляет свыше 1800 млрд. т сухого вещества, что энергетически эквивалентно $30 \cdot 10^{21}$ Дж. Леса составляют около 68% биомассы суши, травяные экосистемы – примерно 16%, а возделываемые земли – только 8%. В целом на Земле при помощи фотосинтеза ежегодно производится 173 млрд. т сухого вещества, что более чем в 20 раз превышает использованную в мире в 1979 г. энергию полезных ископаемых и в 200 раз – энергию, содержащуюся в пище всех 5 млрд. обитателей планеты.

Экосистема – участок биосферы различной величины, представляющий сложившуюся устойчивую общность живых и неживых компонентов, в пределах которой происходит частично саморегулирующийся внутренний и внешний (с выходом в другие экосистемы) круговорот веществ и энергии.

Под *средой обитания* подразумевается совокупность абиотических и биотических условий, прямо или косвенно влияющих на организм или системы организмов. К понятию среды обитания близко другое экологическое понятие – *местообитание*. Говоря о местообитании, имеют в виду среду обитания конкретного местонахождения вида, популяции или фитоценоза.

Среда обитания слагается из совокупности факторов. Фактор – движущая сила совершающихся процессов, в данном случае процессов, осуществляющихся в отдельном организме, популяции или фитоценозе. Экологические факторы могут быть классифицированы различным образом. Для удобства выделяют два основных комплекса факторов: *абиотические* и *биотические*. Абиотические факторы создаются абиотической средой обитания, т. е. физической ее основой. Биотические факторы определяются биотической средой, т. е. всеми организмами, которые прямо или косвенно влияют на отдельный организм, популяцию или фитоценоз. Абиотические факторы могут быть распределены на 3 основные группы: *климатические, эдафические* (почвенно-грунтовые) и *топографические (орографические)*. Биотические факторы чаще всего делят на три группы: *фитогенные*, имея в виду влияние растений-сообитателей, *зоогенные* (влияние животных) и *антропогенные*[1]. Факторы могут действовать прямо или косвенно, т. е. опосредованно через изменение действия других факторов.

На существование и развитие организма, популяции или сообщества влияет вся совокупность факторов. Однако среди

[1] Антропогенные факторы тесно связаны с рядом абиотических факторов.

них можно выделить главнейшие, без которых растение вообще не может существовать. Они создают *условия существования*. В природных условиях расчленить действие отдельных факторов затруднительно, однако здесь они будут рассматриваться отдельно, в силу того, что одновременно рассмотреть значение всех факторов невозможно. При взаимодействии факторов часто происходит их взаимозамена. Она может быть полной или частичной.

Каждый организм способен определенным образом реагировать на действие факторов среды обитания. Пределы, в которых могут происходить изменения, вызванные действием факторов, зависят от генетических особенностей организма и получили название наследственной *нормы реакции*. Норма реакции у каждого вида характеризуется определенной широтой. В соответствии с различиями в широте нормы реакции существуют *стенопотентные* и *эврипотентные виды*. У первых узкая норма реакции, у вторых — широкая. Норма реакции показывает экологический потенциал вида. Относительно каждого фактора пределы экологического потенциала вида могут быть исследованы количественно. Схема действия экологического фактора на растение показана на рис. 208.

На оси абсцисс отмечены величины интенсивности реакции, а на оси ординат — градиент фактора. Колоколовидная кривая показывает норму реакции. По особенностям ее прохождения можно выделить три так называемые *кардинальные точки* и соответственно три зоны: *точки минимума, оптимума* и *максимума*. Экологический потенциал охватывает диапазон от нижнего пессимального предела, соответствующего минимальному значению фактора, до верхнего пессимального предела, соответствующего максимуму действия фактора с оптимумом где-то посредине.

Границы экологического потенциала могут сдвигаться в результате модификации — индивидуального приспособления или мутации, т. е. генетически обусловленного изменения. Следует указать, что наибольший прирост биомассы растения осуществляется в зоне оптимума.

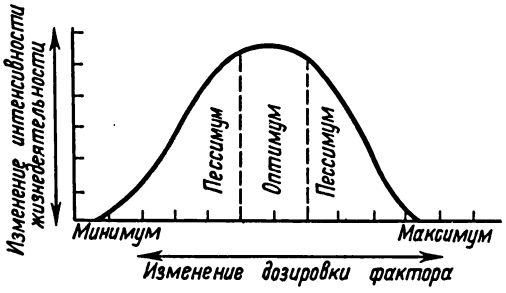


Рис. 208. Изменения жизнедеятельности организмов в зависимости от дозировки факторов. Колоколовидная кривая характеризует норму реакции растения

В экологическом плане вид обычно не однороден, а распределяется на отдельные экологические расы, так называемые экотипы, различающиеся между собой нормой реакции. Весьма часто различные экотипы в пределах одного и того же местонахождения занимают разные местообитания. Иногда встречаются и случаи географической изоляции экотипов. Изоляция отдельных экотипов — один из путей видообразования. Экотипы могут различаться между собой достаточно четко, но чаще всего в природе приходится сталкиваться с постепенным, т. е. клинальным, изменением нормы реакции, соответствующим клинальному изменению фактора.

Как сказано, на любой организм действуют разнообразные факторы среды обитания, но определяющими чаще всего оказываются немногие или даже один. В этом случае говорят о *лимитирующем факторе* или *факторах*. Лимитирующим будет тот, чьи значения для данного вида лежат вне зоны оптимума. Еще в 1840 г. Ю. Либих показал, что урожай растений эффективнее всего повышается при оптимизации лимитирующего фактора. Если значение хотя бы одного из необходимых факторов оказывается ниже минимума или выше максимума, т. е. выходит за пределы *толерантности* (нормы адаптированности к условиям среды) организма, то существование последнего становится невозможным.

В принципе растение может встречаться во всех местообитаниях, где факторы среды соответствуют его толерантности. Однако в реальном растительном сообществе определяющим оказывается *фак-*

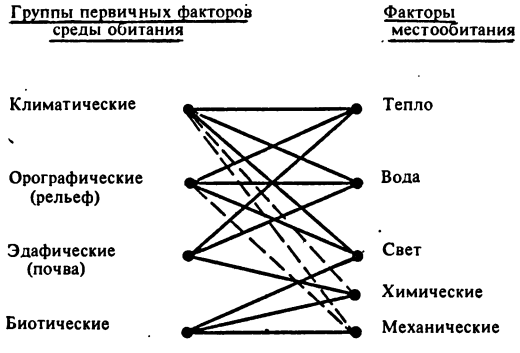
тор конкуренции, существенно корригирующий распределение растений в пространстве.

В процессе жизнедеятельности растения приспосабливаются к действию факторов, т. е. адаптируются. Суть адаптации заключается в морфофизиологических перестройках, приводящих к соответствию между морфологическими и физиологическими особенностями организма и ведущими условиями среды его обитания. В эволюционном плане в процессе приспособления к среде обитания у растений возникли разнообразные *экоморфы*, т. е. специфические *жизненные формы*, определяемые отношением видов к условиям среды.

Жизненная форма (термин предложен в 1884 г. датским ботаником Е. Вармингом) — это внешний облик растения, под которым подразумевают преимущественно структуру надземных и подземных вегетативных органов, а также некоторые особенности закладки и развития репродуктивных органов.

Следует сказать, что далеко не каждое изменение фактора сразу же существенно сказывается на морфофизиологических особенностях растения. Обычно растение характеризуется *оптимальным фенотипом* (термин отечественного эколога С. С. Шварца), позволяющим ему легко и без существенных перестроек переносить быстро меняющиеся условия среды обитания.

Выше приводилась общая классификация первичных факторов среды обитания, влияющих на растения. Однако растению до известной степени «безразлично», обусловлен ли подходящий режим конкретного местообитания особенностями климата, орографическими (т. е. за счет определенного положения на местности) или эдафическими факторами. На первое место в жизни растения выступают факторы конкретного местообитания. Связь групп первичных факторов среды с факторами местообитания показана на схеме.



Свет

Свет — один из наиболее важных для жизни растения абиотических факторов местообитания, что определяется его ролью в процессе фотосинтеза. На рост, развитие растений и их фотосинтетическую активность влияют интенсивность солнечной радиации, качественный состав света и распределение световых условий во времени. Наиболее важна та часть спектра солнечных лучей, которую растения используют в процессе фотосинтеза, так называемая *фотосинтетически активная радиация* (ФАР). Это лучи с длиной волны 380—710 нм. ФАР оказывает наибольшее физиологическое воздействие на растения.

В общем плане можно выделить светолюбивые (гелиофиты), теневыносливые и тенелюбивые (сциофиты) растения.

У светолюбивых растений экологический оптимум находится в области полного солнечного освещения и затенение действует на них угнетающе. Это растения открытых местообитаний или хорошо освещенных участков. Например, степные и луговые травы, наскальные лишайники, виды альпийских лугов, прибрежные и водные растения (с плавающими листьями), ранневесенние растения листопадных лесов, большинство культурных растений открытого грунта и сорняков.

Тенелюбивые растения имеют оптимум в области слабой освещенности и не выносят сильного света. К этой группе принадлежат виды сильно затененных местообитаний. Весьма распространенные местообитания тенелюбов — нижние затененные ярусы сложных растительных сообществ, например таежных ельников, тропических гилей и др. К тенелюбам относятся многие наши комнатные и оранжерейные растения. Теневыносливые растения имеют широкую экологическую

амплитуду по отношению к свету. Они лучше растут и развиваются при полной освещенности, но хорошо адаптируются и к слабому свету. Это весьма распространенная и очень пластичная группа. Примером теневыносливого растения является ландыш.

Соответственно местообитаниям у растений выработались анатомо-морфологические приспособления к тем или иным условиям светового режима. Одно из самых наглядных различий внешнего облика растений в разных световых условиях – неодинаковая величина листовых пластинок. У светолюбивых растений листья обычно более мелкие, чем у теневыносливых. У растений-гелиофитов листья обычно ориентированы так, чтобы уменьшить дозу радиации в самые «опасные» дневные часы: листовые пластинки расположены вертикально или под большим углом к горизонтальной плоскости, так что днем листья получают лишь скользящие лучи. Так ориентированы листья у эвкалиптов, мимоз, акаций и у многих степных растений.

Если листья гелиофитов, образно говоря, «отворачиваются» от избыточного света, то у теневыносливых растений, растущих при ослабленном освещении, напротив, листья направлены так, чтобы получить максимальное количество падающей радиации. Некоторые теневые растения, например кислица, способны к изменению положения листовых пластинок при попадании на них сильного света.

У многих гелиофитов поверхность листа имеет особенности, способствующие отражению лучей: блестящая поверхность, многочисленные кристаллические включения, играющие роль «экрана», и т. д.

У гелиофитов хорошо развита палисадная ткань, часто состоящая из узких и длинных клеток. Ряд растений-гелисфитов характеризуется изолатеральным типом строения листовой пластинки. Клетки теневых листьев обычно крупные, мезофилл рыхлый, хорошо развита система межклетников. Устьица крупные, относительно немногочисленные; в отличие от световых листьев они расположены только на нижней стороне листа. Для теневых листьев характерны извилистые очертания клеток эпидермы.

Длина светового дня также небезразлична для растений. Способность растения реагировать на длину дня получила название *фотопериодической реакции* (ФПР), а круг явлений, регулируемых длиной дня, именуется *фотопериодизмом*. Очень многие виды переходят от вегетативного развития к генеративному только в том случае, если развиваются при фотопериоде, не превышающем определенной критической величины.

По типу ФПР различают растения короткого дня, которым для перехода к цветению требуется 12 и менее часов света в сутки (например, конопля, табак); растения длинного дня, которым необходимы свыше 12 ч светлого периода суток (картофель, пшеница), и наконец, растения фотопериодически нейтральные, для которых длина фотопериода безразлична (томат, одуванчик). Знание особенностей фотопериодической реакции необходимо при введении растений в культуру.

Тепло

Нормальное функционирование растений возможно только на известном тепловом фоне, определяемом количеством тепла и продолжительностью его действия. С изменением температурного режима в течение года тесно связаны сезонные явления в жизни растений стран умеренного и холодного климата.

Показателями обеспеченности того или иного района теплом служат *среднегодовая температура* данной местности, *абсолютный максимум*, *абсолютный минимум* и *средняя температура* самого холодного месяца. Существенным моментом в определении условий жизни растений является распределение тепла во времени, а также динамика минимальных и максимальных температур.

Обычно выделяют четыре основных термических (тепловых) пояса: *тропический, субтропический, умеренный* и *холодный*.

В зависимости от потребностей растений в тепле и их температурного оптимума различают термофильные (мегатермные), т. е. теплолюбивые, и крио-

фильные (микротермные), т. е. холодостойкие, виды. Между этими крайними группами располагаются мезотермные растения, занимающие по отношению к теплу промежуточное положение.

Термофильно большинство равнинных растений тропического и субтропического тепловых поясов. Саженцы тропических древесных пород гибнут при 3–5 °С. У многих тропических термофильных видов понижение температуры до нескольких градусов выше нуля вызывает явление «простуды»: останавливается рост, опадают листья, растения завядают, а затем гибнут.

В умеренном тепловом поясе весьма обычны мезотермные виды, а в холодном преобладают микротермы.

В связи с неравномерностью прихода солнечного тепла в разные сезоны года в умеренных и высоких широтах период, обеспеченный теплом для активной жизнедеятельности растений, ограничен лишь определенным отрезком года – вегетационным сезоном. В качестве основной адаптации к сезонному ритму климатических условий у растений в годичном цикле развития чередуются активные и покоящиеся фазы. Однолетние растения после завершения вегетации переживают осень и зиму в виде семян, а многолетние переходят в состояние осенне-зимнего покоя. Состояние покоя у растений характеризуется рядом физиологических особенностей, дающих возможность переносить холод. Потеря листьев у деревьев и кустарников, отмирание надземных частей многолетних травянистых растений – это сокращение транспирирующей поверхности, необходимое зимой, когда корни не способны пополнять потери воды.

Весьма существенным моментом в жизни растений, по крайней мере для субтропического, умеренного и холодного термических поясов, выступают особенности защиты почек возобновления во время перезимовки. Важный фактор защиты, помимо почечных чешуй, – положение почек возобновления относительно уровня почвы. В зависимости от этого датский ботаник К. Раункиер еще в 1929 г. предложил различать следующие основные типы экологически обусловленных жизненных форм (экоморф) (рис. 209).

1. *Фанерофиты* (Ф) – растения, у которых почки возобновления располагаются более или менее высоко над поверхностью почвы и ничем, кроме почечных чешуй, от возможного действия мороза не защищены. К этой группе относятся деревья и кустарники.

2. *Хамефиты* (Х) – растения, почки возобновления которых подняты над поверхностью почвы на высоту не более 25–50 см и обычно защищаются зимой снеговым покровом. Сюда относятся вечнозеленые и летнезеленые кустарнички.

3. *Гемикриптофиты* (Г) – почки возобновления располагаются у самой по-

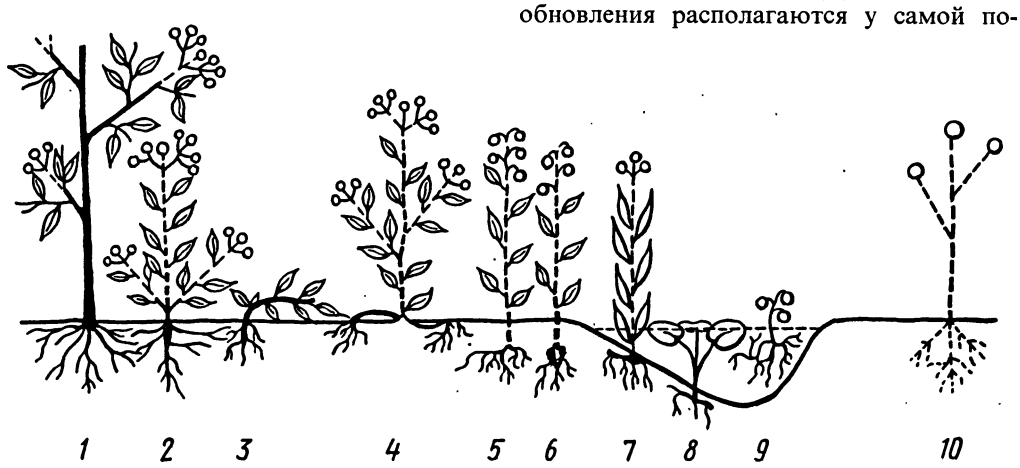


Рис. 209. Жизненные формы растений (по К. Раункиеру):

1 – фанерофит, *2–3* – хамефиты, *4* – гемикриптофит, *5–9* – криптофиты (*5* – корневищный геофит, *6* – луковичный геофит, *7* – гелофит, т. е. растение, обитающее в болоте, *8–9* – гидрофиты), *10* – терофит. Черным отмечены остающиеся на зиму части, пунктиром – отмирающие

Таблица 6. **Спектры экоморф в различных климатических зонах (по Г. Вальтеру)**

Зоны	Географический район или страна	Ф	Х	Г	К	Т
Тропическая зона	Сейшельские о-ва	61	6	12	5	16
Субтропическая зона	Ливийская пустыня	12	21	20	5	42
»	Италия	12	6	29	11	42
Умеренная зона	Дания	7	3	50	11	18
Холодная зона	Шпицберген	1	22	60	15	2
Нивальный (снежный) пояс гор	Альпы	—	24,5	68	4	3,5

верхности земли. Надземные побеги при перезимовке у них отмирают полностью или почти полностью. Гемикриптофиты — это многие многолетние травы, полукустарники и полукустарнички.

4. *Криптофиты* (К) — почки возобновления располагаются на определенной глубине в почве (у *геофитов*) или же в воде, как у болотных *(гелофитов)* или водных растений *(гидрофитов)*. К геофитам относятся клубневые, луковичные или корневищные многолетние растения. В пустынях это преимущественно *эфемероиды* — многолетние луковичные и корневищные виды с коротким периодом развития. Криптофиты часты в аридных, т. е. засушливых, областях.

5. *Терофиты* (Т) — однолетники, полностью отмирающие в неблагоприятное время года и переживающие его в виде семян. Терофиты наиболее обычны в сухих областях с коротким, но теплым летом. К ним относятся многие сорняки.

Различные климатические зоны различаются по спектру экоморф, что хорошо отражено в табл. 6.

Вода

Любые процессы жизнедеятельности растения могут идти только в присутствии необходимого минимума воды. Будучи важнейшей составной частью тела растения, вода в то же время обусловливает тургорное давление и таким образом участвует в поддержании внешней формы наземных растений. Находящаяся в растении вода расходуется на биохимические процессы (в том числе на фотосинтез), испаряется (главным образом через устьица) и поэтому необходимо ее постоянное пополнение. У подавляющего большинства наземных растений это осуществляется путем всасывания воды из почвы корнями или ризоидами.

Существуют два источника воды для наземных растений — атмосферные осадки и грунтовые воды. Количество атмосферных осадков тесно связано с климатической характеристикой местности. Важный момент, характеризующий водообеспеченность местности, — это соотношение количества осадков и испаряемой влаги. Области, где величина испарения превышает годовую сумму осадков, относят к *аридным*, т. е. засушливым. *Гумидными* (влажными) называют области земного шара, в которых количество осадков превышает количество испаряемой воды. Наряду с количеством влаги существенную роль играет ее распределение по сезонам, особенно во время вегетации.

Все растения по способности регулировать содержащуюся в них влагу делятся на две группы: *пойкилогидротермные* и *гомеогидротермные*. Первые, к которым относятся главным образом наземные водоросли и некоторые тонколистные тропические папоротники, не способны активно регулировать свой водный режим. Вторые могут регулировать потерю воды с помощью устьиц. К этой группе относится большинство наземных высших растений.

По приуроченности к местообитаниям с различными условиями увлажнения выделяют основные экоморфы наземных растений: гигрофиты, мезофиты и ксерофиты.

Гигрофиты — растения влажных местообитаний. Для многих из них характерны относительно тонкие цельные нежные слабоопушенные или голые листья с небольшим количеством устьиц. К гигрофитам относятся прибрежные виды: калужница *(Caltha palustris)*, дербенник иволистный *(Lythrum salicaria)*. Избыточ-

ная влага у гигрофитов нередко выделяется с помощью специальных анатомических структур – гидатод, располагающихся по краям листьев, и часто заметна в виде небольших капелек жидкости. Гигрофиты более обычны в гумидных областях.

Мезофиты – это растения, приспособленные к жизни в условиях умеренного увлажнения. К ним относятся большинство луговых и лесных растений. Анатомо-морфологические особенности мезофитов занимают промежуточное положение между особенностями гигрофитов и ксерофитов. Особое место среди мезофитов занимают эфемеры и эфемероиды. Их вегетация чрезвычайно краткая (иногда не более 4–6 недель), а длительный засушливый период они переживают либо в виде семян *(эфемеры)*, либо в виде покоящихся луковиц, клубней и корневищ *(эфемероиды)*.

Ксерофиты – растения сухих местообитаний, способные переносить недостаток как почвенной, так и атмосферной влаги. Они обильны в аридных областях, т. е. в областях с сухим климатом. В процессе адаптации (приспособления) ксерофиты выработали разнообразные анатомо-морфологические и физиологические особенности, направленные либо на уменьшение испарения и экономное расходование влаги, либо способствующие «добыванию» воды из глубоких почвенных горизонтов. У многих ксерофитов уменьшена поверхность листьев; на время сухого периода они иногда сбрасывают листья и даже молодые веточки (например, среднеазиатская «песчаная акация» – *Ammodendron)*. Опушение листьев нередко очень обильное (коровяк медвежье ухо – *Verbascum thapsus*), а устьица часто располагаются в специальных углублениях – криптах (погруженные устьица). У многих ксерофитов повышенное осмотическое давление клеточного сока и даже иной тип фотосинтеза (C_4-тип в отличие от C_3-типа большинства растений). В соответствии с иным типом фотосинтеза развивается особая анатомическая структура листа (так называемая кранцструктура).

Целый ряд пустынных и полупустынных ксерофитов обладает мощными и очень глубокими корневыми системами. Один из характерных примеров – верблюжья колючка *(Alhagi maurorum = = A. pseudalhagi)*, у которой главный корень иногда проникает на глубину до 15 м.

Особый случай приспособления к аридным условиям – стеблевые и листовые *суккуленты* – растения, у которых в листьях или стеблях развивается обильная водоносная ткань. Общеизвестны кактусы и африканские суккулентные молочаи. Во флоре умеренных широт суккуленты редки (например, род очиток – *Sedum* и молодило – *Sempervivum*).

Химические факторы

Химические факторы, влияющие на растения, определяются составом атмосферы в конкретном местообитании, органическими питательными веществами почвы и ее минеральным составом. Наиболее важный фактор для фотосинтеза – содержание двуокиси углерода. В природе существует достаточно сложный круговорот углерода, в котором участвуют все элементы экосистемы и прежде всего фитоценоз как ее главнейшая часть.

Количество ядовитых газов, особенно H_2S, и частицы несгоревшего углерода, выделяемые в атмосферу, чаще всего связаны с деятельностью человека. Они могут существенно ограничивать распространение тех или иных групп. Известно губительное влияние H_2S на лишайники, которые вследствие этого оказываются организмами-индикаторами, отражающими степень загрязненности атмосферы сернистыми соединениями. Вечнозеленые хвойные плохо переносят задымленную воздушную среду больших городов.

Из всех почвенных элементов главнейшую роль играют азот и кальций. Некоторые растения смогли приспособиться к недостатку азота. Это прежде всего растения водных и болотных местообитаний (насекомоядные растения – например, виды росянки).

Бобовые, некоторые деревья, из других семейств, например ольха и австралийская казуарина, могут использовать неорганический азот почвы за счет азот-

фиксирующей деятельности микроорганизмов, поселяющихся в их корневых клубеньках. Однако часть растений – так называемые нитрофилы – могут существовать лишь в местообитаниях, богатых связанным, т. е. усвояемым высшими растениями азотом. Наиболее известные нитрофилы – малина и крапива двудомная, часто поселяющиеся на мусорных местах.

Количество кальция в почве, большей частью представленного в виде $CaCO_3$, в значительной степени определяет ее реакцию. Реакция почвы – важный фактор, ограничивающий расселение растений или, наоборот, способствующий их процветанию. Виды, предпочитающие кислую реакцию почвы, получили название *ацидофилов*. Обычнейшими ацидофилами европейской части СССР являются щавелек *(Rumex acetosella)* и дикая редька *(Raphanus raphanistrum)*. *Ацидофобы*, напротив, предпочитают щелочную почву, нередко богатую карбонатами. К ним относятся мак-самосейка *(Papaver rhoeas)* и адонис летний *(Adonis aestivalis)*.

Для большинства растений токсичны легкорастворимые хлориды и сульфаты, но некоторые из них – растения-галофиты – устойчивы к этим солям. Типичный галофит Евразии – суккулентный однолетник солерос *(Salicornia europaea)*.

Из органических веществ в почве важнейшую роль играют органические азотсодержащие *гуминовые кислоты* и *фульвокислоты*. Структура гуминовых кислот довольно сложна и изменчива. Их количество и состав обусловливаются особенностями разложения мертвой органической, главным образом растительной массы. В конечном итоге гуминовые кислоты минерализуются. Плодородие почвы во многом определяется количеством гуминовых кислот.

Гумус, или *перегной*, образуется в процессе биохимических превращений отмершей растительной массы, гуминовых и фульвокислот.

Очень богаты гумусом черноземные почвы злаковых степей. Здесь в почве сосредоточены основные питательные вещества экосистемы: круговорот веществ осуществляется относительно медленно. Напротив, почвы тропиков бедны гумусом и главный запас питательных веществ содержится в фитомассе живых растений. Поэтому нормальное функционирование тропических фитоценозов связано с очень активным и быстро протекающим круговоротом веществ.

Механические факторы

Эти факторы определяются особенностями почвы, рельефа, климата и деятельностью человека. Формы влияния механических факторов на растения очень разнообразны. Существенным фактором выступает огонь. При пожарах любого происхождения растения выгорают полностью или частично. Многим, особенно лесным, сообществам пожары наносят трудновосполнимый ущерб. В то же время как приспособление к пожарам возникла особая экологическая группа *растений-пирофитов*, нуждающаяся в огне для распространения семян. К пирофитам относятся некоторые виды эвкалиптов, сосен, многие австралийские представители миртовых. Их одревесневающие плоды или шишки без воздействия огня не могут вскрыться. Установлено, что ряд злаковых формаций нормально функционирует только при более или менее регулярном выгорании отдельных участков растительности.

Ветер оказывается активным агентом в формировании крон отдельно стоящих деревьев. Известны особые флаговидные их типы, образовавшиеся в результате постоянно дующих в одном направлении ветров.

Огромное влияние на растительность, особенно в густонаселенных областях земного шара, оказывает стравливание и вытаптывание растений скотом, а также их вытаптывание в рекреационных зонах. Интенсивное вытаптывание и стравливание пастбищ постепенно ведет к замене ценных в кормовом отношении видов менее ценными и в конечном счете – к эрозии почвы. Однако умеренное вытаптывание способствует распространению семян многих растений, высвобождающихся из плодов, разрушает слишком плотную дерновину плотнокустовых злаков и способствует процветанию степных сообществ и саванн.

К механическим факторам можно отнести движение легких песчаных почв, на которых формируется растительность, в значительной степени состоящая из *псаммофитов*. Псаммофиты – это растения, приспособленные к жизни на песках, способные противостоять выдуванию ветром и выдерживать засыпание песком с помощью разного рода анатомо-морфологических особенностей. Большинство растений песчаных пустынь – псаммофиты.

Биотические факторы

Влияние сообитателей – растений, животных, микроорганизмов – выделяют в группу биотических факторов. Их действие на растение может быть прямым (поедание животными, опыление насекомыми, паразитирование одних растений на других) и косвенным (изменение абиогенных факторов среды). Влияние биотических факторов не менее, а иногда гораздо более действенно, чем влияние факторов неорганической среды. Оно во многом определяет особенности строения и жизнедеятельности растений, а на уровне экосистемы – направление, характер и интенсивность превращения веществ и энергии.

Биотические факторы принято делить на три группы: фитогенные – влияние растений-сообитателей, зоогенные – влияние животных и антропогенные – влияние человека. Наиболее прямая и ощутимая форма влияния животных на растение – потребление растительной массы в пищу. В начале любой трофической цепи всегда находится зеленое растение – автотроф. К числу главнейших защитных реакций растений относится их способность к быстрому и разнообразному восстановлению потерь. Важным фактором защиты являются широко распространенные в растениях вторичные метаболиты: алкалоиды, флавоноиды, терпеноиды, иридоиды и др. Широко известна роль животных в опылении цветковых растений и распространении их плодов и семян.

Входя в состав растительных сообществ, растения испытывают многообразные влияния соседних растений и сами оказывают воздействие на сообитателей. Эти взаимоотношения могут быть прямыми, контактными (эпифитизм, давление и сцепление стволов, срастание корней, симбиоз, паразитизм) и косвенными – через животных и микроорганизмов, а также путем аллелопатии. В конечном итоге биотические факторы, особенно фактор конкуренции, определяют взаимоотношения, исторически сложившиеся в растительных сообществах и экосистемах в целом.

Глава XVIII
ЭЛЕМЕНТЫ ГЕОБОТАНИКИ

ОСНОВНЫЕ ПОНЯТИЯ

Геоботаника – раздел ботанической географии, изучающий сложение и распространение по поверхности Земли растительного покрова.

Термин «геоботаника» был предложен в 1866 г. одновременно и независимо друг от друга русским ботаником Ф. И. Рупрехтом и немецким – Г. Гризебахом. Нередко геоботанику рассматривают как самостоятельную биологическую науку. Геоботаника очень тесно связана с экологией растений, особенно с разделом, называемым синэкологией. Помимо экологических сведений, геоботаники широко используют данные систематики и флористики.

В отечественной литературе синонимом геоботаники считается фитоценология, но нередко, и это более правильно, геоботанику делят на два раздела: собственно фитоценологию и географию растительности. Фитоценология (термин, предложенный в 1918 г. австрийским ботаником Г. Гамсом) – это раздел геоботаники, изучающий *растительные сообщества*, или *фитоценозы* (от греч. «фи-

тон» – растение и «койнос» – общий). География растительности занимается выяснением закономерностей и особенностей распределения по поверхности Земли синтаксонов, т. е. растительных сообществ различного ранга.

Нередко геоботанику подразделяют на общую и специальную. Общая геоботаника исследует общие закономерности сложения и распространения по поверхности Земли растительного покрова. Специальная геоботаника включает лесоведение, луговедение, тундроведение, болотоведение, степеведение, пустыноведение и индикационную геоботанику. Она изучает те же вопросы, что и общая, но применительно к задачам каждого из разделов. Разделы специальной геоботаники служат теоретической основой прикладных наук агрономического цикла: луговодства, лесоводства, культуры болот и т. д. В современной геоботанике преобладают количественные методы анализа растительности. Существуют маршрутные, стационарные и экспериментальные методы. Все они в конечном итоге направлены на изучение особенностей растительных сообществ, закономерностей взаимоотношения их компонентов и в конечном счете – на их мониторинг, т. е. слежение за изменениями и состоянием сообществ. Одновременно выясняется пространственное расположение растительных сообществ по поверхности Земли.

Наиболее общим понятием геоботаники является растительный покров. Под растительным покровом понимают всю совокупность растений, обитающих в пределах какого-либо участка земной поверхности (вне зависимости от его величины).

Растительностью называют совокупность растительных сообществ, населяющих Землю или отдельные ее регионы, районы, пункты. Поэтому можно говорить о растительности Австралии, растительности Урала, растительности Ленинградской области, Шатурского района, Бузулукского бора и т. д. В отличие от флоры – общности растений, характеризующейся главным образом историческими связями, растительность представляет собой объединение, основанное преимущественно на экологических связях между растениями-сообитателями. Растительный покров и растительность – важнейшие компоненты биосферы, играющие основную роль в аккумуляции, т. е. накоплении солнечной энергии, первичном синтезе органического вещества и круговороте веществ в экосистемах.

Ненарушенный деятельностью человека растительный покров, как правило, характеризуется *непрерывностью (континуумом)*, при которой одни растительные сообщества относительно постепенно и плавно без резких границ переходят в другие. Континуум обусловливается прежде всего плавностью перехода одних местообитаний в другие. Прерывность растительности возникает главным образом на границах угодий либо там, где резко меняются условия местообитания, например на берегах водоемов, у подножий крутых скал и т. д. Поэтому расчленение растительности на отдельные пространственные единицы и проведение границ между ними в известной степени условно. Однако такое разделение, на основе тех или иных принципов, необходимо в научных и прикладных целях и поэтому широко практикуется. Выделяемые участки растительности получили название фитоценозов или растительных сообществ.

Фитоценоз в самом общем смысле – это пространственный контур, в пределах которого в разных его частях растительный покров имеет определенное сходство по флористическому составу, структуре и взаимоотношениям между растениями-сообитателями.

Для фитоценоза обычно характерно определенное местообитание. Искусственные фитоценозы, созданные человеком в результате возделывания сельскохозяйственных культур, получили название *агроценозов*. Отражая объективно существующую реальность, фитоценоз в то же время условен как любая единица классификации. Фитоценоз – наиболее существенная часть любой экологической системы, поскольку растительный покров играет важнейшую роль в фиксации солнечной энергии. В экологии изучение фитоценозов используется для уточнения границ экосистем.

Исследование растительного покрова, растительности и, разумеется, фитоценозов начинают с геоботанических описаний. Чтобы определить особенности сообществ и установить их вероятные границы, описывают конкретные, по возможности однородные фраг-

менты растительности на ограниченных пробных площадках. Величины пробных площадок зависят от типов сообществ, которые изучаются. В частности, в лесах умеренного пояса величина пробных площадок варьирует от 200 до 400 м^2; при изучении лугов ограничиваются площадками в 25 м^2 или даже меньше. В пределах пробных площадок учитывают все параметры, необходимые для достаточно полной характеристики исследуемого фрагмента растительности. Для ограничения конкретных участков, на которых ведут необходимые замеры или подсчеты, часто используют квадратные или круглые рамки строго определенной площади. При достаточном числе описаний геоботаник приступает к анализу собранной информации, после чего выявляет конкретные фитоценозы, устанавливая их границы.

Флористический состав — один из важнейших признаков фитоценоза. Он существенным образом связан с флорой данного района. Количество видов, входящих в фитоценоз, колеблется в очень больших пределах. Оно не может быть меньше одного (что бывает достаточно редко), но иногда достигает нескольких сотен (тропические лесные сообщества). Флористический состав фитоценозов используется рядом ученых для классификации растительных сообществ.

Совокупность особей одного вида в пределах фитоценоза получила название ценопопуляции. Ценопопуляция — основной структурно-экологический элемент фитоценоза, форма приспособления вида к конкретным местообитаниям.

Фактически сообщество — это ряд ценопопуляций, характеризующихся разной численностью, разной фитомассой и разной ролью в структурно-экологической организации сообщества. Видовая насыщенность растительного сообщества, или число ценопопуляций в нем, обусловлена факторами местообитания, биологическими свойствами видов, а также интенсивностью межвидовой конкуренции между ними. Фитоценозы могут быть *флористически полночленными*, т. е. в них входят все виды, способные естественно произрастать в данных условиях, либо *неполночленными*. Под флористически неполночленными понимают сообщества, в состав которых входят не все виды, свойственные данному местообитанию. Выявление неполночленности фитоценозов открывает возможности для искусственного их пополнения за счет введения в них хозяйственно ценных видов.

Таким образом, входящие в фитоценоз виды неодинаковы по своему значению. Обычно вид или несколько видов играют главенствующую роль в определении основных свойств фитоценоза, хотя в некоторых растительных сообществах господствующие виды выделить невозможно (тропические дождевые леса, тундры, некоторые типы степей). Виды, господствующие в фитоценозе по фитомассе, получили название *доминантов*. В тех случаях, когда несколько доминант одновременно контролируют режим отношений в сообществе, говорят о *видах-эдификаторах*. Во флоре СССР насчитывается почти 1400 видов-доминантов (и субдоминантов). Помимо доминантов в сообществах встречаются виды, значительно отличающиеся от доминантов по своей роли и по обилию. В частности, виды, присутствующие в фитоценозе, но никогда не доминирующие, известны под названием *ассектаторов* (от лат. «ассектатор» — постоянный спутник).

Под структурой фитоценозов подразумевают пространственное размещение компонентов сообщества. Эта структура зависит от флористического состава, количества компонентов фитоценоза и характера связей между ними. Важную роль в определении структуры фитоценоза играет состав экоморф. Особенности надземной структуры растительного сообщества связаны преимущественно с характером расположения систем побегов сосудистых растений и их олиственностью, а особенности подземных — с взаимным расположением корневых систем. Структура сообщества также часто используется для их классификации.

Принято различать *вертикальную* и *горизонтальную структуры* фитоценозов. Вертикальная структура фитоценозов может быть *непрерывной* или *прерывистой*, т. е. *дискретной*. При непрерывной вертикальной структуре особых слоев растительного покрова выделить невозможно и весь фитоценоз воспринимается как единый по вертикали (вертикальный фитоценотический континуум). К таким вертикальным непрерывным типам рас-

тительности относятся некоторые влажнотропические леса, большинство луговых и лугово-степных сообществ. В этих сообществах ботаники иногда выделяют слои условно и называют их *фитоценотическими горизонтами.*

В вертикально расчлененных, т. е. прерывистых по вертикали фитоценозах различают определенное число слоев, называемых *ярусами* (рис. 210). Ярусы, как правило, образованы разными жизненными формами. В северных лесах чаще всего удается выделить четыре яруса: древесный, кустарниковый, травяно-кустарничковый и мохово-лишайниковый. Распределение фитомассы по ярусам существенно различается в разных типах сообществ. Ярусы характеризуются также свойственной им активностью фотосинтеза, количеством первично образуемых органических веществ и количеством фиксируемой энергии солнечного света. В подземной структуре сообществ ярусность, как правило, выражена нечетко.

Помимо вертикальной структуры фитоценоза, существует структура горизонтальная. Считается, что фитоценоз – это более или менее однородный участок растительности, однако однородность его относительна. Смена местообитаний ведет к нарушению пространственной однородности растительного покрова и возникновению *мозаичности* фитоценоза. Мозаичность свойственна большинству фитоценозов.

В сообществе между растениями обычно складываются определенные экологические отношения. Лишь в редких случаях, когда отдельные особи растут разреженно, взаимовлияние растений-сообитателей друг на друга незначительно. Складывающиеся отношения по своим проявлениям очень разнообразны, но часто сводятся к *межвидовой* и *внутривидовой конкуренции.*

В самом общем плане под конкуренцией понимают любое тормозящее действие, прямо или косвенно оказываемое растениями-сообитателями друг на друга. При этом безразлично, выделяются ли особые вещества, тормозящие рост и развитие соседей *(аллелопатия)*, затеняются ли светолюбивые виды, «перехватываются» ли насекомые-опылители или питательные вещества. Создается ситуация, при которой менее конкурентоспособный вид не может полностью реализовать свои физиологические возможности и в силу этого занять все подходящие ему по норме реакции экологические ниши.

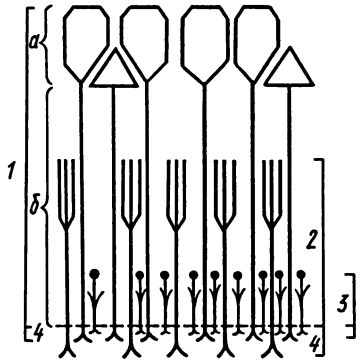


Рис. 210. Вертикальная структура трехъярусного лесного фитоценоза:
1 – ярус древостоя (*а* – полог листвы, *б* – зона стволов), *2* – ярус кустарников, *3* – ярус трав и кустарничков, *4* – подземный ярус

Напротив, высококонкурентный вид занимает все подходящие ему экологические ниши. В конечном итоге пространство, где размещается растительное сообщество, оказывается заполненным его обитателями в соотношениях, соответствующих их конкурентным способностям.

Виды более или менее сформировавшегося сообщества находятся в экологическом равновесии друг с другом и окружающей средой. Вывести их из этого равновесия могут прежде всего изменения факторов среды обитания.

Флористический состав и структура, а также экологические связи между растениями-сообитателями могут изменяться во времени. Эти изменения достаточно многообразны. Легче всего обнаруживаются сезонные изменения, связанные с временами года. Эти изменения выражаются прежде всего в *смене аспектов*, т. е. в смене окраски растительного сообщества. Более точные представления о ритмах сезонных изменений дают фенологические наблюдения, т. е. наблюдения за ритмами развития растений. К ним относятся наблюдения за вегетацией, ростом побегов, сроками цветения, плодоношения и т. п.

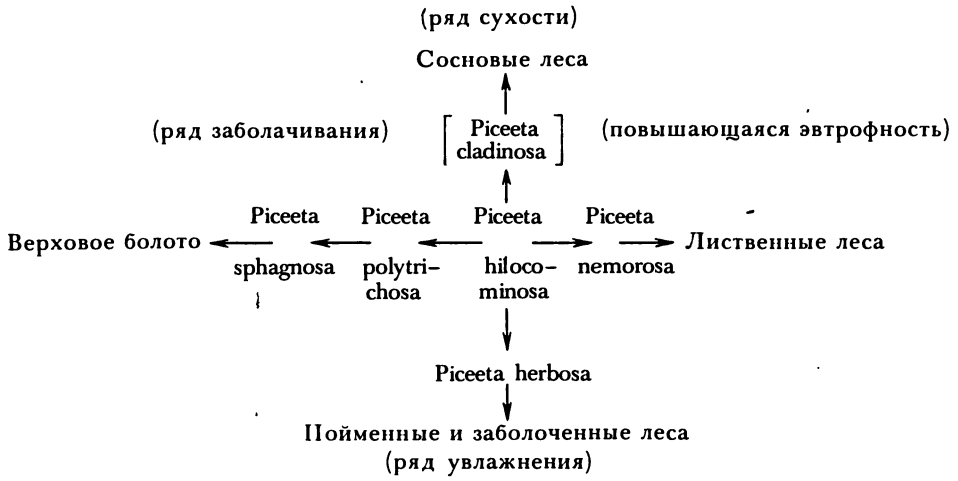


Рис. 211. Схема изменения типов леса в зависимости от изменений факторов почвенного увлажнения и богатства почвы

Помимо сезонных изменений фитоценозов, которые цикличны, т. е. обратимы, существуют и необратимые изменения, получившие название *динамики фитоценозов*. Обычно они более длительные и могут касаться любых признаков фитоценоза: флористического состава, структуры и т. д. В результате необратимых изменений один фитоценоз заменяется другим.

Последовательная смена одних фитоценозов другими на определенном участке поверхности Земли получила название сукцессии. Сукцессии могут быть вызваны как внешними, так и внутренними причинами.

На первых этапах изменений главную роль играют внешние причины; преимущественно изменения среды обитания. К их числу относятся изменения климата, химизма почвы, пожары, антропогенные воздействия (вырубки, осушение, орошение, усиленный выпас скота и т. д.). Конечные этапы изменений определяются преимущественно внутренними причинами, связанными с биологическими особенностями видов-сообитателей в фитоценозе и возникновением собственной среды обитания, отличной от первоначальной (заторфовывание водоемов, изменение реакции почвы под воздействием поселяющихся растений, снижение или повышение содержания азота и др.).

Во многих случаях изменения носят закономерный характер. На рис. 211 в качестве примера показаны изменения одного из типов леса в зависимости от почвенного увлажнения и богатства почвы. Одновременно этот рисунок может служить примером *экологических рядов*, демонстрирующих соответствие между особенностями местообитания и типом развивающегося в этих условиях фитоценоза.

В динамике фитоценозов существует тенденция к возникновению относительно стабильного состояния растительности, находящегося в равновесных отношениях со средой обитания. Такое состояние растительности называется *климаксом*. Развивающиеся при этом сообщества называются *климаксными сообществами*.

Классификация растительности

Основа для создания любых классификаций – уже упоминавшиеся геоботанические описания. Часть геоботаников основное внимание уделяет флористическому составу сообществ и строит их классификацию на флористической основе. Путем анализа описаний выделяются так называемые характерные виды. Присутствие или отсутствие характерных видов служит критерием сближения или разграничения синтаксонов[1]. Основной синтаксон, с которого начинается флористиче-

[1] Синтаксон – любой тип фитоценоза установленного ранга.

ская классификация фитоценозов, — *ассоциация*. На основе флористического сходства и различия ассоциации объединяют в союзы, союзы — в порядки, а порядки — в классы. Флористическая классификация наиболее удобна при работе с растительными сообществами, у которых нет четкого деления на ярусы.

В СССР чаще используется так называемая физиономическая классификация фитоценозов, детально разработанная для лесов. При таком подходе главное внимание уделяется сходному видовому составу доминантов в основных ярусах фитоценоза. Этот тип классификации очень удобен при работе с растительностью, имеющей устойчивую структуру. Достоинство физиономической классификации, для которой может быть использована и аэрофотосъемка, — ее относительная простота. За основную единицу классификации здесь тоже принимают ассоциацию, но главное значение при ее выделении имеют не характерные виды, а доминанты. Ассоциации при физиономической классификации объединяют в группы ассоциаций, эти последние — в формации, далее следуют группы формаций, классы формаций и, наконец, типы растительности. Пример такой классификации приведен ниже.

В хвойных лесах довольно часто встречаются ельники, в травяно-кустарничковом ярусе которых преобладает черника. Такие ельники выделяют в особую ассоциацию ельников черничных. Ельники черничные и ельники кисличные с кислицей *(Oxalis acetosella)* в травяно-кустарничковом ярусе (другая ассоциация) характеризуются сплошным покровом мхов из рода гилокомиум *(Hylocomium)* в мохово-лишайниковом ярусе. Это дает основание объединить обе ассоциации в группу ассоциации ельников зеленомошных. Все типы ельников в свою очередь образуют формацию еловых лесов. Хвойные, пихтовые, сосновые леса и т. д. составляют группу формаций хвойных лесов [1], или тайги. Все леса и кустарники с листьями в виде хвои объединяют в класс формаций. Наконец, все хвойные и лиственные леса, заросли кустарников образуют древесно-кустарниковый тип растительности.

Существует довольно большое число синтаксонов низкого ранга, однако количество синтаксонов высокого ранга (например, типов растительности) невелико. Чаще всего выделяют 4 типа растительности: древесно-кустарниковый, травянистый, пустынный и тип, образованный группировками низших организмов.

[1] Для всех синтаксонов существуют соответствующие латинские названия.

ГЕОГРАФИЯ РАСТИТЕЛЬНОСТИ

Распределение растительности по поверхности земли подчинено определенным закономерностям. На это в начале прошлого века обратил внимание А. Гумбольдт.

В основе распределения растительности лежат горизонтальная (широтная) зональность и вертикальная зональность, или поясность. Широтная зональность связана с климатом, который прежде всего определяется углом падения солнечных лучей на поверхность Земли. Она наиболее четко выражена на равнинных местообитаниях, так называемых *плакорах*, где совпадает с границами климатических зон.

Вне плакоров широтная зональность нарушается в результате взаимодействия с меридиональными (континентальными) климатическими особенностями территории, порожденными удаленностью ее от океана и вертикальной поясностью растительности.

Если все континенты объединить в один и выровнять их, то на таком «идеальном» континенте распространение растительности будет определяться только климатическими зонами и удаленностью от океана, т. е. степенью континентальности (рис. 212). Однако в действительности распределение зон на земном шаре существенно отличается от ситуации идеального континента.

Помимо нарушений зонального распределения растительности, связанного с различной степенью континентальности и горными поднятиями, в пределах нескольких природных зон иногда возникает сходная растительность благодаря сильно действующему фактору, не связанному с климатом, такому, как водная среда обитания, засоленные почвы и т. д. Такая растительность называется *азональной* (от греч. «а» — частица отрицания). В значительной степени азональна растительность пресноводных водоемов, в меньшей степени — растительность лугов, засоленных участков суши.

При районировании растительности Земли чаще всего выделяют следующие зоны: тундры, хвойных лесов, летнезеленых широколиственных лесов, степей,

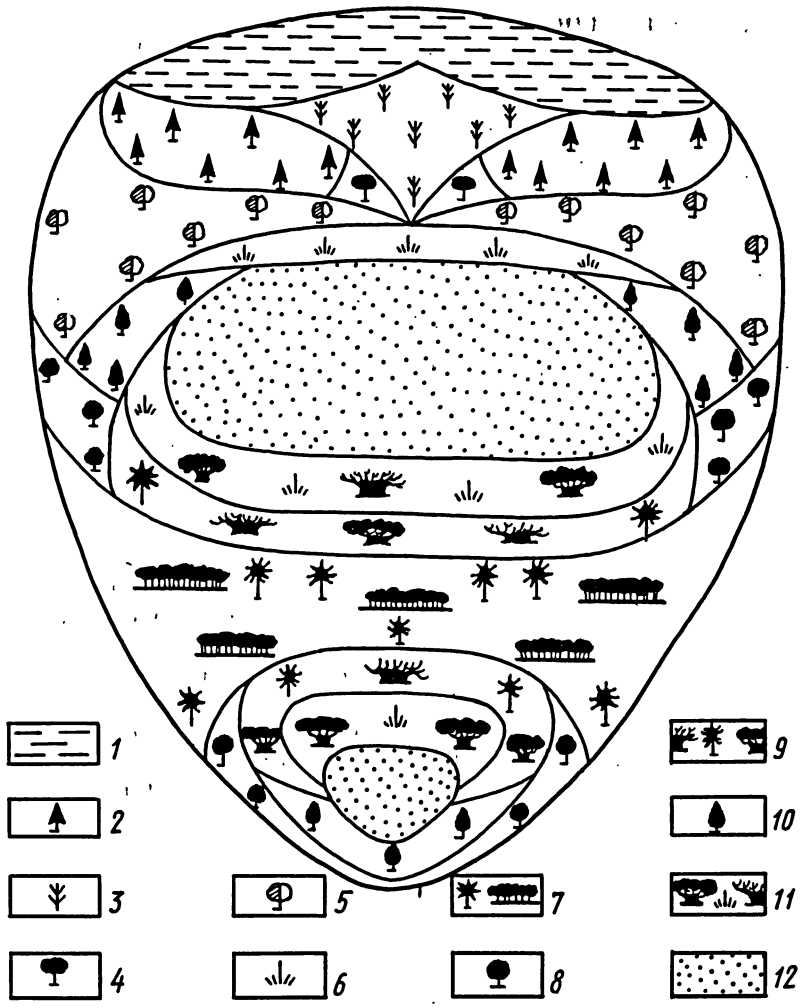


Рис. 212. Обобщенная идеальная схема растительности для материков восточного полушария: *1* – тундры, *2* – темнохвойные леса, *3* – лиственничные леса и редколесья, *4* – сосновые леса, *5* – летнезеленые леса, *6* – степи, *7* – влажнотропические леса, *8* – лавролистные леса, *9* – дождезеленые муссонные леса, *10* – склерофильные (твердолистные) леса, *11* – саванны, *12* – пустыни

пустынь, саванн, муссонных, т. е. дождезеленых лесов, влажных тропических лесов и ряд других зон. Флористически и физиономически эти зоны существенно отличаются друг от друга. Ниже будут кратко охарактеризованы только растительные зоны, представленные на территории СССР.

Климат изменяется не только в горизонтальном, но и в вертикальном направлении. То же самое происходит с растительностью. Зональной растительности на равнинах до известной степени соответствуют высотные пояса в горах. Вертикальное размещение поясов растительности в горах создает высотную поясность. Число поясов в горных системах зависит от широты местности. Чаще всего в горных системах стран умеренного и субтропического климата наблюдаются пояса широколиственных лесов, хвойных лесов, а также субальпийской и альпийской безлесной растительности.

ЗОНАЛЬНОСТЬ РАСТИТЕЛЬНОСТИ СССР

В пределах СССР выделяют ряд растительных зон (рис. 213).

Зона тундр и арктических пустынь занимает около 15% территории нашей страны, составляя около 3 млн. км². Название «тундра» происходит от финского слова «*tunturi*», что означает плоский безлесный холм. Наиболее яркая особенность тундр – отсутствие деревьев. Вегетационный период очень краткий и составляет 2–3,5 месяца. Летние температуры не поднимаются выше 15°. Осадков мало и тонкий снеговой покров (20–50 см толщины) часто не может защитить растения от низких температур и сильных ветров. Существенное влияние на характер растительности оказывает многолетняя (вечная) мерзлота, которая здесь располагается нередко в 30–50 см от поверхности. Отсутствие стока и малое испарение с почвы создает избыточное увлажнение. Общая толщина почвенного покрова в тундрах незначительна и составляет обычно 20–30 см. Значительные пространства в тундре заняты сфагновыми торфяниками. Суровые условия тундры наложили характерный отпечаток на произрастающие растения. Они обычно низкорослы, их высота часто не превышает 15–20 см. Валовой запас растительной массы 12–32 ц/га, годовой прирост 7–12 ц/га. В сообществах развиты кустарничково-травяные и мохово-лишайниковые ярусы. Цветковые представлены почти исключительно многолетниками, причем преобладают гемикриптофиты и хамефиты. Однолетников очень мало, так как для прохождения всех фаз развития за один вегетационный период им не хватает ни времени, ни достаточного количества тепла. Видовое разнообразие флоры невелико и едва достигает 200–300 видов.

По структуре растительного покрова и флористическим особенностям различают лесотундру – зону, переходную к тайге, кустарниковую тундру, мохово-лишайниковую тундру, арктическую тундру и др. Наиболее характерные растения кустарниковой тундры – кустарниковые полярные виды ивы и березы, как правило, не превышают 50 см. Особенно часты ива травянистая *(Salix herbacea)* и береза карликовая *(Betula nana)*. Очень обычны в разных типах тундры дриада восьмилепестная *(Dryas octopetala)*, или куропаточная трава, княженика *(Rubus arcticus)* из семейства розоцветных и диапенсия лапландская *(Diapensia lapponica)* из семейства диапенсиевых. Хорошо приспособилась к условиям тундры ложечница арктическая *(Cochlearia arctica)* из семейства крестоцветных. Весьма часты арктические виды бобовых из родов астрагал *(Astragalus)*, остролодочник *(Oxytropis)* и копеечник *(Hedysarum)*. Много осоковых. Для мохово-лишайниковой тундры наиболее обычны лишайники из родов кладония *(Cladonia)* и цетрария *(Cetraria)*.

Биоресурсное значение тундры относительно невелико. Лишайники – основной корм оленей, мхи – леммингов (мелких грызунов). Иногда в изобилии встречаются ягоды (брусника, черника, голубика) и грибы. В тундре возможны заготовки 2–3 видов лекарственных растений. Тундровые флористические элементы весьма обычны в верхней части альпийского пояса гор.

Южнее зоны тундр располагается **зона бореальных, т. е. северных хвойных, лесов, или тайги**[1]. Это самая крупная по площади зона растительности земного шара. В СССР она занимает около 33% территории страны. Существеннейшими факторами, определяющими особенности флоры и растительности тайги, можно считать среднесуточные температуры выше 10°С, продолжающиеся менее 120 дней в году, более чем полугодовой холодный период и многолетнюю мерзлоту в почве, занимающую значительную часть таежной зоны. Почвы тайги подзолистые, относительно бедные гумусом.

Перечисленные факторы влияют на структуру и состав растительного покрова. В частности, здесь не могут развиваться широколиственные листопадные древесные породы, для которых необхо-

[1] Нередко тайгу рассматривают как подзону лесной зоны.

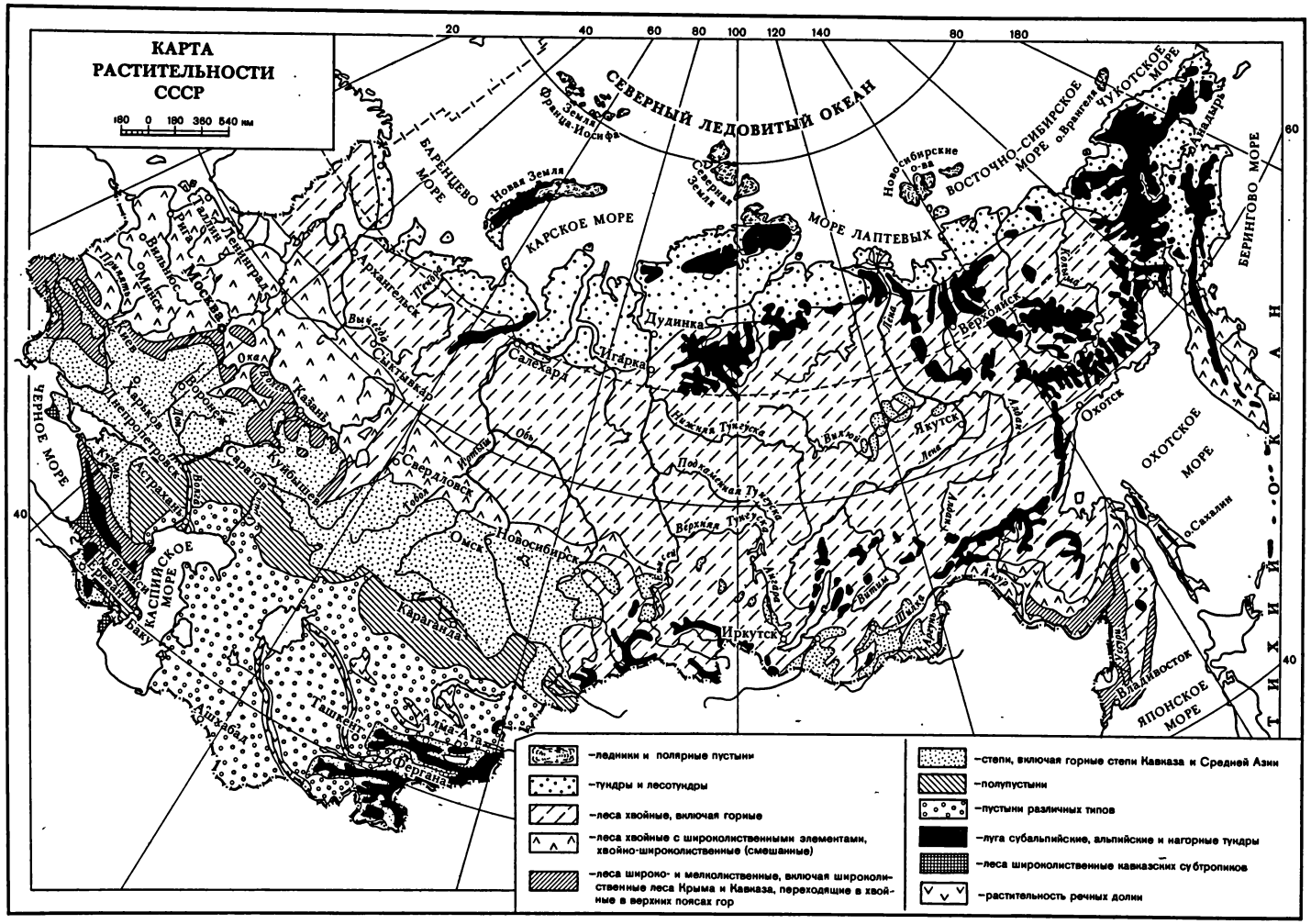


Рис. 213. Карта растительности СССР

дим более продолжительный период активного фотосинтеза. Средний валовой запас наземной растительной массы 900—1000 ц/га, прирост 15—20 ц/га. В тайге хорошо выражена ярусность. Древесный ярус формируют представители всего четырех родов хвойных: ели, сосны, пихты и лиственницы. Ель и пихта образуют так называемую темнохвойную тайгу, а лиственница и сосна — светлохвойную. Еловые леса в СССР формируются главным образом елью обыкновенной *(Picea abies)* и елью сибирской *(P. obovata)*. Эти леса развиваются на наиболее богатых почвах. Ель обыкновенная, или европейская, занимает основную площадь европейской тайги. Ель сибирская доминирует на севере и северо-востоке европейской части, а затем по всей Сибири. На Дальнем Востоке этот вид замещается елью аянской *(P. ajanensis)*. Ярус трав в таких лесах развит слабо, что объясняется сильной конкуренцией со стороны корневых систем деревьев и сильным затенением, создаваемым елью. Здесь обычны седмичник европейский *(Trientalis europaea)*, одноцветка одноцветковая *(Moneses uniflora)*, виды грушанок *(Pyrola)*, линнея северная *(Linnaea borealis)*, кислица обыкновенная *(Oxalis acetosella)*, брусника и черника. Изредка встречается ряд наземных орхидей. В мохово-лишайниковом ярусе обильно развиваются зеленые мхи из родов гилокомиум *(Hylocomium)*, плеврициум *(Pleurozium)*, дикранум *(Dicranum)*. Поэтому наиболее часто встречающийся тип сообществ еловых лесов — ельники зеленомошные.

Сосна поселяется главным образом на сухих или, напротив, очень сырых и бедных питательными веществами почвах. Этим объясняется ее способность занимать те территории, на которых другие хвойные растут с трудом. Главнейшая древесная порода в сосняках — сосна обыкновенная *(Pinus sylvestris)*, встречающаяся от Балтики до Тихого океана. В ряде районов Сибири обитает (до Забайкалья на востоке) сосна сибирская, или сибирский кедр *(P. sibirica)*. На бедных сухих почвах чаще всего развиваются лишайниковые боры (сосняки беломошные), где в мохово-лишайниковом ярусе обильны лишайники из родов кладония и цетрария. Сосняки зеленомошные (в нижнем ярусе преобладают виды родов *Hylocomium* и *Pleurozium*) занимают относительно более влажные почвы, но при дальнейшем застойном увлажнении сменяются сосняками долгомошными, где в мохово-лишайниковом ярусе доминируют виды кукушкина льна *(Polytrichum)*, и затем сосняками сфагновыми. Во многих типах сосняков хорошо развит травяно-кустарничковый ярус, в котором обильно представлены ягодные кустарнички из семейства вересковых (брусника, черника, голубика). На сфагновых болотах бореальной зоны обычна клюква.

Большая часть Средней и Восточной Сибири, т. е. территории к востоку от Енисея, покрыты лиственничной тайгой, которая в СССР занимает по площади первое место (около 2,5 млн. км^2). Основными лесообразующими породами здесь являются лиственница Гмелина, или даурская *(Larix gmelinii = L. dahurica)*, и лиственница сибирская *(L. sibirica)* — мощные деревья с горизонтально разросшейся корневой системой. Очень широко распространены лиственничные леса с брусникой, а в Якутии — также с толокнянкой. В кустарниковом ярусе, который довольно обилен, часто встречается можжевельник сибирский *(Juniperus sibirica)*, виды шиповника (главным образом иглистый — *Rosa acicularis*) и вьющаяся кустарниковая лиана княжик сибирский *(Atragene sibirica)*. Местами очень обилен рододендрон даурский *(Rhododendron dauricum)*, называемый местными жителями «багульником».

В сырых лиственничниках в травяно-кустарничковом ярусе господствуют ягодные кустарнички из семейства вересковых. На участках, где тайга сведена в результате деятельности человека или по иным причинам, а также вдоль пойм рек развиваются так называемые *мелколиственные леса*, состоящие из видов березы, осины и ольхи.

Бореальные леса играют исключительную роль в лесной промышленности, так как примерно 70% деловой древесины заготавливают здесь. Кроме того, в СССР в тайге сосредоточена большая

часть зарослей ягодных дикорастущих растений. В этой зоне находятся основные части ареалов не менее чем 25 видов лекарственных растений, используемых в научной медицине.

Летнезеленые широколиственные леса произрастают в умеренной климатической зоне северного полушария, где осадки выпадают в течение всего года. Для развития листопадной древесной растительности необходим вегетационный период не менее 120 дней, т. е. продолжительностью 4—6 месяцев, с достаточным количеством осадков. В разных частях зоны летнезеленых лиственных лесов климатические условия неодинаковы и сами леса существенно различаются по слагающим их древесным породам. Средний валовой запас надземной растительной массы в широколиственных лесах 2600 ц/га, а прирост 56 ц/га в год. На севере преобладают смешанные хвойно-широколиственные леса, но в южных районах этой зоны есть и чистые широколиственные леса. В европейской части они имеют клиновидно суживающийся ареал, западная граница которого простирается от Невы до Днестра, а на востоке узкой полосой доходит до Урала. В северных частях зоны главной лесообразующей широколиственной породой является липа сердцелистная *(Tilia cordata)*, а в южной — дуб черешчатый *(Quercus robur)*. Флора травянистых растений довольно богата, но в разных частях зоны существенно различается.

На Кавказе и в Крыму преобладают широколиственные леса из дуба скального *(Q. petraea)*, видов граба *(Carpinus)* и бука *(Fagus)*. Здесь, благодаря высокой влажности воздуха и защите от зимних морозов, часто развивается обильный подлесок, состоящий из видов падуба *(Ilex)*, рододендронов *(Rhododendron)* и лавровишни *(Laurocerasus officinalis)*.

Третий массив широколиственных и хвойно-широколиственных лесов расположен на Дальнем Востоке. На юге Приморского края эти леса встречаются без участия хвойных. Главные лесообразующие широколиственные породы — дуб монгольский *(Q. mongolica)*, липа амурская *(T. amurensis)*, граб сердцелистный *(Carpinus cordata)*, некоторые виды берез, ясеней, вязов и кленов.

Помимо широколиственных лесов, в западном Закавказье и на Южном берегу Крыма в ограниченном количестве сохранились склерофильные, или жестколистные, леса. Основной район распространения жестколистной растительности находится вне СССР — в Средиземноморье. Склерофильные леса и производные от них кустарниковые сообщества *(маквис, гаррига, фригана)* встречаются там, где летом жарко и достаточно сухо, а зимы мягкие и основная масса осадков выпадает зимой. В силу этого многие растения, входящие в склерофильные сообщества, вечнозелены. Растения начинают цвести здесь с декабря по апрель, а в мае большинство из них уже отцветает. Затем начинается засушливый период, продолжающийся до сентября.

Зона степей. *Степью* называют растительные сообщества, состоящие преимущественно из холодостойких ксерофильных, т. е. засухоустойчивых, трав.

Степи занимают обширные территории зоны умеренного климата. Их распространение связано с континентальными засушливыми частями умеренного термического пояса. В северном полушарии наибольшая протяженность степей с севера на юг ограничена 55° и 35° с. ш. К северу от степей располагается лесостепь — зона, переходная между лесом и степью. На юге степи обычно сменяются полупустынями и пустынями. В пределах СССР находится наиболее обширная часть степной области земного шара (около 4 млн. км²). Эта область протянулась отдельными массивами от нижнего течения Дуная до северо-восточного Китая. Ширина степной зоны колеблется от 500 до 1000 км. Господствующие растения в степях — представители родов многолетних дерновинных злаков: ковыль *(Stipa)*, типчак *(Festuca)*, житняк *(Agropyron)*, тонконог *(Koeleria)* и т. д. Кроме того, в состав так называемых *луговых степей* включаются многочисленные виды из других семейств, образующие степное разнотравье. Местами встречаются кустарники. Степные по-

чвы — черноземы и темнокаштановые — богаты гумусом и очень плодородны.

Для степных районов характерны холодная зима и засушливый и жаркий летний вегетационный период, во время которого развитие растений замедляется. Годовое количество осадков в пределах степной зоны колеблется от 150 до 600 мм. Безлесие — характерная черта большинства степей, по-видимому, представляет собой первичное явление и связано прежде всего с недостаточным для развития древесных пород количеством осадков, что усугубляется конкуренцией со стороны ксерофильных трав. Годовой прирост надземной фитомассы 7—15 ц/га.

Существует несколько типов степей, из которых назовем *настоящие степи* с господством ксерофильных злаков и *луговые степи*, где к злакам в большой мере примешивается разнотравье. *Кустарниковые степи*, обычные на юге Сибири и на востоке Казахстана, характеризуются равномерно разбросанными на фоне степного травостоя куртинами степных кустарников, преимущественно из родов карагана *(Caragana)* и спирея *(Spiraea)*.

В Средней Азии, главным образом в горах, встречаются участки степей особого типа: полусаванновых, колючетравных, трагакантовых, отличающихся по своему составу от равнинных степей.

Зона степей имеет огромное значение для народного хозяйства. Большая часть территории этой зоны распахана и превращена в сельскохозяйственные угодья, дающие основную массу урожая зерновых и зернобобовых. Многие лекарственные дикорастущие растения также заготавливают преимущественно в степной зоне (около 20 видов). Это ромашка аптечная *(Chamomilla recutita)*, астрагал шерстистоцветковый *(Astragalus dasyanthus)*, термопсис ланцетный *(Thermopsis lanceolata)*, горицвет весенний *(Adonis vernalis)* и другие виды.

Зона полупустынь и пустынь простирается в северном полушарии между 15 и 50° с. ш. в виде пояса, имеющего в разных местах неодинаковую ширину. Пустыни и полупустыни СССР занимают главным образом территории равнинной и предгорной Средней Азии и значительной части Казахстана. Для пустынь характерна относительно бедная растительность, как правило, не образующая сомкнутого растительного покрова.

Климат пустынь СССР резко континентальный, аридный, с большими различиями между низкими зимними и высокими летними температурами, достигающими в южных районах 35—40 и даже 45°. В северной части пустынной области осадки, которых здесь бывает не выше 300 мм в год, более или менее равномерно распределены по сезонам года. Здесь обычно развиваются полупустыни. Их климат менее континентален. В южной части максимум осадков приходится на период с конца осени до весны и их количество не превышает 200 мм в год. В этих условиях развивается типично пустынная растительность. Исключительная аридность, т. е. засушливость условий существования, способствовала развитию у растений пустынь и полупустынь ярко выраженных ксероморфных черт. Во флоре пустынь Средней Азии господствуют ирано-туранские элементы. Эта флора относительно молода. Для пустынь характерно большое количество эфемеров и эфемероидов. Годовой прирост растительной массы в полупустынях — 4—8 ц/га, а в пустынях колеблется в зависимости от ее типа (от 1 до 500 ц/га).

Принято выделять несколько типов пустынь и полупустынь: песчаные полупустыни; лёссовые, или эфемеровые, полупустыни; глинистые солончаковые полупустыни; песчаные пустыни и др.

Песчаные полупустыни тянутся полосой 200—400 км шириной от междуречья Волги и Дона до границы с Западным Китаем. Естественный покров представлен здесь преимущественно полукустарниковыми полынями и злаками. Пример типичной *лёссовой полупустыни* — так называемая Голодная степь, находящаяся в Центральном Казахстане, западнее оз. Балхаш. Здесь произрастают преимущественно однолетние эфемеры и эфемероиды (с многолетними подземными органами); виды лютиковых, представители крестоцветных, цельнолистник *(Haplophyllum)* из семейства парнолистниковых, виды тюльпанов. Два важнейших вида — осока пустынная *(Carex pachystylis)*

и мятлик луковичный *(Poa bulbosa)*, развиваясь с начала марта, на короткое время покрывают до 80% поверхности почвы. Обильно цветут однолетние эфемерные маки.

Глинистые пустыни занимают около $^1/_3$ всей территории Средней Азии. Они простираются от Каспийского моря на юго-восток до государственной границы СССР. Из древесных растений здесь встречаются заросли черного саксаула *(Haloxylon aphyllum)*. В травяном покрове доминируют различные многолетние полыни. Нередко встречаются участки с господством анабазиса безлистного *(Anabasis aphylla)*. У южной границы глинистой пустыни в предгорьях Тянь-Шаня, Памиро-Алтая и Копетдага весной развивается плотный растительный покров из эфемеров и эфемероидов.

Солончаковые пустыни участками встречаются среди других пустынь Средней Азии. По разным причинам на таких участках создается высокая концентрация солей, вследствие чего здесь способны существовать лишь относительно немногие растения. Это главным образом суккуленты из семейства маревых: солерос *(Salicornia europaea)*, виды сведы *(Suaeda)* и солянки *(Salsola)*. Нередко на солончаках в изобилии развиваются сообщества бактерий и цианобактерий.

Самые известные наши *песчаные пустыни* — Кызылкум и Каракум. Пески способны накапливать значительные количества воды и поэтому, если их растительный покров не нарушен в результате хозяйственной деятельности человека, покрыты разнообразными кустарниками и полукустарниками. Господствующими видами в этих пустынях чаще всего являются древовидные кустарники — черный и белый саксаулы *(Haloxylon aphyllum* и *H. persicum)* из семейства маревых. Кроме них очень обычны кустарниковые солянки, особенно солянка Рихтера, или черкез *(Salsola richteri)*, из того же семейства, древовидные песчаные акации (сюзены) из семейства бобовых *(Ammodendron)*, джузгуны, или кандымы *(Calligonum)*,— семейство гречишных, кустарниковые астрагалы *(Astragalus)* и злак селин *(Aristida)*, корни которого способны «склеиваться» с песком. Все эти растения имеют разнообразные приспособления, предохраняющие их от засыпания движущимися песками. Плоды и семена многих видов могут легко переноситься ветром (анемохория). В песчаных пустынях обитает также большое количество эфемеров и эфемероидов. Из эфемероидов следует отметить очень крупные зонтичные из родов ферула *(Ferula)* и дорема *(Dorema)*.

В поймах рек, протекающих по пустыням Средней Азии, развивается обильная растительность, получившая название *тугайной*. Она состоит из высоких злаков, достигающих высоты 3—4 м, и редкостойных лесов из тополей, ив и лоха.

Биоресурсное значение пустынь и полупустынь сравнительно невелико. Они служат естественными пастбищами для многих видов домашних животных, источником топлива для местных нужд и местом заготовок ряда лекарственных растений (до 10 видов). В частности, здесь заготавливают корни солодки гладкой *(Glycyrrhiza glabra)*, соцветия цитварной полыни *(Artemisia cina)*, анабазис безлистный *(Anabasis aphylla)*, гармалу *(Peganum harmala)*, софору толстоплодную *(Sophora pachycarpa)* и некоторые другие виды.

Помимо зональной растительности, которая в СССР исчерпывается охарактеризованными выше зонами, существует несколько важных азональных ее типов. Речь идет о луговой растительности и растительности болот.

К луговой растительности относят сообщества с преобладанием мезофильных и гигрофильных многолетних травянистых растений, не имеющих периода летнего покоя. Часть лугов является первичной, другая часть — вторичной. К первичным относятся преимущественно высокогорные луга. Такие длительно существующие луга встречаются в СССР в верхней части высокогорного пояса Карпат, гор Средней Азии, Кавказа и западного Алтая. Особенности флоры и структура высокогорных лугов разных горных систем существенно различаются.

Большинство равнинных и среднегорных лугов являются вторичными, возникшими в результате деятельности человека на месте иной коренной раститель-

ности. Особенно часто возникают луговые сообщества на месте сведенного леса или осушенных болот. Подобно высокогорным лугам, они имеют различный флористический состав и структуру, определяемую их географическим положением и флорой окружающих коренных сообществ. Равнинные луга делят на пойменные, располагающиеся на заливаемых во время паводков террасах речных долин (первичные) и материковые, т. е. луга водоразделов (вторичные), обводнение которых связано прежде всего с поступлением влаги с атмосферными осадками, называют суходольными.

Луга имеют существенное биоресурсное значение, ибо представляют собой естественные пастбища, сенокосы и местами очень удобны для разведения ряда сельскохозяйственных культур. Некоторые лекарственные растения (не более 10 видов), например кровохлебку лекарственную *(Sanguisorba officinalis)* и змеевик *(Polygonum bistorta)*, заготавливают преимущественно на лугах.

Болота также относятся к азональному типу растительности и формируются в зоне стойкого переувлажнения. Это переувлажнение может быть связано с высоким стоянием грунтовых вод либо с атмосферными осадками, накапливающимися в слабодренированных участках, не имеющих стока. Соответственно этому болота в самом общем плане делят на низовые и верховые. По особенностям развивающейся растительности выделяют травяные и гипново-травяные болота, образующиеся в условиях слабой проточности и сильного переувлажнения грунта. Эти болота приурочены к понижениям рельефа в долинах рек и на водоразделах. Для травяного покрова характерны влаголюбивые злаки, осоки, пушицы *(Eriophorum)* и болотное разнотравье. Очень часто здесь развивается моховой покров из гипновых мхов, например видов мниум *(Mnium)*. Травяные болота относительно богаты питательными веществами. Эти болота широко распространены в СССР от арктических тундр до степей.

Сфагновые болота наиболее широко представлены в лесной зоне, таежной зоне и в смешанных хвойно-широколиственных лесах. Этот тип болот наиболее часто встречается в Западной Сибири. Сфагновые болота развиваются преимущественно в условиях обильного застойного увлажнения и бедны питательными веществами. Эдификаторами этих болот являются виды мхов из рода сфагнум *(Sphagnum)*, которых на территории СССР известно около полусотни. На необлесенных и слабооблесенных сфагновых болотах обильны клюква, некоторые осоки, росянка круглолистная *(Drosera rotundifolia)*. Из древесных растений нередка карликовая береза *(Betula nana)*. Из трав растут морошка *(Rubus chamaemorus)* и виды пушицы *(Eriophorum)*.

Около 8 видов лекарственных растений встречается преимущественно на болотах.

ЗАКЛЮЧЕНИЕ

Вряд ли можно установить, что было известно нашим предкам из каменного века о растениях, но из того, что наблюдается в существующих и поныне примитивных человеческих общинах, следует вывод о необычайной древности знаний о растениях и наблюдательности первобытных людей. Для аборигенов джунглей слово «ботаника» – пустой звук; они, вероятно, даже не знают, что существует такая отрасль знаний. Тем не менее они распознают сотни видов и знают многие их свойства. Для них растения есть нечто весьма основательное – элемент самой жизни, настолько фундаментальный и необходимый, что существовать без него было бы невозможно.

К сожалению, чем цивилизованнее люди, тем более они теряют непосредственный контакт с природой и тем менее конкретными становятся их знания о ней. Между тем «ничто не проходит даром»: отрыв человека от природы и растений, потеря конкретных знаний о них многими представителями нашего общества – одна из причин надвигающегося кризиса биосферы.

А между тем только растения лежат в основании пищевой пирамиды, трофических связей всех живых существ. Трудно себе представить, но – исчезни растения – гордый венец природы с его амбициями, культурой, политикой, научно-техническим прогрессом тихо уйдет с арены жизни за немногие недели.

Человек находится на самой вершине трофической пирамиды и дикая природа может прокормить и кормила в свое время не более 10 миллионов наших предков, собиравших плоды, копавших корни, ловивших примитивными средствами зверей. Лишь тогда, когда неолитический человек, живший примерно 10000 лет назад, нашел такие злаки, которые можно выращивать, ежегодно получая все большие урожаи, был сделан первый серьезный шаг к новой, совершенно иного типа связи человека и растений. Стали возделываться зерновые, а чуть позднее – зернобобовые, из которых возникло чудо земледелия – культурные растения. Начиная с этого времени человек все больше и больше обеспечивает свое существование путем целенаправленного выращивания немногих растений вместо сбора съедобных частей от многих дикорастущих видов. Говоря современным языком, из экстенсивной связь человека и растений стала превращаться в интенсивную.

Тысячелетиями войны, эпидемии и крайне медленный прогресс медицины самым драматическим образом приводили в соответствие численность человеческой популяции и количество пищи, добываемой земледельцами. Лишь в конце XIX в. этот баланс явно нарушился. Рост пищевых запасов стал явственно отставать от роста народонаселения. Особенно заметно это стало проявляться начиная с 50-х годов нашего века и прежде всего в странах третьего мира. Значительные надежды возлагались на «зеленую революцию», когда в 60-х годах с использованием методов генетики были получены

высокоурожайные сорта пшеницы и риса, а позднее – ряда других культур. Однако это лишь отчасти выправило диспропорцию. Угроза голода, нависшая над человечеством, пока полностью не снята. Ныне надежды устремлены на биотехнологию, бурное развитие которой за последнее десятилетие заставило говорить о начале второй «зеленой революции».

В ее осуществлении фундаментальными оказываются все те же растения и изучающая их наука ботаника.

Надо думать, мы сможем еще увидеть результаты этого грандиозного процесса и угроза голода и оскудения биологических ресурсов Земли будет ликвидирована.

ПРЕДМЕТНЫЙ УКАЗАТЕЛЬ

Абсцизовая кислота 109
Автогамия 211
Автотрофные организмы 7
Автохоры 231
Агар-агар 159
Агроценоз 337
Аденозинтрифосфат 24
Актиномицеты 130
Алейроновые зерна 36, 37
Алкалоиды 24
Аллогенез 126
Аллохоры 231
Альбинизм 202
Альгин 159
Амилопласты 35
Анафаза 32
Андроцей 203
— двубратственный 204
— однобратственный 204
— олигомерный 204
— полимерный 204
Анемофилия 212
Анемохоры 231
Апокарпий 221
Апомиксис 115, 213
Апопласт 105
Апотеций 138
Антела 215
Антеридий 115
Антоцианы 34
Антиподы, клетки-антиподы 211
Антропохоры 232
Антэкология 212
Ареал 317
— разорванный 319
— сплошной 319
Ариллус 228
Арогенез 126
Артроспоры 133
Архегоний 115
Архей 9
Археспорий 205
Аскогон 134
Аскорбиновая кислота 6
Аскоспоры 137
Ассимиляция 101
Атактостела 74
Ауксины 109
Аутэкология 328
Аэренхима 59
Ацидофилы 335
Аэробы 130

Барохоры 231
Бациллы 129
Белки 6, 23
Бинарная номенклатура 119
Биогенные элементы 6
Биоморфы 98
Биосфера 328
Ближний транспорт 105, 107
Боб 223
Болота 348
Ботаническое ресурсоведение 15
Брактеи 213
Брожение 101
Бутон 200

Венчик 202
— раздельнолепестный 202
— сростнолепестный 202
Вибрионы 129
Видообразование 125
Виды аллопатрические 126
— викарные 320
— космополиты 320
— симпатрические 126
— стенопотентные 328
— эврипотентные 328
Викаризм 320
Вислоплодник 225
Вместилища выделений 60
Внеплодник 219
Внутриплодник 220
Волокна 52
— древесинные 53
— либриформа 53
— лубяные 53
Воск 39
Восходящий ток 53
Всхожесть 230

Габитус 98
Гадей 8
Гаметангии 114
Гаметангиогамия 134, 138
Гаметогамия 133
Гаметогенез 114
Гаметофит 113
Гаметофоры 164
Гаплобионты 134
Геофиты 333
Гейтоногамия 211
Гелиофиты 331

Гелофиты 333
Гемикриптофиты 332
Гемицеллюлозы 38
Генотип 123
Генофор 21
Географические элементы 323
Геофиты 333
Гербарий 122
Гесперидий 223
Гетеростилия 212
Гетеротрофные организмы 7
Гетерогамия 114
Гетероцисты 130
Гиалоплазма 25
Гиббереллины 109
Гигрофиты 333
Гидатоды 60
Гименомицеты 140
Гименофор 140
Гинецей 205
— апокарпный 205
— лизикарпный 206
— монокарпный 205
— паракарпный 205
— псевдомонокарпный 206
— синкарпный 205
— ценокарпный 205
Гипантий 200
Гиподерма 45
Гипокотиль 64
Гистоны 21
Гликоген 133
Гликозиды 24
Головка 215
Гологенез 7
Граны 28
Грибница 132
Гуминовые кислоты 335
Гумус 335

Дальний транспорт 105
Двойное оплодотворение 213
Дендрология 15
Деревья 98
Диаспора 231
Дизъюнкции 320
Дихазий 217
Дихогамия 211
Дивергенция 126
Дикарион 134
Диктиосомы 26
Диплобионты 135
Диплококки 129
Дискретность 6
Диссимиляция 101
Дифференцировка 109
Доминанты 338
Древесинная паренхима 55
Друзы 37
Дубильные вещества 25
Дыхание 101

Железки 62
Железистые трихомы 61
Желудь 226
Жизненные формы 98

Заболонь 78
Завиток 216
Завязь 206
— верхняя 207
— нижняя 207
— полунижняя 207
Зародыш 63, 227
Зародышевый корешок 229
— мешок 210
— стебелек 229
Земляничина 221
Зерновка 226
Зигоспора 134
Зона всасывания 90, 91
— деления корня 90
— кущения 311
— растяжения 90
Зонтик 215
Зооспоры 112

Идиобласты 60
Извилина 216
Изидии 147
Изогамия 114
Изопренпроизводные 24
Индузий 174, 175
Интегументы 207
Интина 210

Кайнозойская эра 11
Калачик 225
Камбий 43
Кардинальные точки 329
Кариоплазма 31
Кариотип 31
Каротиноиды 29, 103
Каротины 29
Карпогон 149
Карпология 15
Карпофор 225
Карункула 228
Каулифлория 213
Кисть 215
Кладистика 119
Классификация 117
Клейстогамия 211
Клейстотеций 138
Клетки паренхимные 23
— прозенхимные 23
Клетки-спутницы 56
Клеточная теория 20
Клеточный сок 34
Клон 70
Клубни 70
Кокки 129
Колленхима 51
Колос 215
Колосковые чешуи 311
Колючки 71
Комплекс Гольджи 26
Конидиеносцы 133
Конидии 133
Конкретная флора 332
Континуум растительности 337
Конъюгация 152

Космополиты 320
Костянка псевдомонокарпная 226
— ценокарпная 226
Кора внутренняя 78
— наружная 78
— первичная 91
Корень главный 88
Корзинка 215
Корка 50
Корневая система ветвистая 88
— — мочковатая 88, 89
— — стержневая 88, 89
Корневище 70
Корневищные растения 70
Корневой чехлик 89, 90
Корни боковые 88
— досковидные 98
— дыхательные 98
— запасающие 98
— контрактильные 97
— придаточные 88, 89
Коробочка 223
Крахмал 35
Крахмальные зерна 35, 36
Крахмалоносное влагалище 74
Криптофиты 333
Кристаллический песок 37
Кристаллоиды 36
Ксантофиллы 29
Ксеногамия 211
Ксерофиты 334
Кустарники 98
Кустарнички 99
Кутикула 44
Кутин 39

Латекс 61
Лейкопласты 27
Лепестки 202
Лианы 98
Лигнин 38
Лигула 311
Лизосомы 35
Липиды 6
Лист амфистоматический 86
— гипостоматический 87
— дорсовентральный 86
— изолатеральный 86
— эпистоматический 87
Листец 314
Листовая мозаика 67
— пластинка 80
— подушечка 80
— влагалище 80, 81
Листовой след 87
Листорасположение 67
Листосмыкание 200
Лихенология 144
Лишайники гетеромерные 145
— гомеомерные 145
— листоватые 145
— корковые 144
— кустистые 144
— накипные 144
Лобулы 147
Лодикулы 311
Ломасомы 133
Лубяная паренхима 57
Лубяные волокна 53
Луга 348
Луковица 70

Макроэволюция 123
Макроэлементы 105
Маннаны 137
Мацерация 38
Мегагаметогенез 210
Мегаспорогенез 210
Мегаспороцит 179
Мегаспоры 113, 178
Мегастробилы 179
Междоузлия 66
Межплодник 220
Мезодерма 92
Мезозойская эра 11
Мезокарпий 219
Мезофилл 85
Мезофиты 334
Мезохоры 320
Мейоз 33
Мерикарпий 225
Меристемы апикальные 42
— интеркалярные 42
— латеральные 42
Местонахождение 316, 317
Местообитание 316
Метаболизм 6
— первичный 7
Метамер 66
Метаморфозы 63
Метафаза 32
Метелка 215
Микрогаметогенез 209
Микропилярный след 228
Микроспорогенез 209
Микроспоры 113, 178, 209
Микростробил 179
Микротрубочки 26
Микрофиламенты 26
Микрофоссилии 9
Микроэволюция 123
Микроэлементы 105
Митохондрии 27
Мицелий 132
Млечники 61
Многокостянка 221
Многолистовка 221
Многоорешек 221
Монокарпий 221
Монокарпики 111
Моноподий 64
Монохазий 216
Морфогенез 111
Мутации 123
Мягкий луб 78

Нектар 62
Нектарники 62
Низшие растения 14
Нисходящий ток 53
Нитрофилы 335
Номенклатура 117

Нуклеиновые кислоты 6, 23
Нуклеоид 21
Нуцеллус 207

Обмен веществ 6
— — первичный 7
Обмен внешний 100
— внутренний 100
Образовательное кольцо 72
Однолистовка 223
Однокостянка 223
Одноорешек 223
Околоплодник 219
Околоцветник 201
Оксалат кальция 24
Олигомеризация 63
Онтогенез 108
Оогамия 114
Оогоний 114
Оплодотворение 212
Оптимальный фенотип 330
Опыление 211
Органогенез 64
Органоиды 21
Органы аналогичные 63
Органы гомологичные 63
— ортотропные 63
— плагиотропные 63
Орех 226
Осевой (центральный) цилиндр 73
Осмос 35
Основание листа 80
Отбор групповой 124
— движущий 125
— дизруптивный 125
— индивидуальный 124
— стабилизирующий 124
Отводки 113
Очаги древнейшего земледелия 17

Палеозойская эра 11
Паппус 219
Параллелизм 126
Пектиновые вещества 38
Перекати-поле 69, 232
Перекрестное опыление 211
Перидерма 49
Перикарпий 219
Перимедуллярная зона 74
Перисперм 227
Перитеций 138
Перицикл 92
Пероксисомы 27
Перула 200
Пестик 205
Пестик простой 205
— сложный 205
Пиноцитоз 21
Пиренарий 226
Пиреноид 152
Плазмалемма 25
Плазмиды 27
Плазмогамия 134
Плазмолиз 35
Планктон 151
Пластиды 27
Плацентация 207
— ламинальная 207
— сутуральная 207
Плейохазий 217
Плектенхима 132
Плоды апокарпные 221
— дробные 223
— монокарпные 221
— псевдомонокарпные 226
— ценокарпные 223
— членистые 220
Плюмула 64
Плюска 226
Пневматофоры 98
Покой растений 108
— семян 230
Покрывальце 174
Поликарпики 111
Полимеризация 63
Полиплоидия 31
Полиплоиды 31
Полифенольные соединения 24
Поллинарий 308
Поллиний 308
Полудревесные растения 98
Полукустарники 99
Полукустарнички 99
Полупроницаемость 25
Полупустыни 347
Полярность 63
Популяция 123
Поры 40
Початок 215
Почечка 64
Почка адвентивная 67
— вегетативная 67
— вегетативно-генеративная 67
— придаточная 67
— смешанная 67
Почкосложение 200
Предросток 164
Прививка 114
Присемянник 228
Прицветники 213
Пробка 49
Проводящие пучки 53, 57
Прокамбий 42
Прорастание семян 230
Проросток 231
Протандрия 211
Протеиды 23
Протеины 23
Протерозой 9, 10
Протогиния 211
Протодерма 72
Протонема 164
Протопласт 23
Профаза 32
Псаммофиты 348
Псевдантиевая гипотеза 198
Псевдомицелий 133
Псевдомонокарпий 226
Птеридология 15
Пустыни 347
Пыльцевое зерно 210
Пыльцевой мешок 204
Пыльник 204

Равноспоровые организмы 113
Развитие 107
Размножение бесполое 112
— вегетативное 112
— половое 112
Разноспоровые организмы 113
Растения двудомные 208
— однодомные 208
Растительное сообщество 337
Растительность 337
— азональная 348
— зональная 343
Раструб 81
Рафе 229
Рафиды 37
Рахис 81
Регма 225
Редукция 63
Реликты 321, 323
Ретикулум 25
Рибосомы 26
Ритидом 50
Рост 107
Рубчик 228
Рыльце 206

Самоопыление 211
Саморегуляция 6
Саркотеста 228
Сарцины 129
Световой процесс 103
Связник 204
Секреты 60
Семенная кожура 228
Семя 227
Семядоли 79
Семязачаток 207
— амфитропный 208
— анатропный 208
— гемианатропный 208
— кампилотропный 208
— обращенный 208
— полуобращенный 208
— прямой 208
Семянка 226
Семяножка 208
Семяпочка 207
Сердцевинные лучи 55, 72, 93
Сережка 215
Симбиогенез 12
Симметрия 63
Симпласт 105
Симподий 66
Синергиды, клетки-синергиды 211
Синтаксон 341
Синэкология 328
Системы генеалогические 118
— естественные 118
— искусственные 118
Ситовидные клетки 56
— поля 56
— трубки 56
Сифоностела 174
Скарификация 230
Скелетные корни 91
Склереиды 52
Склеренхима 51
Сложная кисть 216
— зонтик 216
— колос 216
— щиток 215
Смоляные ходы 61
Соматогамия 134
Соплодие 226
Соредии 145
Сосуды 54
Соцветия 213
— агрегатные 216
— ботриоидные 214
— брактеозные 213
— закрытые 214
— открытые 214
— парциальные 214
— фрондозные 213
— цимоидные 216
— эбрактеозные 214
Спермации 149
Спермии 210
Спермодерма 228
Спириллы 129
Спорангиоспоры 133
Спорогенез 112
Спородерма 210
Спорополленин 210
Спорофит 112
Споры 112
Среда обитания 328
Стафилококки 129
Ствол 70
Стволик 70
Стела 73
Стелярная теория 74
Стенохоры 320
Степь 346
Стилодий 206
Столбик 206
Столоны 70
Стратификация 230
Стрептококки 129
Стробил 179
Строматолиты 9
Стручок 225
Стручочек 225
Суберин 39
Суккуленты 70
Схизокарпий 225
Сциофиты 330

Тайга 343
Таксон 119
Таксономическая категория 119
Таксономия 117
Таллом 14
Танниды 24
Тапетум 204
Твердый луб 78
Телом 63
Телофаза 32
Темновой процесс 103
Терофиты 333
Тилакоиды 28
Тирс 217
Толерантность 329

Тонопласт 34
Травы 99
Транспирационный ток 53, 106
Транспирация 106
Транспорт активный 101
— свободный 101
Трахеиды 54
Трихогина 134, 149
Трихомы 48
— железистые 48, 61
— кроющие 48
Тундра 343
Тургор 35
Тыквина 223

Углеводы 6
Узел 66
Ундулиподии 12, 22
Уровни организации живого 8
Устьица 45
Устьичные крипты 47
— типы 45, 46

Фагоцитоз 21
Факторы среды 328
Фанерозой 9, 10
Фанерофиты 331
Феллоген 49
Фенотип 123
Фикобилинпротеиды 103
Фикобилины 29, 30
Филлодии 80
Филлокладии 71
Филогенез 108
Филогенетика 118
Филогения 118
Физиологические часы 110
Фитогормоны 109
Фитохорион 324
Фитоценоз 337
Фитоценотические горизонты 339
Флавоноиды 34
Флагеллин 22
Флора 321
Флора конкретная 322
Флористические спектры 322
Фолиарные гипотезы 198
Фотопериодизм 110, 331
Фотопериодическая реакция 110, 331
Фотосинтез 102
— анаэробный 102
— аэробный 102
Фотосинтетически активная радиация 330
Фототропизм 110
Фрага 221
Фульвокислоты 335
Funикулус 208

Халаза 208
Халазальный след 228
Хамефиты 332
Хемосинтез 101
Хемосистематика 121
Хламидоспоры 133

Хлоренхима 59
Хлоропласты 28
Хлорофилл 28, 29, 103
Хологамия 114
Хорология 317
Хроматиды 31
Хроматин 31
Хроматофоры 27
Хромопласты 27
Хромосомы 21, 31

Цветковые чешуи 311
Цветок актиноморфный 201
— асимметричный 200
— ациклический 200
— воронковидный 298
Цветок гаплостемонный 204
— гемициклический 200
— диплостемонный 204
— зигоморфный 201
— ложноязычковый 297
— махровый 201
— трубчатый 297
— циклический 200
— язычковый 298
Цветоложе 200
Цветоножка 200, 213
Целлюлоза 39
Ценокарпий 223
Центры происхождения культурных растений 17
Циатий 217
Циклоз 21
Цимоиды 216
Цинародий 221
Цистолиты 37
Цитокинины 109

Чашечка 201
Чечевички 50
Черенок 113
Черешок 80
Черешочки 81

Шипы 48
Шишка 186
— женская 186
— мужская 186
Шов 229

Эвантиевая гипотеза 198
Эволюция 122
— филетическая 126
Эврихоры 320
Эдификаторы 339
Экзина 210
Экзодерма 92
Экзокарпий 219
Экология 327
Экоморфы 332
Экономическая ботаника 15
Экосистема 329
Эксклав 320

Элементы флоры 323
– географические 323
– реликтовые 323
Эмбрио 229
Эмергенцы 48
Эндемизм 324
Эндемик 324
Эндодерма 74
Эндокарпий 220
Эндоплазматическая сеть 25
Эндосперм 213, 227
Энтомофилия 212
Эпиблема 44, 91
Эпидерма 44
Эпикотиль 229
Эргастические вещества 24
Эрем 225
Эустела 74
Эфемероиды 334
Эфемеры 334
Эфирномасляные железки 61
– каналы 61

Яблоко 226
Ягода 223
Ядрышки 31
Яйцеклетка 211
Ярусы 339

УКАЗАТЕЛЬ ЛАТИНСКИХ НАЗВАНИЙ РАСТЕНИЙ

Abies 185, 189
A. sibirica
Acacia 267
A. armata 268
Acanthophyllum 244
Achillea millefolium 300
Acer 225, 273
Acorus calamus 314
Aconitum 241
A. napellus 241
Actaea 241
A. spicata 223
Adansonia digitata 260
Adonis 242
A. aestivalis 335
A. vernalis 242
Aerva 243
Aesculus hippocastanum 231, 273
Agaricus bisporus 141
Agave 302
Agrimonia eupatoria 223
Agrostemma githago 228, 244
Alcea rosea 260
Alectoria 147
Alhagi maurorum 334
A. pseudalhagi 334
Alchemilla 223, 265
Aleurites 264
Alisma plantago-aquatica 300
Alkanna lechmanii 292
A. tinctoria 292
Allium 215
A. cepa 302
A. porrum 303
A. sativum 303
A. schoenoprasum 303
A. ursinum 303
A. victorialis 303
Aloe arborescens 302
Allochrusa 244
Alnus 248
A. glutinosa 248, 249
A. incana 249
Althaea officinalis 262
Amanita 141
A. phalloides 141
A. virosa 141
Amaranthus 243
Ammodendron 334
Amygdalus communis 267
A. nana 266
Anacardium occidentale 273
Anabasis aphylla 246, 348
Anabaena 131
Anagallis 260
Anemone 241
Anethum graveolens 280
Angelica 278
Anthriscus sylvestris 279
Antirrhinum majus 292
Apium graveolens 278
Apocynum 285
A. cannabinum 285
Arachis hypogaea 231, 268
Aralia elata 216
Araucaria 185
Arctostaphylos uva-ursi 226, 258
Areca catechu 313
Armoracia rusticana 256
Arnica montana 300
Artemisia absinthium 299
A. cina 299
A. dracunculus 299
Asclepis syriaca 286
Asparagus 305
A. officinalis 305
Aspergillus 143
Aspicillia esculenta 148
Aster 299
Astragalus 267
A. dasyanthus 347
Athyrium filix-femina 177
Atriplex 245
Atropa belladonna 289
Avena sativa 311
Azolla 178

Bergenia crassifolia 264
Beta vulgaris 246
Betula 248
B. nana 323
B. pendula 248
Berberia 223
B. vulgaris 239, 240
B. tripartita 300
Bocconia 242
Borago 292
Boehmeria nivea 263
Boletus edulis 141
Brassica campestris 256
B. juncea 256
B. napus 256
B. oleracea 255
B. pekinensis 255
B. rapa 255

Bupleurum 278
Butomus umbellatus 300

Calamites 170
Calendula officinalis 218
Calla palustris 314
Callistemon citrinus 270
Callistephus 299
Callitamnion corymbosum 149
Calluna 258
Caltha 241
C. palustris 241, 333
Camellia sinensis 225, 249, 250
Candida 138
Cannabis sativa 262
Capparis spinosa 218, 254
Caragana 347
Carex 309
C. vesicaria 310
Carthamus tinctorius 218
Cassia acutifolia 268
C. angustifolia 268
Castanea 226
C. sativa 248
Catalpa bignonioides 292
Cedrus 190
C. atlantica 190
C. deodara 190
C. libani 188
Cerastium 243
Cercis siliquastrum 268
Celosia cristata 243
Centaurea 298
C. cyanus 298
C. jacea 298
Centaurium erythraea 286
Cephaelis ipecacuanha 284
Ceratonia siliqua 227
Cetraria 147
C. islandica 147
Chamerion angustifolium 270
Chamomilla recutita 299
Chelidonium majus 242
Chenopodium 245
Ch. album 245
Ch. ambrosioides var. *anthelminticum* 246
Chlamidomonas 151, 152
Ch. nivalis 151
Chlorella 155
Chosenia 256
Cichorium 299
Cicuta virosa 280
Cimicifuga 241
Cinchona ledgeriana 284
Cinnamomum 237
C. camphora 237
C. zeylanicum 237
Clarkia 271
Cladonia 147
C. arbuscula 147
C. rangiferina 147
C. stellaris 147
Claviceps 138
C. purpurea 138
Citrus 223
C. aurantium 272
C. bergamia 272
C. limon 272
C. paradisi 272
C. sinensis 265
Coccoloba 246
Cochlearia arctica
Cocos nucifera 226, 313
Coffea arabica 284
Cola 260
C. nitida 260
Colocasia antiquorum 318
Consolida 223, 241
C. regalis 241
Convallaria majalis 304, 305
Convolvulus 290
Cooksonia 162, 163
Corallina 150
Corpinus 141
Corydalis 242
Corylus 249
C. avellana 226, 249
C. colurna 226, 249
Citrullus lanatus 253
Corypha umbraculifera 313
Coriandrum sativum 280
Cotinus coggygria 273
Crocus sativus 218
Croton 263
C. tiglium 264
Cryptocoryne spiralis 315
Cucumis melo
C. sativus 253, 254
Cucurbita maxima 254
C. pero 253
Cupressus 190
C. lusitanica 191
C. sempervirens 191
Cycas revoluta 181
Cyclamen persicum 260
Cydonia sinensis 266
Cymbidium 308
Cynara scolimus 299
Cynoglossum 292
C. esculentus 310
C. papyrus 310
Cypripedium 307

Dactylorhiza 309
D. maculata 307, 308
Datura stramonium 290
Daucus carota 278, 279
Delesseria 149
Delphinium 241
Dendrobium 307
Dianthus 243
D. caryphyllus 244
D. chinensis 244
D. superbus 244
Dicentra 242
D. spectabilis 242
Dictamnus 271
Digitalis 292
D. grandiflora 225
Dioscorea 305
D. batatas 306
D. caucasica 306

D. nipponica 306
Diospyros kaki 259
Dorema 348
Drosera rotundifolia 320, 348
Dryopteris filix-mas 175, 176

Elaeagnus 276
E. angustifolia 277
Elettaria cardamomum 309
Eleutherococcus senticosus 278
Ecbalium elaterium 253
Echium 291
Emiricellopsis terricola 138
Entada phaseoloides 220
Ephedra 183
E. distachya 184
E. equisetina 183
E. intermedia 183
Equisetum 170
E. arvense 171, 172
E. fluviatile 172
E. palustre 172
Eriophorum 310
E. vaginatum 310
Eryngium 278
Erysimum canescens 256
Erythroxylum coca 273
Eschscholzia californica 243
Eucalyptus 269
E. macrocarpa 270
Euphorbia 217, 263
E. helioscopia 264
Eucommia ulmoides 247

Fagopyrum esculentum 218, 247
Fagus sylvatica 248
Ferula 348
F. foetida 280
Ficus 262
F. carica 262
Filipendula ulmaria 265, 266
F. vulgaris 216
Fomitopsis 141
F. fomentarius 141
Fragaria 221, 265
Fraxinus excelsior 231
Frangula alnus 276
Firmiana simplex 260
Fuchsia 270
Fucus 158
Fusarium 143

Gagea lutea 301
Galanthus nivalis 304
Galium 283
G. verum 283, 284
Garcinia 250
G. mangostana 251
Gerbera 299
Gentiana 286
G. lutea 286
G. pneumonanthe 287
Glaucium flavum 243
Glycine max 268
Gymnadenia 309
Gypsophila paniculata 232
Gnetum 184
G. gnemon 184
G. ula 184
Gossypium 260
G. arboreum 262
G. barbadense 262
G. herbaceum 262
Grossularia 264
Gymnadenia 309

Haloxylon 245
Hedera 277
H. helix 278
Helianthus annuus 299
H. tuberosus 299
Helichrysum arenarium 300
Heliotropium 292
Hesperis matronalis 256
Hevea brasiliensis 61, 264
Hibiscus 261
H. rosa-sinensis 260
Hieracium 299
Hippophae 276
H. rhamnoides 276
Hordeum vulgare 312
Hovenia dulcis 275
Humulus lupulus 226, 262
Hyperzia 170
H. selaga 170
Hypecoum 242
Hypericum 250
H. maculatum 251
H. perforatum 225, 250, 251
Hyoscyamus niger 225, 289

Illicium verum 236
Impatiens 275
I. noli-tangere 231
Inonotus obliquus 141
Ipomoea batatas 290
I. purga 290

Juglans regia 226
Juniperus 191
J. communis 191, 192
J. sabina 192
J. turcomanica 192
J. turkestanica 192

Kalanchoe 264
K. pennata 264

Lactuca 296
Lagochilus inebrians 296
Lamium album 294
Laminaria 89, 153, 158
Larix 185
L. dahurica 190
L. decidua 190

L. gmelinii 190
L. occidentalis 188
L. sibirica 190
Laurocerasus officinalis 310
Laurus nobilis 237
Lavandula angustifolia 296
L. vera 296
Lawsonia inermis 269
Leccinum aurantiacum 141
L. scabrum 141
Lemna minor 314
Lens culinaris 268
Leonurus cardiaca 296
Linaria vulgaris 293
Linnaea borealis 232, 280
Linum 273
L. usitatissimum 274
Liriodendron tulipifera 233
Lithospermum 292
Lodoicea maldivica 220–227
Lonicera 281
Luffa cylindrica 254
Lycopersicon esculentum 289
Lycopodium 169
L. annotinum 169
L. clavatum 169
Lythrum salicaria 212, 269, 333

Macleaya 242
M. cordata 243
M. microcarpa 243
Magnolia 233
M. campbelii 236
M. grandiflora 233
M. obovata 233
Maianthemum bifolium 304
Malus 226
M. × *domestica* 265
Manihot esculenta 264
Mangifera indica 272
Marantha arundinacea 309
Marattia 175
Marchantia polymorpha 165, 166
Marsdenia condurango 286
Matricaria recutita 218
Matthiola incana 256
Medicago falcata 268
M. sativa 269
Megadenia bardunovii 320
Menispermum dahuricum 239
Mentha 294
M. piperita 296
Menyanthes trifoliata 287
Mimosa 267
Moneses uniflora 345
Mora oleifera 227
Mucor 136
Musa 218
M. × *paradisiaca* 309
Myosotis 291
Myrtus communis 269, 270

Narcissus 303
Nardostachys grandiflora 281
N. jatamansi 281
Nelumbo nucifera 221
Nephrolepis 178
Nerium oleander 284, 285
Nicotiana 290
N. rustica 290
N. tabacum 203
Nuphar 238
N. luteum 239
Nymphaea alba 238
N. candida 239
N. lotus 239

Olea europaea 288
Orchis 215, 309
Orthosiphon stamineus 204
Oryza sativa 311, 312
Oxycoccus 258
O. microcarpa 258
O. palustris 258

Padus avium 267
Paeonia 221, 243
P. anomala 243
Paliurus spina-christi 275
Panax 277
P. ginseng 226, 277, 278
Panicum miliaceum 312
Papaver bracteatum 243
P. pseudoorientalis 243
P. rhoeas 242
P. somniferum 242
Paris 305
P. quadrifolia 305
Parmelia 147
Passiflora 251
P. caerulea 252
P. edulis 251
P. incarnata 251
Patrinia 282
Pastinaca sativa 280
Peganum harmala 349
Penicillium 143
Peperomia 238
Periploca graeca 285
Petroselinum sativum 278
Persea americana 223, 237
Persica vulgaris 220
Petunia hybrida 290
Phacelia tanacetifolia 218
Phaseolus vulgaris 229, 268
Phellinus 141
Ph. igniarius 141
Phellodendron 271
Phlox 291
Phoenix dactilifera 313, 314
Phragmites australis 313
Phyllanthus 263
Phytophtora 144
Ph. infestans 144
Picea 189
P. abies 189, 345
P. obovata 189, 345
Pilea 263
Pilocarpus 271

Pinnularia 157
Pinus 186, 187
P. eldarica 320
P. longaeva 185
P. merkusii 188
P. sibirica 189
P. sylvestris 188
Piper betle 238
P. methysticum 238
P. nigrum 228, 238
Plantago 293
P. lanceolata 294
P. major 293
P. psyllium 294
Plasmodiophora brassicae 144
Platanus 247
Plumeria 285
Poa annua 320
Podophyllum 239
P. peltatum 240
Polemonium 290
P. coeruleum 290
Pol-pola 243
Polygonatum odoratum 304
Polygonum 247
P. bistorta 349
P. persicaria 246
Polypodium australe 178
P. vulgare 178
P. sp. 174
Polytrichum 168
P. commune 167
Populus 215, 256
Porphyra 149
Potentilla 221
P. erecta 266
Primula 212
P. veris 259
Prochloron 131
Prunus 266, 267
P. spinosa 265
Pteridium aquilinum 320
Pulmonaria obscura 291
Punica granatum 269
Pyrola 345
Pyrus 226

Rafflesia arnoldii 198
Ranunculus 217
R. acris 217, 240
Raphanus raphanistrum 225, 254
R. sativus 254
Rauwolfia serpentina 285
Reseda odorata 254
Rheum palmatum var. *tanguticum* 247
Ph. rhaponticum 247
Rhipsalis
Rhizobium 267
Rhamnus cathartica 275, 276
Rh. purshiana 276
Rhynia 163
Ribes 264
Rodimenia 150
Rosa 221
R. canina 265
R. centifolia 218
R. damascena 218, 266
R. majalis 266
Rubia 283
R. tinctorum 284
Rumex acetosa 246
R. acetosella 335
R. confertus 246
Ruta graveolens 271

Quercus 226, 319
Q. infectoria 248
Q. robur 247
Q. suber 248

Saccharomyces 138
Saccharum officinarum 312
Salicornia europaea 335
Salix 215, 256
S. caprea 256, 257
S. herbacea 256
Salsola 245
S. richteri 246
Salvia 294
S. pratensis 295
S. officinalis 295
S. splendens 295
Salvinia natans 177
Sanguisorba 223, 265
S. officinalis 267, 349
Saponaria officinalis 244
Schisandra chinensis 221, 236
Scirpus lacustris 309
Scorzonera tau-saghuz 299
Scutellaria baicalensis 296
Secale cereale 312
Sedum 264
Sequoia sempervirens 185
Sequoiadendron giganteum 185
Sesamum indicum 292
Sigillaria 168
Sinapis nigra 256
Solanum andigenum 289
S. dulcamara 289
S. laciniatum 289
S. melongena 289
S. tuberosum 289
Sonchus 296
S. arvensis 297
Sophora pachycarpa 348
Sorbus 226
Sorghum vulgare 312
Spirogyra 155, 156
Spinacea oleracea 245
Spiraea japonica 216
Spirogyra 155, 156
Stellaria 217, 243
Strychnos 282
S. nux-vomica 283
S. toxifera 283
Styphnolobium japonicum 218, 268
Styrax 259
S. benzoin 259
S. officinalis 259
Suillus 141

Swertia 286
Symphytum officinale 292
Synchytrium endobioticum 136
Syzygium aromaticum 218, 270

Tamus 306
Tanacetum vulgare 300
Taraxacum 296
T. kok-saghys 299
T. officinale 203, 299, 300
Taxodium mucronatum 185
Taxus 190
T. baccata 190
Thalictrum 241
Th. foetidum 242
Thea sinensis 249
Theobroma cacao 225, 260
Thevetia peruviana 285
T. cordata 218
Triticum 312
T. aestivum 228
Trollius 221, 267
Tulipa 231, 300

Ulmus 262
Ungernia 304
Umbilicaria esculenta 148
Urtica dioica 262, 263
U. urens 262
Ustilago 142

Vaccinium 258
V. myrtillus 223, 258
V. vitis-idaea 223, 258
Valeriana 281
V. officinalis 201, 281
Vanda 308
Vanilla planifolia 308
Verbascum 218
V. thapsus 293
Veronica chamaedrys 293
Viburnum opulus 280
Vicia faba 268
Vinca minor 285
Vincetoxicum sibiricum 286
Viola 252
V. arvensis 252
V. odorata 252
V. riviniana 252
V. tricolor 231, 252
V. × *wittrockiana* 252
Viscum album 275
Vitis 219
V. labrusca 277
V. vinifera 203, 277
Volvox 87, 154

Welwitschia mirabilis 183
Williamsonia 182

Yucca 302

Zamia silicea 181
Zingiber officinale 309
Zizyphus jujuba 275

ОГЛАВЛЕНИЕ

Предисловие 3
Введение 5
Некоторые принципы организации живого 6
Химический состав живых организмов 6
Обмен веществ и энергии 6
Онтогенез и эволюция 7
Уровни организации живого 8
Этапы эволюции живого 8
Теория эндосимбиоза (симбиогенеза) 12
Макросистемы живых организмов . . 12
Ботаника и ее разделы 14
Растения и человек 15
Растения и биосфера 15
Ботаника и фармация 18
I. Анатомия и морфология 20
Глава I. Клетка. Строение растительной клетки 20
Прокариотическая и эукариотическая клетки 21
Животная, растительная и грибная клетки 22
Строение растительной клетки . . . 23
Глава II. Ткани 41
Меристемы, или образовательные ткани 41
Покровные ткани 44
Механические ткани 50
Проводящие ткани 53
Основные ткани 59
Выделительные (секреторные) ткани 60
Глава III. Вегетативные органы высших растений 62
Эмбриогенез и органогенез 63
Ветвление 64
Побег и система побегов 66
Почка 67
Стебель 71
Лист 79
Корень и корневая система 88
Глава IV. Элементы физиологии растений 100
Обмен веществ 100
Фотосинтез 102
Минеральное питание и водный режим растений 103
Рост и развитие 107
Фитогормоны 109
Факторы среды и процессы роста и развития 110
Движения растений и ритм развития 110
Общие закономерности развития растений 111
Биогенетический закон 112
Глава V. Размножение 112
II. Систематика 117
Глава VI. Систематика, как биологическая наука 117
Основы эволюционного учения . . 117
Надцарство доядерные организмы — Procaryota 127
Глава VII. Царство дробянки — Mychota 127
Подцарство архебактерии — Archeobacteria, или Archeobacteriobionta . . 128
Подцарство настоящие бактерии — Bacteria 128
Подцарство оксифотобактерии — Oxyphotobacteria, или Oxyphotobacteriobionta 130
Надцарство ядерные организмы — Eucaryota 132
Глава VIII. Царство грибы — Mycota, Fungi 132

Отдел настоящие грибы — Eumycota 144
Отдел оомицеты — Oomycota 144
Слизевики — Mycetozoa, Myxomyceta (таксон, условно отнесенный к царству грибов) 144
Отдел лишайники — Lichenes 144
Царство растения — Plantae, или Vegetabilia 148
Глава IX. Водоросли 148
Подцарство багрянки — Rhodobionta 148
Подцарство настоящие водоросли — Phycobionta 150
Отдел зеленые водоросли — Chlorophyta 152
Отдел диатомовые водоросли (или диатомеи) — Bacillariophyta 155
Отдел бурые водоросли — Phaeophyta 157
Глава X. Подцарство высшие растения — Embryophyta, или Embryobionta. Высшие споровые растения 159
Отдел риниофиты — Rhyniophyta . . 162
Отдел моховидные — Bryophyta . . . 163
Отдел плауновидные — Lycopodiophyta 168
Отдел хвощевидные — Equsetophyta 170
Отдел папоротниковидные, или папоротники — Polypodiophyta 172
Глава XI. Семенные растения 178
Отдел голосеменные — Pinophyta, или Gymnospermae 179
Класс семенные папоротники, или птеридоспермы — Lyginopteridopsida, или Pteridospermae 180
Класс саговниковые, или цикадовые — Cycadopsida 181
Класс беннеттитовые — Bennettitopsida 182
Класс гнетовые — Gnetopsida . . . 183
Класс гинкговые — Ginkgoopsida . . 184
Класс хвойные — Pinopsida 185
Глава XII. Отдел покрытосеменные, или цветковые — Magnoliophyta, или Angiospermae 192
Происхождение покрытосеменных . . 193
Главнейшие системы покрытосеменных 194
Глава XIII. Цветок и соцветие 198
Происхождение цветка 198
Морфология цветка 198
Эмбриогенез 209
Соцветия 213
Глава XIV. Плод, соплодие и семя . . . 219
Морфология плодов 219
Классификация плодов 221
Соплодия 226
Семя 227
Распространение плодов и семян . . . 231
Использование плодов и семян . . 232
Глава XV. Обзор покрытосеменных, или цветковых — Magnoliophyta, или Angiospermae 233
Класс двудольные, или магнолиопсиды — Magnoliopsida, или Dicotyledones 233
Подкласс магнолииды — Magnoliidae 233
Порядок магнолиевые — Magnoliales 233
Порядок бадьяновые — Illiciales . . . 236
Порядок лавровые — Laurales . . 237
Порядок перцевые — Piperales . . . 237
Порядок нимфейные — Nymphaeales 238
Подкласс ранункулиды — Ranunculidae 239
Порядок лютиковые — Ranunculales 239
Порядок маковые — Papaverales . . . 242
Порядок пионовые — Paeoniales . . 243
Подкласс кариофиллиды — Caryophyllidae 243
Порядок гвоздичные — Caryophyllales 243
Порядок гречишные — Polygonales 246
Подкласс гамамелидиды — Hamamelididae 247
Порядок буковые — Fagales 247
Подкласс диллениды — Dilleniidae 249
Порядок чайные — Theales 249
Порядок фиалковые — Violales . . . 251
Порядок тыквенные — Cucurbitales 252
Порядок каперсовые — Capparales 254
Порядок ивовые — Salicales 256
Порядок вересковые — Ericales . . . 257
Порядок эбеновые — Ebenales . . . 259
Порядок первоцветные — Primulales 259
Порядок мальвовые — Malvales . . . 260
Порядок крапивные — Urticales . . . 262
Порядок молочайные — Euphorbiales 263
Подкласс розиды — Rosidae 264
Порядок камнеломковые — Saxifragales 264
Порядок розоцветные — Rosales . . 264
Порядок бобовые — Fabales, или Leguminales 267
Порядок миртовые — Myrtales . . 269
Порядок рутовые — Rutales 271
Порядок сапиндовые — Sapindales . . 273
Порядок льновые — Linales . . . 273
Порядок бальзаминовые — Balsaminales 275

Порядок истодовые – Polygalales . . 275
Порядок санталовые – Santalales . . 275
Порядок крушиновые – Rhamnales . . 275
Порядок лоховые – Eleagnales . . . 276
Порядок виноградные – Vitales . . . 277
Порядок аралиевые – Arales, или Apiales 277
Порядок ворсянковые – Dipsacales . . 280
Подкласс ламииды – Lamiidae . . . 282
Порядок горечавковые – Gentianales 282
Порядок маслиновые – Oleales . . . 288
Порядок пасленовые – Solanales . . 289
Порядок вьюнковые – Convolvulales 290
Порядок синюховые – Polemoniales 290
Порядок бурачниковые – Boraginales 291
Порядок норичниковые – Scrophulariales 292
Порядок губоцветные – Lamiales . . 294
Подкласс астериды – Asteridae . . 296
Порядок сложноцветные – Asterales 296
Класс лилиопсиды, или однодольные – Liliopsida, или Monocotyledones 300
Подкласс алисматиды – Alismatidae 300
Подкласс лилииды – Liliidae . . . 301
Порядок лилейные – Liliales 301
Порядок амариллисовые – Amaryllidales 302
Порядок спаржевые – Asparagales . . 304
Порядок диоскорейные – Dioscoreales 305
Порядок орхидные – Orchidales . . . 307
Порядок имбирные – Zingiberales . . 309
Порядок осоковые – Cyperales . . 309
Порядок злаки – Poales 310
Подкласс арециды – Arecidae . . . 313
Порядок пальмы – Arecales 313
Порядок аронниковые – Arales . . . 314

III. Растения, пространство и среда . . 316

Глава XVI. Основы ботанической географии. География растений 316
Основные понятия 316
География растений, или фитогеография 317
Учение об ареалах, или хорология 317
Учение о флорах 321
Флористическое районирование земного шара 324
Историческая география растений . . 325

Глава XVII. Элементы экологии растений 327
Глава XVIII. Элементы геоботаники . . 336
Основные понятия 336
География растительности 341
Зональность растительности СССР 343
Классификация растительности . . 340
Заключение 350
Предметный указатель 352
Указатель латинских названий растений 359